DR. WERNER KLINKHARDTS KOLLEGHEFTE
HEFT 1

TASCHENBUCH DER PHYSIOLOGIE

VON

PROF. DR. MED. H. BORUTTAU
IN BERLIN

ERSTER TEIL

LEIPZIG 1908 - VERLAG VON
DR. WERNER KLINKHARDT

Buchdruckerei Julius Klinkhardt, Leipzig.

Vorwort.

Das vorliegende kleine Buch erscheint als erstes einer Sammlung gleichartiger Hilfsmittel für die vorwiegend beschreibenden Grundwissenschaften des medizinischen Studiums. Sie sollen dem Studierenden ein Gerüst der gesicherten Tatsachen und Erscheinungen bieten, zusammen mit zahlreichen, einfachen, dabei aber brauchbaren und durch ausführliche Erläuterungen verständlichen Abbildungen, welche ihm das Nachzeichnen in den Vorlesungen ersparen oder erleichtern können. Reichlich freier Platz ist vorgesehen zum Eintragen von Notizen nach dem Vortrag des Universitätslehrers, durch welche das „Taschenbuch" erst zum vollständigen „Kollegheft" werden soll, d. h. zu einem Besitze, welcher sowohl vor den Lehrbüchern, als auch vor den von dem Studenten ohne jene Anlehnungsmöglichkeit, als an das flüchtig dahineilende Wort, angefertigten landläufigen Kollegheften entschiedene Vorzüge bieten dürfte.

Obwohl es sich um ein weit mehr experimentelles und lehrhaftes, als beschreibendes Gebiet handelt, dürfte diese, für die Zoologie in Gestalt des Selenkaschen Taschenbuches seit Jahren bewährte Anordnung doch auch für die Physiologie von Nutzen sein, — um so mehr, als gerade hier die Zahl der Lehrbücher bei uns in Deutschland sehr bedeutend ist, fast jedes derselben aber so entschieden subjektiven Charakter im Geiste seines Verfassers trägt, daß es meistens zu dem Vortrage und den Demonstrationen eines anderen Lehrers nicht wohl heranzuziehen ist. Mit den großenteils minderwertigen „Repetitorien" unseres Faches (der einzige wirklich gute „Leitfaden" hat schon mehr Umfang und Charakter eines kleinen Lehrbuchs) wolle dies Taschenbuch ja nicht verwechselt werden; ein Repetitorium soll es und kann es ohne die ergänzenden Einträge nach dem lebendigen, individuell verschiedenartig detaillierten Vortrage überhaupt nicht sein; zur Wiederholung fürs Examen und zum Nachschlagen in späteren Zeiten wird es erst durch die Arbeit des Studenten, die es zum vollständigen Kollegheft machen soll, geeignet werden können. Ich habe mich darum auch bemüht, das Gerüst, wo irgend möglich, nicht im „Telegrammstil", sondern in gut formulierten Sätzen zu geben, deren Hauptstichworte im Druck so hervorgehoben sind, daß sie einerseits dem Zuhörer sofort in die Augen fallen, wenn der Vortragende auf das betreffende Thema zu sprechen kommt, daß sie anderseits aber zusammen, bei Auslassung des dazwischen Befindlichen ganz kurze Haupt- und Leitsätze bilden, welche Tatsachen enthalten, über die heutzutage Übereinstimmung herrscht und welche

die etwa in den Detailfragen von einander abweichenden Autoren in gleicher Weise als grundlegend anerkennen.

Von den Abbildungen sind etliche anderen Werken entlehnt, worauf durch Namensnennung kurz hingewiesen ist, wofern es sich nicht um allgemein verbreitete Klischees, z. B. von ganz bekannten Apparaten, handelt; sehr viele indessen wurden ganz neu gezeichnet, so auch nach eigenen Originalkurven. Gerade in dieser Hinsicht glaube ich, daß das Anschauungsmaterial nicht reichlich und nicht genug geboten werden kann.

Nicht besonders Rücksicht genommen werden konnte freilich auf die praktischen Übungen in der Physiologie, für welche es einerseits jetzt reichlich gute Hilfsmittel gibt, und die anderseits schon in Bezug auf die Auswahl kein für alle Orte brauchbares Schema zulassen.

Für jede Kritik und jeden Verbesserungsvorschlag bin ich stets dankbar. Möge das „Taschenbuch“ in recht vieler Studierenden Hände zum ausgearbeiteten, brauchbaren „Kollegheft“ werden!

Berlin, im März 1908.

H. Boruttau.

I. Einleitung und allgemeine Physiologie.

§ 1.

Organische Naturwissenschaften.

(*Biologische* **Wissenschaften:**
„*Biologie*“ meist gebraucht in dem Sinne: **Betrachtung der Lebewesen** in ihrem **Zusammenhange untereinander** und **zur unbelebten Natur.**)

Einteilung:

I. *Morphologie* (Formenlehre)	II. *Physiologie* (Funktionenlehre)	III. *Systematik* (Einteilung, natürlich immer mehr oder weniger subjektiv, gezwungen).
1. Morphologie der **Tiere**	Physiologie der **Tiere**	Systematische Zoologie
	(Zoologie).	
2. Morphologie der **Pflanzen**	Physiologie der **Pflanzen**	Systematische Botanik
	(Botanik).	
a) **Allgemeine** Anatomie, **Hist(i)ologie,** Gewebelehre, auch **mikroskopische** Anatomie	**Allgemeine Physiologie**	**„Natürliche“** und **„künstliche“ Systeme,** wie z. B. das **Linnésche.**
b) **Organ**lehre, auch **„makroskop.“** oder „grobe“ Anatomie	**Spezielle Physiologie,** Organphysiologie	
c) **Vergleichende** Anatomie.	**Vergleichende** Physiologie.	

Wenn statt der Morphologie und Physiologie des **fertigen,** diejenige des **sich entwickelnden** Organismus behandelt wird, so treibt man „*Entwicklungsgeschichte*“ oder **Embryologie;** dieselbe **gehört,** insofern der Vorgang der Entwicklung von der Gestalt des Embryos nicht zu trennen ist, **der Morphologie und Physiologie gemeinschaftlich an.**

Sie heißt auch **Ontogenie,** insofern sie die Entwicklung des **Einzel**wesens behandelt, gegenüber der **Phylogenie,** welche die Entstehung der **Arten** (Darwin) behandelt.

Eine physikalische und chemische Deutung der Entwicklungsvorgänge sucht die moderne **Entwicklungsmechanik** (Roux),

deren **Bestreben** demjenigen **der gesamten Physiologie** entspricht, nämlich

die Lebenserscheinungen aus den Gesetzen der Physik und Chemie zu verstehen:

§ 2.

Es gibt keine besondere „Lebenskraft“.

Die wirkliche Erklärung ist erschwert durch den hohen Grad der **Verwicklung** der chemischen und physikalischen Vorgänge bei den Lebenserscheinungen, denen entspricht der äußerst **komplizierte chemische Aufbau** ihres **Substrats,** der **„lebenden Substanz“** und ihre weitgehende morphologische und physiologische **Differenzierung** je nach der speziellen Funktion.

§ 3.

Anscheinend allgemein ist die Einteilung derselben in ***Zellen,*** jede bestehend aus **Zelleib** (Protoplasma), **Zellkern** und ev. **Zellmembran.**

Die prinzipielle **Bedeutung der Zelle** wird verschieden weit gefaßt: man ist soweit gegangen, sie **Elementarorganismus** zu nennen:

Ein ***Organismus*** ist ein verschiedene Organe, d. h. Werkzeuge aufweisendes lebendes Einzelwesen (Individuum), d. h. wie man wohl gesagt hat, ein Mechanismus, der sich selbst erhält und „fortpflanzt“.

§ 4.

Die an ihm wahrnehmbaren

elementaren Lebenserscheinungen

sind 1. ***Stoffwechsel*** **(Nutrition,** Virchow),
2. ***Kraftwechsel*** **(Funktion,** „),
3. ***Formwechsel*** **(Formation,** „).

Der **Stoffwechsel wird regiert durch das Gesetz der Unzerstörbarkeit der Materie,**

der **Kraftwechsel durch dasjenige von der Erhaltung der Energie.**

Beide sind **untrennbar** mit einander verknüpft.

Beim Stoffwechsel unterscheiden wir:

Stoffabgabe, **Abbau, Dissimilation,** und
Stoffaufnahme, **Aufbau, Assimilation.**

Ihr **quantitativer Vergleich** ergibt die Stoffwechselbilanz.

Ist Ausgabe und Einnahme **gleich,** so haben wir **Stoffwechselgleichgewicht.**

Ist die **Einnahme größer** als die Abgabe, so haben wir **Wachstum,** „Apposition".

Ist die **Ausgabe größer** als die Einnahme, so haben wir **Abnahme,** Schwund, Atrophie.

Wachstum finden wir **bei der Pflanze** (abgesehn von den an die Jahreszeiten sich knüpfenden Schwankungen) **während ihres ganzen Lebens, beim Tier** während der **Entwicklung** und speziell so zu bezeichnenden **Wachstumsperiode** (Kindheit), während hier während der Reifezeit im allgemeinen Stoffwechselgleichgewicht vorherrscht und im Greisenalter teilweise Schwund von Organen (senile Atrophie) einsetzt.

Der **Stoffbilanz** entspricht eine **Energiebilanz,** d. h. es müssen **die in den beiden Hauptformen auftretenden Energiemengen gleich** sein, nämlich als

potentielle Energie oder **Spannkraft** und als
kinetische Energie oder **lebendige Kraft.**

§ 5.

Chemische Reaktionen, sei es innerhalb, sei es außerhalb der Lebewesen, sind

entweder ***exothermisch,*** d. h. sie **verlaufen unter Freiwerden von Energie** (Umwandlung von potentieller in kinetische Energie)

oder ***endothermisch,*** d. h. sie **verlaufen unter Aufspeicherung von Energie** (Umwandlung kinetischer in potentielle Energie).

Bei der ***Pflanze*** **überwiegen** die **endothermischen** Reaktionen, sie sind im wesentlichen **Synthesen;** die Pflanze **baut** aus den Elementen des Wassers und dem Kohlenstoff, welchen sie aus dem CO_2 der Atmosphäre freimacht — **Reduktion** —, **Kohlenhydrate auf,** sowie unter Zuhülfenahme von Stickstoff, welcher durch nitrifizierende Bakterien oder atmosphärische Elektrizität oxydiert wurde zu NO_2 resp. NO_3 (Luftstickstoff oder NH_3 der Fäulnis, s. unten) **weiterhin Eiweißkörper.**

Das ***Tier*** entnimmt diese komplizierten organischen Verbindungen der Pflanze und **spaltet** sie unter **Oxydation** durch den eingeatmeten Sauerstoff zu **Kohlensäure, Wasser** und **Ammoniak**(verbindungen). Soweit diese **Zersetzung** nicht **vollständig** ist (Exkremente, Leichen), wird sie es **durch die Tätigkeit der saprophytischen Spaltpilze.**

Zu ihrer synthetischen Tätigkeit **bedarf** die **Pflanze kinetischer Energie** — Sonnenlicht und Sonnenwärme —, welche **in Spannkraft umgewandelt** werden und **aufgespeichert** sind **als** Spaltungsenergie resp. **Verbrennungswärme der synthetischen Produkte. Diese** werden **im Tierkörper gespalten unter Freiwerden der Energie** als **tierische Wärme, tierische** (Muskel-)**Bewegung, tierische Licht-** und **Elektrizitätsproduktion.**

Die Abspaltung des Kohlenstoffs aus der CO_2 der Luft bei der **pflanzlichen** speziell sog. **„Assimilation“**, wobei gasförmiger Sauerstoff abgegeben wird, ist ein **Reduktionsvorgang;** erst recht ist es die Bildung von pflanzlichem Fett aus Kohlenhydrat. Die CO_2 und das Wasser, welche das **Tier** abgibt, sind **Oxydationsprodukte,** zu deren Erzeugung Sauerstoff verbraucht wird **(„Atmung“).** Indessen finden ***nicht*** etwa bei der Pflanze ***nur*** Reduktionen, beim Tier ***nur*** Oxydationen statt, bei der Pflanze nur Synthesen, beim Tier nur Spaltungsvorgänge. ***Jeder Zelle sind beiderlei Vorgänge,*** ebenso **endothermische und exothermische Reaktionen gemeinsam.** Ja, **Leben** im Sinne eines Stoffwechsels mit Exothermie (Bewegung, Fortpflanzung usw.) ist denkbar **ohne Sauerstoff** resp. bei Abschluß der Luft: **Anaërobiose** (Pasteur). Vielleicht ist dies die Grundform des Lebens; die ihm zugrunde liegenden Spaltungsprozesse verlaufen an sich ohne Oxydation, und der Sauerstoff dient nur der oxydativen Entfernung der Spaltungsprodukte, deren Anhäufung bei größeren und komplizierteren Organismen ihn unentbehrlich macht.

Man hatte sich bisher von seiner Wirkungsweise beim tierischen Chemismus verschiedene **hypothetische Vorstellungen** gemacht, **welche zu erklären suchten, wie bei der relativ niedrigen Körpertemperatur derartige Mengen von verbrennlichen Stoffen in so kurzer Zeit vollständig oxydiert werden.** Nach der **„Seitenkettentheorie“** (Pflüger, Ehrlich) bilden die Stoffe der lebenden Substanz **(lebendes Eiweiß,** „Biogen“) einen **Atomkomplex** nach Art der Nitro-Explosivkörper (Nitroglyzerin), in welchem an einen **stickstoffhaltigen Leistungskern** sich ansetzen erstens *C*- und *H*-haltige **verbrennliche Seitenketten** und zweitens **„intramolekularer Sauerstoff“.** Letzterer oxydiert beim Zerfall des Moleküls die verbrennlichen Seitenketten zu Kohlensäure und Wasser, welche abgespalten werden, während der stickstoffhaltige **Leistungskern** (wenigstens teilweise, soweit er nicht zu sehr angegriffen) **sich** durch Aufnahme neuer verbrennlicher Seitenketten und neuen intramolekular zu bindenden Sauerstoffs (Atmung) **„regenerieren“ kann.**

Dissimilation und Assimilation vollzögen sich nach dieser Vorstellung gewissermaßen **innerhalb des Moleküls,** dessen **Zerfall einer Explosion analog** wäre, was wiederum besonders gut zu den Erfahrungen über die „Reize“ stimmen würde.

§ 6.

Ein ***Reiz***

im allgemeinsten Sinne des Wortes ist **jeder Vorgang** in der Außenwelt oder auch im Organismus selbst (exogene, endogene Reize), **welcher Lebensvorgänge in oder außer Gang setzt** oder **in Gang erhält oder irgendwie modifiziert. Der durch den Reiz gesetzte Zustand** wird ***Erregung*** genannt. Die **Aufhebung eines Erregungszustands,** richtiger überhaupt **einer im Gange befindlichen Lebenserscheinung,** wird ***Lähmung*** genannt. Man hat von dissimilatorischer und assimilatorischer Erregung, desgleichen von dissimilatorischer und assimilatorischer Lähmung gesprochen. Im allgemeinen betreffen Reize die Ingangsetzung **dissimilatorischer** Vorgänge, und **man verbindet mit dem Begriffe des Reizes** herkömmlicherweise (ein wildes Tier oder einen gewalttätigen Menschen „reizen") **denjenigen der *„Auslösung"*,** d. h. der **Geringfügigkeit des Energieumsatzes bei dem Reize selbst im Verhältnis zu demjenigen bei dem „Reizerfolg",** — der Begriff ist hergenommen vom **Schlagwerk einer Uhr,** dessen aufgewundenes Gewicht oder gespannte Feder, für gewöhnlich festgehalten, ausgelöst wird durch eine mit geringstem Kraftaufwand vollführte Aktion des Gangwerkes. Dasselbe haben wir bei dem Losschießen einer **Sprengladung** durch die **Zündvorrichtung.** In diesem Sinne **spezifisch „reizbare" Gebilde** sind die Elemente des Nervensystems und besonders die Muskeln.

§ 7.

Alle **Lebensvorgänge** verlaufen **als Funktion der Zeit,** insbesondere ist das **Leben des Einzelwesens zeitlich begrenzt,** sein **Aufhören** nennen wir den **Tod,** über dessen innere Ursachen wir ebensowenig aufgeklärt sind wie über die **Herkunft** des Lebens, von der wir nur das sicher wissen, daß heutigentags lebende Wesen immer von ebensolchen herstammen **(Kontinuität des Lebens). Es gibt**

keine Urzeugung (Generatio spontanea).

Die Kontinuität ist gesichert durch die

Fortpflanzung

(Mutter- und Tochterorganismen) in ihren verschiedenen Erscheinungsformen: **Spaltung, ungeschlechtliche** und **geschlechtliche Zeugung.** Bei der Zeugung **entwickeln sich aus** besonderen Elementen des alten Organismus **Keimzellen** (mit oder ohne Verschmelzung zweier geschlechtlich differenzierter — auch einfachen Spaltungsvorgängen kann eine

solche „Konjugation“ vorausgehn —) **ein dem alten in allen wesentlichen** (artlichen sowie weitgehend individuellen) **Merkmalen gleicher neuer Organismus: „*Vererbung*“.**

Auf die Rolle des Kerns bei den Konjugations- und Zellteilungsvorgängen ist hier nicht näher einzugehn.

Die Annahme, daß die Kernbestandteile ausschließliche Träger der Vererbung seien, wird bestritten.

§ 8.

Die **physiologische Forschung bedient sich physikalischer** wie **chemischer,** und neuerdings der als **physikalisch-chemisch** bezeichneten ***Methoden.*** Neben der **mikroskopischen Beobachtung** ist vor allem der **Versuch am lebenden Tier** zu erwähnen.

Insofern die Lebensvorgänge resp. ihre Teilerscheinungen oder Komplexe als mathematische Funktionen, insbesondere der Zeit, sich darstellen, ist es zweckmäßig, sie in **Kurvenform** zu bringen. Solche Kurven werden direkt erhalten durch **Selbstaufzeichnung** (graphische Registrierung der Vorgänge: Muskelzuckungskurve, Blutdruck-, Puls-, Atmungskurven usw.). Die Aufzeichnung erfolgt auf einer sich bewegenden **Schreibfläche,** welche z. B. auf der Oberfläche einer durch ein Uhrwerk gedrehten Walze befindliches Papier sein kann, — durch eine **Schreibfeder** oder Schreibspitze, welche das Ende eines den Vorgang vergrößernden Hebels bilden kann. Als „gewichtloser Schreibhebel“ kann ein Lichtstrahlenbündel dienen, welches auf lichtempfindliches Papier wirkt: **photographische** Registrierung.

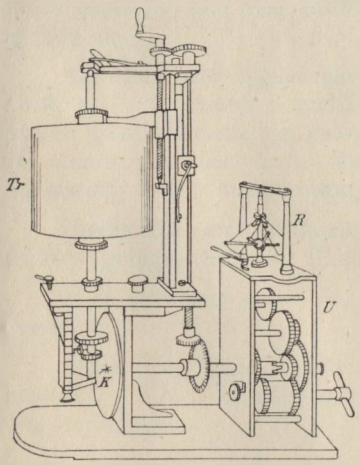


Fig. 1.
Registrierapparat von C. Ludwig und Baltzar. — *Tr* Walze oder „Trommel“, auf welche das Papier aufgezogen wird; *U* Uhrwerk; *R* Zentrifugalregulator.

II. Chemische Bestandteile des Tier- (menschlichen) Körpers.

§ 9.

Elemente:

Organogene C, H, O, N; S; P;

Halogene Fl, Cl, J, bei Meertieren wohl auch Br, vereinzelt Si,

von **Alkalimetallen** Na, K,

von **Erdmetallen** Ca,

von **Leichtmetallen** Mg,

von **Schwermetallen** Fe, gelegentlich (Blut von Weichtieren) auch Cu.

Spurweise treten **vielleicht alle** Elemente in die Zusammensetzung und den Stoffwechsel des tierischen Organismus ein.

Als Elemente spielen eine Rolle: **gasförmiger Sauerstoff** bei der Atmung; **gasförmiger Stickstoff** als **Verdünnungsmittel** desselben, entsprechend der Zusammensetzung der atmosphärischen Luft. **Im Stoffwechsel** wird **freier Stickstoff weder aufgenommen noch abgeschieden.**

Freier Wasserstoff kommt **in den Gasen des Darmtraktes gelegentlich** vor (Brennbarkeit).

H_2O, **Wasser** bildet $^2/_3$ **bis** $^3/_4$ **des Gesamtkörpergewichts.**

Neben CO_2, Kohlendioxyd ist es ein **Hauptstoffwechselprodukt.** NH_3, Kohlenwasserstoffe, H_2S finden sich in den Darmgasen.

§ 10.

Mineralische Körperbestandteile:

Von **Mineralsäuren** erscheint frei die HCl im Magensaft (bei der Mittelmeerschnecke Dolium Galea die H_2SO_4). Im Magen kann durch Kohlenhydratgährung freie **Milchsäure,** in Fäces und Schweiß können durch Fäulnis **niedere Fettsäuren** in Freiheit gesetzt werden. Im übrigen erscheinen die Säuren meist gebunden in **Salzen** oder **Estern.**

Die metallfreie Base **Ammonium** erscheint in Verbindung mit Kohlensäure, Harnsäure, Phosphorsäure. Im übrigen Salze des Chlors und Fluors, der Schwefelsäure und Phosphorsäure (von diesen auch saure Salze) sowie organischer Säuren mit den Basen **Natron, Kali, Kalk,** Magnesia. Soweit diese **Salze löslich** und ihre **Lösungen** Bestandteile der lebenden Substanz und der Körperflüssigkeiten sind, sind sie **elektrolytisch dissoziiert,** d. h. **in Ionen gespalten,** so daß man schon deshalb nicht sagen kann, zu welcher Base jede Säure z. B. im Blute gehört. Die **Ionen,** d. h. elektrisch geladene und daher Reaktion bedingende Atome und Radikale (Überschuß freier Wasserstoffionen gleich alkalische, freier Hydroxylionen gleich saure Reaktion) werden wahrscheinlich **auch von ebenfalls elektrischer Ladung fähigen Kolloidmolekülen gebunden** und lösen sich wieder von ihnen, wodurch Änderungen der osmotischen Spannung und chemischen Reaktion von Zellinhalt oder Körperflüssigkeiten, Änderungen der Permeabilität und des elektrischen Potentials an lebenden Gebilden zustande kommen, auf welchen die Mehrzahl der Lebensfunktionen beruht:

Daher die **Unentbehrlichkeit der mineralischen Körperbestandteile,** deren physiologische Bedeutung wir kaum eben zu ahnen beginnen.

§ 11.

Die *organischen Körperbestandteile*

teilen wir in **stickstoffreie** (meistens aliphatische) und **stickstoffhaltige** — die Eiweißstoffe und ihre Spaltungsprodukte durch Stoffwechsel und Fäulnis, darunter auch aromatische Verbindungen.

Den einfachsten organischen Verbindungen, den Kohlenwasserstoffen besonders nahe stehen die

Fette.

Die tierischen Neutralfette sind großenteils **Trialiphate des Glyzerins,** d. h. Verbindungen des dreiwertigen Alkohols Glyzerin $C_3H_5(OH)_3$ mit je drei Radikalen von **Fettsäuren,** von welchen wir je nach der Zahl der C-Atome **niedere** und **höhere,** sowie **gesättigte** und **ungesättigte** unterscheiden. **Erstere** von der allgemeinen Formel

$$C_nH_{2n}O_2$$

beginnen mit der **Ameisensäure** CH_2O_2, an welche sich die Essigsäure $C_2H_4O_2 = CH_3COOH$ anschließt, weiter die Propion-, Butter-, Valerian-, Capron-, Capryl- und Caprinsäure; hierher gehören die **Palmitinsäure** $C_{16}H_{32}O_2$ und die **Stearinsäure** $C_{18}H_{36}O_2$, **deren Glyzeride zusammen mit demjenigen der Ölsäure** $C_{18}H_{34}O_2$ die **Hauptbestandteile der tierischen Fette** sind (Gemische, welche wie die Metallgemische oder „Legierungen" einen niedrigeren Schmelzpunkt haben als jedes ihrer Bestandteile für sich). Die **Ölsäure** gehört zu den **ungesättigten** Fettsäuren von der allgemeinen Formel

$$C_nH_{2n-2}O_2,$$

deren niederster Repräsentant die **Akrylsäure** $C_3H_4O_2$ ist (eine doppelte Bindung!). Der zugehörige Aldehyd (Alkohol dehydrogenatus), der Aldehyd des Akrylalkohols oder das **Akrolein** entsteht **beim Verbrennen von Fett** und bedingt den scharfreizenden Geruch; er entsteht dabei als **Oxydationsprodukt des** gleichfalls drei-C-igen **Glyzerins.**

Manche tierischen Fette (Hautfette, Wollfett, Lanolin, im Blutplasma gelöstes Fett) sind **Fettsäureester** nicht des Glyzerins, sondern **des Cholesterins,** eines einwertigen Alkohols, welcher nach seiner Konstitution den Terpenen nahesteht und als solches wohl aus der Pflanzennahrung stammt. Er ist regelmäßiger Bestandteil der **Galle** und der meisten **Gallensteine,** aus welchen er durch seine Löslichkeit in Äther leicht zu gewinnen ist. Er bildet höchst charakteristische **Kristalle,** durchsichtige perlmutterglänzende rhombische Tafeln und gibt in Chloroform oder in Eisessig gelöst mit konzentrierter Schwefelsäure Rotfärbung (Salkowskische bzw. Liebermannsche Reaktion).

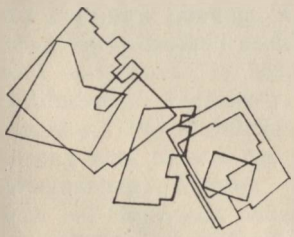


Fig. 2.
Cholesterinkristalle unter dem Mikroskop.

Die Fettsäuren verbinden sich außer mit dem Glyzerin selbst auch mit der **Glyzerinphosphorsäure,** bei welcher zwei Hydroxyle des Glyzerins erhalten sind. Zweifach-Fettsäure-Glyzerinphosphorsäure zusammen mit der Ammoniumbase Cholin (siehe weiter unten) sind die Zerfallsprodukte der vielgenannten **Lezithine,** welche **aus** den Extrakten des Nervenmarks (**Myelin**substanz) erhalten werden und **in ihnen** vermutlich **in** mehr oder weniger **lockerer Bindung mit Glukosiden** (N-haltige Glukoseverbindungen siehe unten) **und Eiweißkörpern** (Lezithoproteide) stehen.

Lezithin hat seinen Namen vom Eidotter, aus welchem man es in größeren Mengen gewinnen kann. Es ist wie Fett und Cholesterin in Äther löslich und von jenen schwer trennbar.

§ 12.

Die *Kohlenhydrate*

[ungefähre Zusammensetzung $= n \times (C + H_2O)$] teilen wir ein in einfache Zuckerarten **(Monosaccharide)**, Doppelzucker **(Disaccharide)** und dreifache Zucker **(Trisaccharide)** sowie **Polysaccharide.**

Die einfachen Zuckerarten sind Aldehyde und Ketone mehrwertiger Alkohole.

Aldehydgruppe: $\overset{|}{C}\begin{matrix} H \\ O \end{matrix}$; Ketongruppe: $\overset{|}{C}=O.$

Der einfachste Zucker wäre dementsprechend auch der **Formaldehyd** $H \cdot CHO$, über welchen vielleicht auch die Kohlenhydratsynthese (pflanzl. Assimilation) beginnt. Weiterhin haben wir je nach der Zahl der C-Atome

Triosen (Glyzerosen),
Tetrosen,
Pentosen (in den Pflanzen häufig),
Hexosen (tierphysiologisch am wichtigsten),

ferner **synthetisch dargestellt** noch **Heptosen, Oktosen** und **Enneosen.**

In allen diesen Gruppen die Aldehydzucker **(Aldosen)** und Ketonzucker **(Ketosen).**

Die **Zahl** der einfachen Zucker **wächst mit Zunahme der Zahl der C-Atome, ferner ganz bedeutend durch die Möglichkeit der Stereoisomeren,** d. h. Verbindungen, welche sich nur durch die räumliche Konfiguration der Atome im Molekül unterscheiden. Jedes asymmetrische Kohlenstoffatom bedingt zwei Stereoisomeren; wir verstehn darunter ein C-Atom, von dessen vier Affinitäten jede durch ein andersartiges Atom oder Radikal gesättigt ist. Darstellung im Raum als regelmäßiger Tetraeder.

Das **Vorhandensein asymmetrischer Kohlenstoffatome bedingt** die **optische Aktivität,** d. h. die **Fähigkeit, die Schwingungsebene des polarisierten Lichts zu drehen,** je nach Überwiegen im einen Sinne gerichteter oder im andern Sinne gerichteter (das Spiegelbild der ersteren darstellender) asymmetrischer Kohlenstoffatome haben wir **Rechtsdrehung** oder **Linksdrehung.** Gleiche Anzahl beider Arten wirkt wie Nichtvorhandensein asymmetrischer Kohlenstoffatome, nämlich bewirkt **Inaktivität,** sowohl wenn die beiden Richtungen sich im selben Molekül kompensieren (z. B. inaktive Weinsäure), als auch wenn gleichviel entgegengesetzt wirkende Moleküle in derselben Lösung vorhanden sind (Traubensäure; daher die Bezeichnung **„razemisches Gemisch“**).

Durch die vorgesetzten Buchstaben d und l bezeichnet man nach Emil Fischer **nicht die Drehung** einer Zuckerart, sondern ihre Abstammung bei der synthetischen Darstellung resp. **Herleitung von der rechtsdrehenden oder der linksdrehenden Mannose.** Wichtiger als diese Hexose ist eine andere Aldohexose, die **Glukose,** welche von dem sechswertigen Alkohol **Dulzit** sich herleitet, wie die Mannose vom Mannit. d-Glukose ist der gewöhnliche

§ 13.

Traubenzucker,

weil seine Lösungen rechtsdrehen, sonst auch **Dextrose** genannt. Er entsteht bei der Verdauung und Verwertung aller Nahrungskohlenhydrate im Organismus, er ist im Blute enthalten (Blutzucker), im Harne nur pathologisch: Glukosurie, Diabetes mellitus.

Er ist (schwer) kristallisierbar und zeigt folgende **Hauptreaktionen,** welche teilweise zu seiner Erkennung und quantitativen Bestimmung benutzt werden.

Er **reduziert** viele **Metalloxyde in alkalischer Lösung.** Wahrscheinlich tun es die **Produkte, welche entstehn, wenn man ihn mit Lauge erhitzt,** wobei Gelb-Braun-**Dunkelfärbung** entsteht ***(Mooresche Probe).***

Zu seiner **Erkennung** benutzt man meist die **Reduktion von alkalischem Kupfer,** welches bei seiner Gegenwart in Lösung geht, sonst als Kupferhydroxyd flockig ausfällt; ***Trommersche Probe:*** Man fügt zu der zu untersuchenden Flüssigkeit erst Natronlauge im Überschuß zu, dann verdünnte Kupfersulfatlösung tropfenweise, solange sich der zuerst entstehende flockige blaue Niederschlag zu einer tiefblauen Flüssigkeit löst (Anwesenheit von Zucker oder einer andern alkalisches Kupfer lösenden Substanz!). Erwärmt man nunmehr, so tritt Ausfallen eines ziegelroten Niederschlags von Kupferoxydul ein, wenn Traubenzucker oder ein anderer reduzierender Zucker vorhanden ist. Bloße Entfärbung ist nicht beweisend.

Die Reduktion von Kupfer in alkalischer Lösung wird zur **quantitativen Zuckerbestimmung** benutzt: **Titrieren mit Fehlings Lösung,** welche außer einem bestimmten *Cu*-Gehalt und Ätzalkali noch Weinsäure enthält, welche das *Cu* auch ohne Zucker in Lösung erhält. Auch feinere Methoden (**Allihnsches Verfahren, Wägung** des reduzierten Kupfers usw.) Die **Reduktion von Wismutoxyd** in alkalischer Lösung wird benutzt bei der ***Nylanderschen*** **(Böttger-Alménschen)** ***Probe.*** **Alle Reduktionsproben** können auch bei Gegenwart anderer reduzierender Substanzen positiv ausfallen; sie sind **nicht spezifisch für Traubenzucker.**

Spezifisch ist die Untersuchung auf ***alkoholische Gährung*** mit Saccharomyces cerevisiae (Hefe):

$$C_6H_{12}O_6 = 2\ C_2H_6O + 2\ CO_2.$$

Durch Messung der entwickelten CO_2 Menge (oder des von ihr ausgeübten Drucks) kann die Gährung auch zur quantitativen Zuckerbestimmung benutzt werden (Gährungssaccharometer).

Spezifisch ist ferner die **Phenylhydrazinprobe:** Das Molekül jeder Zuckerart bildet mit zwei Molekülen Phenylhydrazin $C_6H_5 \cdot NH \cdot OH$ unter Oxydation eine als **„Osazon“** bezeichnete Verbindung von typischer Kristallform (mikroskopisch) und konstantem Schmelzpunkt: **Phenylglukosazon** = tiefgelbe Nadeln zu Ähren oder großen Rosetten gruppiert, Schmp. + 205°.

Fig. 3.
Phenylglukosazonkristalle (gelb!) unter dem Mikroskop.

Wo die Glukose als solche sichergestellt ist, kann ihre **quantitative Bestimmung** leicht und sicher ***polarimetrisch*** erfolgen. Andere optisch aktive Substanzen müssen fehlen oder vor der Untersuchung im Polarisationsapparat entfernt werden. „Spezifische Drehung“ der Glukose $\alpha_D = 58^0$ nach rechts.

Physiologisch wichtig ist von den Hexosen noch die **Galaktose** als **Bestandteil des Disaccharids Laktose.** Sie reduziert, aber schwächer als Glukose, ferner die **linksdrehende Ketose** *d*-Fruktose, **Fruchtzucker, „Laevulose“** als Bestandteil des Rohrzuckers.

§ 14.

Disaccharide:

$$(C_{12}H_{22}O_{11} = 2\ C_6H_{12}O_6 - 2\ H_2O)$$

Rohrzucker oder **Saccharose**

$= 1$ Mol. *d*-Glukose $+$ 1 Mol. *d*-Fruktose $- H_2O$.

Er hält Kupfer in alkalischer Lösung, reduziert aber nicht. Er dreht stark nach rechts. **Durch Kochen mit verdünnten Säuren oder Fermentwirkung** wird er in seinen Lösungen, wie oben angedeutet, **gespalten,** wobei die **Rechtsdrehung in Linksdrehung übergeht, weil *d*-Fruktose stärker links dreht als *d*-Glukose rechts: *Inversion*.**

Maltose oder **Malzzucker** $= 2$ Mol. *d*-Glukose $- H_2O$ entsteht bei der Spaltung der Polysaccharide (Keimung der Gerste). Er reduziert (schwächer als der Traubenzucker), ist vergährbar, **wird leicht in 2 Mol. Traubenzucker gespalten durch Kochen mit verdünnter Säure oder das** allgemein verbreitete, auch im Darm erzeugte **Enzym „Maltase“.**

Laktose oder **Milchzucker** $=$ 1 Mol. Glukose $+$ 1 Mol. *d*-Galaktose $- H_2O$ wird in der Brustdrüse des Säugetiers als Nahrungskohlenhydrat für die Nachkommenschaft bereitet. Der Milchzucker reduziert (schwächer als Traubenzucker) und dreht rechts. Die aus ihm durch passende Enzyme (Kefir) abgespaltene Glukose kann durch Hefe vergohren werden.

Trisaccharide $C_{18}H_{32}O_{16} = 3\ C_6H_{12}O_6 - 2\ H_2O$ kommen in der Zuckerrübe (Raffinose) und im Bienenhonig vor.

§ 15.

Polysaccharide entsprechen **ungefähr** der Formel

$$(C_6H_{10}O_5)_n,$$

da ein Wassermolekül weniger abzuziehen ist, als die relativ bedeutende Zahl der Glukosemoleküle.

Ein **unlösliches Polysaccharid** ist die **Zellulose** (Zellmembranstoff, Holzstoff, Baumwolle usw.). Sie wird von den Verdauungssäften nicht angegriffen (im Wiederkäuerdarm wird sie z. T. durch Bakterien gelöst. Die Technik vermag sie in Glukose zu spalten).

Lösliche Polysaccharide sind die **pflanzliche Stärke,** die **tierische Stärke** oder das **Glykogen,** das **Inulin,** sowie die sog. **Dextrine.**

Die **pflanzliche** ***Stärke*** oder das **Amylum** wird bei der Assimilation in Form von **Stärkekörnern** gebildet, welche für die betreffende Pflanze charakteristische Gestalt und Größe besitzen, im allgemeinen aus Stärkegranuloseschichten und Stärkezellulosezwischenmembranen konzentrisch aufgebaut sind. Sie quellen in kaltem Wasser und werden beim Kochen zu einer kolloidalen Flüssigkeit (siehe unten), dem Stärke**kleister** gelöst. Derselbe **färbt sich mit Jodlösung blau,** welche Farbe **beim Erwärmen verschwindet** und **beim Abkühlen wiederkehrt (Dissoziation** der Jodstärke).

Die Stärke wird durch Kochen mit Säuren sowie durch ***diastatische*** (amylolytische, saccharifizierende) ***Enzyme gespalten,*** zunächst in die als **Dextrine** bezeichneten (weil stark rechtsdrehenden) noch mehr oder weniger kolloidalen Zwischenprodukte, welche der Reihe nach mit Jod Rotfärbung oder keine mehr geben, schließlich reduzieren (Amylodextrin, Erythrodextrin, Achroodextrin, Maltodextrin). Das ***Endprodukt*** ist ***Maltose,*** welche ***durch Maltase in Traubenzucker gespalten*** werden kann. Dies ist das ***Schicksal der Nahrungsstärke bei der Verdauung.***

Das gleiche geschieht nach Cl. Bernards Theorie mit dem von der **Leber** aufgespeicherten ***Glykogen*** oder **tierischen Amylum,** welches ein weißes Pulver bildet und sich in Wasser zu einer stark opalisierenden und rechtsdrehenden Flüssigkeit löst, die **mit Jodlösung sich rotbraun bis bläulichrot färbt.** In den Leberzellen, embryonalen Organen ist es in Gestalt amorpher Schollen mikroskopisch resp. durch deren Braunfärbung mit Jodlösung **mikrochemisch** nachweisbar.

§ 16.

Tierische Glukoside, d. h. stickstoffhaltige Zuckerverbindungen sind außer den **Zerebrosiden** und anderen noch unerforschten Körpern vor allem das **Glukosamin,** ein **Zersetzungsprodukt des** die Skelettsubstanz der Arthropoden und Kruster bildenden **Chitins,** sowie die **Glukoproteide,** welche zu den verwickeltsten Bausteinen der lebenden Substanz gehören.

§ 17.

Es sind dies die

Eiweißkörper.

Die Eiweißkörper bilden die **charakteristischen chemischen Bestandteile der lebenden Substanz.** Sie enthalten die vier Organogene: ***C*** (etwa 50 % des Trockengewichts), ***H, N*** (etwa 14—17 % des Trockengewichts), ***O,*** sowie alle echten Eiweißkörper ½—2 % ***Schwefel;*** gewisse Arten sog. zusammengesetzter Eiweißkörper (s. unten) daneben ***Phosphor.*** Ihre **chemische Konstitution** ist **sehr verwickelt,** und man ist erst in neuester Zeit auf die richtige Bahn zur Erkennung derselben gelangt. Ihr **Molekül** ist sehr **groß,** aus einer großen Zahl von Atomen zusammengesetzt.

Sie finden sich in den Körperzellen und Flüssigkeiten stets **in flüssiger Form** mit Wasser zusammen. Diese Flüssigkeiten haben **nicht** den Charakter **echter Lösungen,** die Eiweißkörper sind die **Hauptrepräsentanten** der **organischen *Kolloide,*** wie im Gegensatz zu den **Kristalloiden** seit Graham anscheinend gelöste Körper genannt werden, welche nicht oder **schwer durch tierische Membranen gehen** (diese sind für sie „impermeabel") — daher **durch „Dialyse" von** sie begleitenden, in echter Lösung befindlichen **Kristalloiden getrennt werden können,** ferner durch **Zusatz von** solchen, insbesondere von **Elektrolyten gefällt** (ausgeflockt), **durch Temperaturerhöhung zum Gerinnen gebracht werden** usw. Streitig ist, ob die Kolloide, insbesonders die Eiweißkörper osmotischen Druck ausüben, und welches eigentlich ihre Molekularstruktur ist (zweiphasische Gemische; Mizellar- oder Membranstruktur)? **Erkannt** werden können Eiweißkörper in Flüssigkeiten (z. B. bei pathologischem Vorkommen im Harn) durch die sog.

allgemeinen Eiweißreaktionen,

deren wichtigste:

§ 18.

Fällungsreaktionen: Kochprobe (Hitzegerinnung) mit Säurezusatz, weil **Alkaliprotein nicht hitzegerinnbar** ist.

Fällung mit konzentrierten **Säuren, Fällung** mit **Schwermetallsalzen** (Bildung von „Albuminaten"), **Fällung** durch **Alkohol, Gerbsäure, Pikrinsäure, Phosphorwolfram-** und **Phosphormolybdänsäure.**

Besonders **empfindlich:** Salpetersäurefällung in Gestalt der **Hellerschen Ringprobe,** sowie **Fällung durch Essigsäure und Ferrozyankalium.**

Farbenreaktionen (teils Hinweise auf die Konstitution):

Xanthoproteinprobe: Gelbfärbung beim Erhitzen mit Salpetersäure, weiterhin Tieforangefärbung beim Übersättigen mit Ammoniak.

Biuretprobe: Rosa- bis Violettfärbung mit Alkali und sehr verdünnter Kupfersulfatlösung (Karbiminogruppen).

Millonsche Probe: Rotfärbung beim Erhitzen mit Millons Reagens (NO_2 haltige Merkurinitratlösung: hydroxylierte Benzolkerne).

Adamkiewicz' Probe: Rotfärbung mit Eisessig und konzentrierter H_2SO_4 (verschieden gedeutet).

§ 19.

Eine wissenschaftliche **Klassifikation** der Eiweißkörper wird erst durch die genaue Kenntnis der Aufspaltungsprodukte jedes einzelnen möglich werden. Die **jetzigen** Klassifikationen sind unsicher und **betreffen meist äußere Merkmale.**

Man unterscheidet:

1. **Einfache** Eiweißkörper (Protei*n*e) und
2. **zusammengesetzte** Eiweißkörper (Protei*d*e).

1. Die ersteren kommen im a) **unveränderten (nativen) Zustande** in Organen und Körperflüssigkeiten vor als

Albumine und **Globuline.**

α) Die **Albumine** sind **wasserlöslich**, löslich in verdünnten Neutralsalzlösungen und werden durch Sättigen mit Neutralsalzen nur unvollständig gefällt:

Serumalbumin, Laktalbumin, Myoalbumin.

β) Die **Globuline** sind **nicht** wasserlöslich, **fallen** daher **bei der Dialyse** ihrer Lösungen **gegen Wasser aus,** sie sind löslich in verdünnten Alkalien und Salzlösungen, werden gefällt durch verdünnte Säuren (Einleiten von CO_2, wenig Essigsäure, sowie durch Sättigen ihrer Lösungen mit Neutralsalzen (**„Aussalzung“**):

Serumglobulin, Laktoglobulin, Myoglobulin, Kristallin, Fibrinogen, Myogen, Myosin.

Wahrscheinlich handelt es sich **nur** um **verschiedene Zustandsformen desselben** nativen Eiweiß; die Albuminform ist als diejenige der Körperflüssigkeiten (zirkulierendes Eiweiß), die Globulinform als diejenige des Zellinhalts aufgefaßt worden.

b) **Denaturiert,** d. h. chemisch verändert wird natives Eiweiß

1. durch **Hitzekoagulierung,**
2. durch **Behandlung mit Säuren: Säureprotein,** in Säureüberschuß unlöslich, reagiert alkalisch, durch Neutralisieren mit Alkali wieder lösbar (reversible Veränderung);
3. durch **Behandlung mit Alkalien: Alkaliprotein;** dasselbe reagiert sauer, wird aber durch weiteren Alkalienzusatz nicht gefällt, vielmehr bedingt solcher eine tiefergreifende, nicht reversible Veränderung des Eiweißmoleküls.

Den einfachen Eiweißkörpern nahe stehn die **Vitelline,** die **Histone.** Letztere sind in verdünnter HCl löslich und fallen beim Neutralisieren aus.

II. Die **zusammengesetzten Eiweißkörper** bestehn aus einem **Eiweißmolekül und daranhängendem *„prosthetischen“* Atomkomplex.** Je nach der Art dieses letzteren hat man verschiedene Bezeichnungen aufgebracht, die z. T. zu Verwirrung geführt haben.

1. **Phosphorhaltige Proteide** enthalten eine *P*-haltige prosthetische Gruppe.

a) **Nukleine (echte** Kernstoffe) bestehen aus **Eiweiß** oder beim Fischsamennuklein aus Protamin (einfachster Eiweißkörper nach Kossel) **und Nukleinsäure.** Die ***Nukleinsäuren*** (Spermanukleinsäuren, Thymusnukleinsäure usw.) **enthalten** *P* im oxydierten Zustand, **Purinbasen,** z. T. auch einen Kohlenhydratkomplex.

b) **Nukleoproteide** (in allen Zellen, Leber, Niere usw.) bestehn **aus Eiweiß und echtem Nuklein.**

c) **Pseudonukleoproteide** (auch Nukleoalbumine, Nukleoproteine usw. genannt) bestehn aus **Eiweiß** und **Paranuklein** oder Pseudonuklein, d. h. einer *Fe*- und *N*-haltigen Substanz, welche **keine purinhaltende Nukleinsäure** abspaltet (statt dessen ev. sog. Pseudonukleinsäure):

Kasein der **Milch.**

2. **Glukoproteide** sind **Eiweißkörper mit einer Kohlenhydratgruppe verbunden,** die beim Kochen mit verdünnter Säure als reduzierende Substanz sich abspaltet:

Muzin (Schleimstoff), durch Essigsäure fällbar, in deren Überschuß unlöslich, und **Mukoide** (Ovomukoid, Synovin, Pseudomuzin oder Metalbumin) durch Essigsäure teilweise fällbar, in deren Überschuß z. T. löslich.

Auch **Phosphoglukoproteide,** Verbindungen von Eiweiß mit Lezithin (siehe oben) usw. sind zu erwähnen.

3. **Chromoproteide** sind **Verbindungen von Eiweiß mit** einer ein **Schwermetall enthaltenden prosthetischen Gruppe** und sind meistens im Blut oder entsprechenden Körperflüssigkeiten enthalten: ***„Blutfarbstoffe“,*** **Typus** das **Hämoglobin, spaltbar** in **Globin,** einen histonartigen Eiweißkörper, **und Hämatin,** einen *N*- und eisenhaltigen Farbstoff.

Eisenfreie Abkömmlinge des Hämatins finden sich als **farbgebende Bestandteile in der Galle,** den **Fäces** und dem **Harn.**

§ 20.

Außer den erwähnten gibt es eine große Zahl kompliziert gebauter, *N*-haltiger Verbindungen im Organismus, welche manche Eigenschaften der Eiweißkörper teilen, in anderen von ihnen abweichen:

Man nennt sie **eiweißähnliche Stoffe, Albuminoide,** richtiger

Proteinoide.

Hierzu gehören die **leimgebende Substanz** des Bindegewebes, der Sehnen usw., das **Kollagen,** ebenso diejenige der Knochen, das **Ossein,** welche **beim Erhitzen mit Wasser eine kolloide Flüssigkeit** geben, den ***Leim,*** welcher beim Abkühlen zur Gallerte gesteht, die weiterhin zu amorpher durchsichtiger Masse eintrocknet. Die quantitative Zusammensetzung des Leims, insbesondere auch der *S*-Gehalt weicht von demjenigen der Eiweißkörper etwas ab.

Gleiches gilt für das **Elastin** (elastische Fasern des „gelben Bindegewebes"), das **Keratin** (Hornsubstanz), welche beide schwerlöslich sind und von Verdauungsenzymen kaum angegriffen werden.

Teils Proteinoide, teils Eiweiß finden sich in der **Knorpelsubstanz** an **Chondroitinschwefelsäure** gebunden (Verbindung von Schwefelsäure und **Chondroitin,** letzteres **spaltbar in Essigsäure und Chondrosin,** eine **Verbindung des Glukosamins** (siehe oben).

Fibroin, Serizin sind Proteinoide der Seide. Hierher hat man noch gerechnet die **Protamine** (siehe oben), gewisse tierische und bakterielle **Gifte,** wie das Tuberkulin, die Schlangengifte, welche indessen den Proteosen (siehe unten) näher stehen, sowie die

§ 21.

Enzyme

(sonst als **ungeformte Fermente** bezeichnet.)

Es sind **Stoffe, welche, selbst in geringer Menge vorhanden, große Mengen anderer Stoffe chemisch umzusetzen vermögen, ohne dabei selbst wesentlich qualitativ und quantitativ verändert zu werden.** Von manchen kennt man unwirksame Vorstufen **(Zymogene).** Die meisten bewirken **hydrolytische Spaltungen** (Spaltungen unter Wasseraufnahme, „Hydrolysen"), so die

Diastasen (Dextrine und Maltose aus Stärke oder Glykogen).

Disaccharide spaltende (Maltose in Glukose).

Fettspaltende **(Lipasen).**

Eiweißspaltende (**proteolytische** Enzyme).

Eiweiß**koagulierende** Enzyme (Fibrinferment, Labenzym usw.).

Spezifische Enzyme wie die Arginase, Tyrosinase (spalten die betreffende Verbindung in bestimmter Weise).

Oxydierende Enzyme **(Oxydasen),** nach aller Wahrscheinlichkeit nur in der Pflanze (Lakkase) vorhanden, auch für den Tierkörper behauptet (Oxydasen der Leber u. a.).

§ 22.

Verdauungsprodukte der Eiweißstoffe.

Durch die Wirkung der proteolytischen Enzyme des Darmkanals werden die Eiweißkörper der hydrolytischen Spaltung in fortschreitendem Maße unterzogen. Es entstehen dabei zunächst (im Magen) **Säureproteine,** dann **Proteosen** (Propeptone), d. h. Körper, welche nicht mehr hitzekoagulierbar sind, aber durch Sättigen mit Ammonsulfat noch ausfällbar sind und in **primäre** und **sekundäre** Proteosen usw. eingeteilt werden, je nachdem sie durch Essigsäure und Ferrozyankalium, durch Salpetersäure bei Anwesenheit von Neutralsalzen usw. noch gefällt werden oder nicht. (Letztere Fällung löst sich beim Erwärmen und tritt beim Abkühlen wieder ein.) Die nächsten Verdauungsprodukte der Albumine heißen **Albumosen** [Dysalbumose, Heteroalbumose von Kühne, Atmidalbumose (durch Verdauung mit gespanntem Wasserdampf) von Neumeister usw.], diejenigen der Globuline **Globulosen,** diejenigen des Fibrin **Fibrinosen** usw.

Produkte weitergehender Spaltung sind die **eigentlichen Peptone,** welche durch Ammonsulfat nicht mehr fällbar sind, sondern nur noch durch Sublimat, Gerbsäure, Pikrinsäure, Phosphorwolframsäure und Phosphormolybdänsäure. Die Peptone geben die Biuret- und die Millonsche Reaktion, in reinem und trockenen Zustand sind sie sehr hygroskopisch (zischen mit Wasser). Durch Alkohol werden Proteosen und Peptone unverändert gefällt.

Man **benennt auch die Peptone je nach ihrer Herkunft** (Albuminpepton, Globulinpepton, Fibrinpepton usw.).

Auch aus Proteinoiden entstehen z. T. **ähnliche Verdauungsprodukte,** so aus Leim **„Gelatosen“** und **Leimpepton** (nicht mehr erstarrungsfähig; verflüssigende Wirkung von Bakterien).

§ 23.

Schon durch die Wirkung des Pankreassaftes, weiterhin durch Enzyme der Darmwand entstehen nach neueren Forschungen aus den Eiweißkörpern ***Produkte*** noch ***weitergehender Hydrolyse,*** **wie sie auch** der **Stoffwechsel** liefert, und **wie** sie als **Produkte künstlicher Spaltung durch Kochen mit verdünnten Säuren und Alkalien** auftreten und neuerdings durch Emil Fischer und seine Schule einer möglichst quantitativen Erforschung (Estermethode) unterzogen werden: nämlich vor allem die

Aminosäuren,

d. h. organische Säuren, in denen ein oder mehrere H durch die Aminogruppe NH_2 ersetzt sind.

Primäre Aminosäuren:

Prototyp: **Aminoessigsäure** oder ***Glykokoll*** **(Glyzin)**

$$(NH_2)CH_2COOH.$$

Dieselbe erscheint als Stoffwechselprodukt; in der **Galle gepaart mit der Cholsäure** (Glykocholsäure). Ferner **gepaart** mit der aromatischen Verbindung **Benzoësäure** in Gestalt der **Hippursäure** (Benzoylglykokoll $C_6H_5CO \cdot NH \cdot CH_2COOH$).

Bei der **künstlichen** Hydrolyse erhält man ferner:

Aminopropionsäure oder **Alanin** (α oder β)

$$NH_2 \cdot C_2H_4 \cdot COOH,$$

Aminobuttersäure oder **Butalanin** (α, β, γ)

$$NH_2 \cdot C_3H_6 \cdot COOH,$$

Aminovaleriansäure (α, β, γ, δ),

$$NH_2 \cdot C_4H_8 \cdot COOH.$$

Leuzin, tryptisches Verdauungsprodukt, im Harn bei gewissen Leberkrankheiten, ist:

α-Isobutylaminoessigsäure

$$\begin{matrix} CH_3 \\ CH_3 \end{matrix}\!\!> CH \cdot CH_2 \cdot CH(NH_2) \cdot COOH,$$

isomer den Aminokapronsäuren

$$NH_2 \cdot C_5H_{10} \cdot COOH,$$

von denen einige als **„isomere Leuzine"** vorkommen.

Ihnen entspricht als **Diaminosäure** das **(Sekundäre Animosäuren):**

Lysin = α, ε-Diaminokapronsäure

$$(NH_2)CH_2 \cdot (CH_2)_3 \cdot CHNH_2 \cdot COOH$$

und das **Ornithin** = α, δ-Aminovaleriansäure.

Ferner haben wir

aminierte zweibasige Säuren:

Asparaginsäure = Monoaminobernsteinsäure und **Glutaminsäure** = Monoaminoglutarsäure, ferner als

aminierte Oxysäure

die bei künstlicher Eiweißhydrolyse erhaltene β-Oxy α-Aminopropionsäure oder das **Serin** (vom Seidenleim).

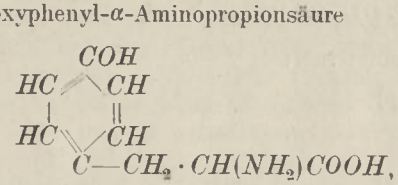
Wird das *O* des Hydroxyls im Serin

$$HO \cdot CH_2 \cdot CH(NH_2) \cdot COOH$$

ersetzt durch *S*, so hat man das $HS \cdot CH_2 CH(NH_2) COOH$ **Zystein,** von dem 2 Moleküle unter Oxydation sich vereinigen zum **Zystin.** Ferner haben wir

§ 24.

aromatisch substituierte Amino- und **Oxyaminosäuren,** wie das **Phenylalanin** und **das mit dem Leuzin zusammen vorkommende *Tyrosin*** (Name vom Käse) oder die Paraoxyphenyl-α-Aminopropionsäure



deren **nächstes Abbauprodukt** die Paraoxyphenylpropionsäure oder **Hydroparakumarsäure** ist.

Weiter geht der **Abbau** nach Baumann **bis zum Parakresol** und **Phenol. Oxyphenylessigsäure** und **Oxymandelsäure** sind **als pathologische Stoffwechselprodukte nachgewiesen.** (Eingeführte Phenole werden z. T. oxydiert und stets gepaart, an Schwefelsäure und Glukuronsäure, ausgeschieden; siehe die Lehre vom Harn.)

§ 25.

Diese **sämtlichen Aminosäuren lassen sich zu** je zwei, drei, vier und wahrscheinlich noch **mehr Molekülen derselben wie auch untereinander verschiedener Verbindungen miteinander paaren,** derart, daß immer der Säurerest der einen statt eines Wasserstoffs der Aminogruppe der anderen eintritt: **Wie man also das Benzoylglyzin hat,** so hat man ein **Glyzylglyzin, ein Glyzyltyrosin,** ein **Alanylserin,** ja selbst ein **Glyzylalanylserin** usw. Man bezeichnet **diese Verbindungen,** weil sie bereits **viele Eigenschaften,** z. T. die Biuretreaktion usw., **mit den Peptonen gemeinschaftlich** haben, als **Peptide: „Dipeptide“** und ***„Polypeptide“.*** Neuerdings ist ihr **Verhalten** (Hydrolysierbarkeit) **gegen natürliche Verdauungsfermente** Gegenstand der Untersuchung; man hofft, auf diese Weise **synthetisch der Zusammensetzung der Eiweißkörper näher zu kommen,** zumal da **bei gewissen künstlichen Eiweißhydrolysen den synthetischen analoge Peptide** sich finden.

§ 26.

Indessen **gehören zu den Bausteinen** der wirklichen Eiweißkörper **außer den Aminosäuren** selbst **noch Verbindungen anderer Art,** vor allem, wie schon das Tyrosin, und — soweit sie auch bei reiner Fleischnahrung ausgeschieden wird, die Hippursäure zeigen —,

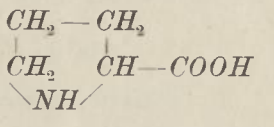
aromatische:

außer den **zyklischen** (Benzolringe) auch **alizyklische** und **heterozyklische;** ein **Hexaoxybenzol** ist der süßschmeckende **Inosit** im Herzmuskel; einen Doppelring, dessen einer Anteil ein N enthält, bildet das ***Indol,*** die Muttersubstanz des Indigos, C_8H_7N. Sie und das **Skatol** = Methylindol C_9H_9N **entstehen bei der Eiweißfäulnis,** so auch **in den unteren Darmpartien** (ihr weiteres Schicksal siehe bei der Lehre vom Harn).

Eine Skatolaminoessigsäure oder **Indolaminopropionsäure** ist das als **Tryptophan** bezeichnete Produkt der Eiweißhydrolyse (Violettfärbung mit Bromwasser; als **chromogene Gruppe des Eiweiß** angesprochen).

γ Oxy-β Chinolinkarbonsäure ist die im Hundeharn normal vorkommende **Kynurensäure.**

Wichtige und interessante Hydrolyseprodukte endlich sind die **α-Pyrrholidinkarbonsäure**



oder das **Prolin,** sowie die Oxypyrrholidinkarbonsäure **(Oxyprolin);** der **Stickstoff** ist in ihnen **als Imidogruppe vorhanden,** ebenso wie im Indol, sowie dem Purin und Pyrimidin, **Gruppen, welche sich auch von dem Hauptendprodukt des Eiweißzerfalls bei den höheren Tieren ableiten lassen,** nämlich dem **Harnstoff.**

§ 27.

Dasselbe läßt sich ansehn als **Abkömmling des *Ammoniaks,* von welchem auch eine Reihe *basischer Eiweißfäulnisprodukte* stammen,** die **Methylamine,** das **Cholin** resp. **Neurin,** das **Tetramethylendiamin** (Putreszin), **Pentamethylendiamin** (Kadaverin, sog. ***Ptomaine,*** **Leukomaine** oder **Leichenalkaloide,** auch ein koniinartiges), endlich das **Spermin,** angeblich Diaethylendiimin.

§ 28.

Der *Harnstoff*

$CO \cdot (NH_2)_2$ ist das **Diamid der Kohlensäure. Zwischen ihm und der Kohlensäure** $CO \cdot (OH)_2$ steht die **Karbaminsäure,** $CO \cdot NH_2 \cdot OH$, deren Ammonsalz, das **karbaminsaure Ammon, im Blute** vorkommen soll und in Anspruch genommen worden ist für die Entstehung des Harnstoffs aus kohlensaurem Ammoniak, zwischen welchen beiden dies Salz die Mitte hält.

Der **Harnstoff** bildet rhombische Prismen, welche in Wasser, oder auch in Alkohol löslich sind. Er bildet durch Addition von Salpetersäure, Oxalsäure u. a. **Salze,** von denen das **salpetersaure** wegen seiner **Kristallform** (rhombische Platten mit charakteristischem Winkel) zu seiner **Erkennung** dienen kann.

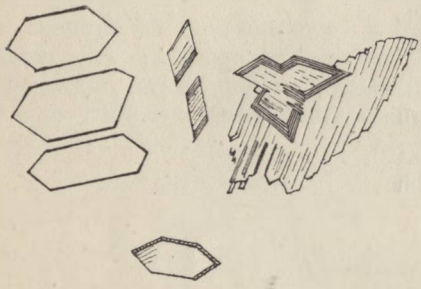


Fig. 4.
Salpetersaurer Harnstoff unter dem Mikroskop.

Beim trocknen Erhitzen bildet sich **aus zwei Molekülen Harnstoff unter Austritt von Ammoniak** ***Biuret,*** welches die nach ihm benannte (siehe oben bei den Eiweißkörpern) **Biuretprobe** gibt.

Durch den Mikrokokkus Ureae wird der Harnstoff in kohlensauren Ammoniak, resp. $CO_2 + 2\ NH_3$ zerlegt **(ammoniakalische Harngährung).**

Mit **salpetersaurem Quecksilber** gibt er eine Fällung von konstanter Zusammensetzung **(Liebigs Titriermethode);** mit einer **Lösung von unterbromigsaurem Natron** wird er unter Oxydation glatt in **Kohlensäure,** die durch überschüssiges Alkali gebunden werden kann, **Wasser** und **gasförmigen Stickstoff** zerlegt, der aufgefangen und gemessen werden kann **(Ureometer von Hüfner u. a.).**

§ 29.

Denkt man sich den ***O*** **im Harnstoff durch** die zweiwertige Imidogruppe ***NH*** **ersetzt,** so erhält man die als **Uramin oder Guanidin** bezeichnete Base

$$C{=}\begin{matrix} NH_2 \\ NH \\ NH_2 \end{matrix}$$

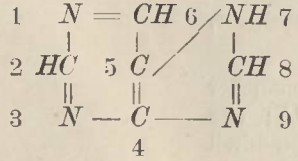
Das Methylguanidin ist ein Ptomain (siehe oben).

Die **Methylguanidinessigsäure** oder **-Uraminoessigsäure** ist der **basische Hauptbestandteil der Fleischbrühe** resp. des Fleischextrakts, das in großen monoklinen Prismen kristallisierende ***Kreatin.*** Dessen inneres Anhydrid = Kreatin — H_2O ist das **im Harn** normal enthaltene **Kreatinin. Dem Kreatin entspricht** das **Arginin,** eine δ-Guanidin-α-Aminovaleriansäure, ein **Hydrolyseprodukt der Eiweißkörper,** welches **selbst durch hydrolytische Spaltung** (Enzym Arginase, siehe oben) **zerfällt in Harnstoff und Ornithin** (siehe oben). Alle bilden charakteristische **Kupfer- und Silberverbindungen,** was auch für die übrigen basischen Bestandteile der Fleischbrühe und des Harns gilt, welche sonst als **Fleischbasen, Nukleinbasen** (weil sie **aus jedem echten Nuklein zu erhalten** sind) oder **Xanthinbasen** bezeichnet wurden, jetzt **mit der Harnsäure zusammen** als **Alloxurkörper** oder noch besser

§ 30.

Purinderivate

(E. Fischer) bezeichnet werden. Man kann alle diese Körper als **„Diureide“** ansehn, insofern **zwei Harnstoffreste** $C\begin{matrix} N \\ N \end{matrix}$ **mit einer mittleren dreikohlenstoffigen Kette** in eigenartiger Weise **zu zwei** miteinander durch zwei C-Atome der letzteren zusammenhängenden **Ringen verbunden** sind. Der derartig zusammengesetzte Grundstoff $C_5H_4N_4$:



wird als **Purin** bezeichnet.

Ein **2, 6, 8 Trioxypurin,** auch als **Diureid der Trioxy-Akrylsäure** zu kennzeichnen, ist die ***Harnsäure*** $C_5H_4N_4O_3$. Sie ist eine **zweibasige** Säure, die mit den Alkalien **leichter lösliche neutrale** und **schwerer lösliche saure Salze bildet;** am **schwersten löslich** in Wasser ist die **freie Säure,** welche **in rhombischen Prismen** (aus Harn oft stark gefärbt und verstümmelt — Wetzsteine, Kamm- und Bartformen —) **kristallisiert.**

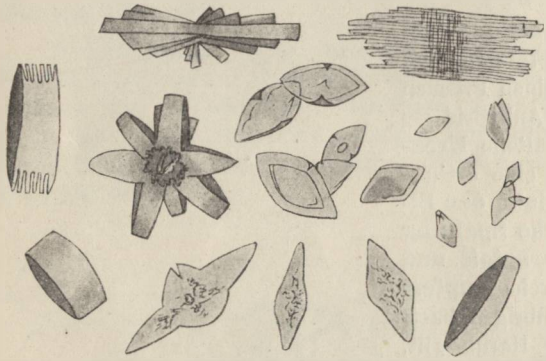


Fig. 5.
Harnsäurekristalle aus Harn.

Sie wird von konz. H_2SO_4 unverändert gelöst. Mit HNO_3 oxydiert, gibt ihr Rückstand mit NH_3 tiefrote Farbe von purpursaurem Ammon **(Murexidprobe).** Zusatz von Lauge ändert die Farbe in violett.

Durch starke Oxydationsmittel zerfällt die Harnsäure in CO_2 + **Allantoin,** dem Diureid der Glyoxylsäure, enthalten in der **Allantoisflüssigkeit** des Embryos.

Bei Einwirkung von Salpetersäure wird die Harnsäure gespalten in Harnstoff + **Alloxan** oder Mesoxalylureid, durch dessen Reduktion man das Ureid der Tartronsäure oder die **Dialursäure,** weiterhin dasjenige der Malonsäure oder die **Barbitursäure** entstanden denken kann. Durch Oxydation spaltet sich das Alloxan in CO_2 + Oxalsäureureid oder **Parabansäure,** welche in **Oxalursäure** übergeht, ehe sie in **Harnstoff** + **Oxalsäure** zerfällt.

Das ***Xanthin*** (stark **gelb** gefärbter Bestandteil mancher seltener Harnsteine) ist **2, 6 Dioxypurin,** $C_5H_4N_4O_2$; das ***Hypoxanthin,*** $C_5H_4N_4O$, ein **regelmäßiger** Bestandteil des **Harns** und der **Fleischbrühe,** ist **6 Oxypurin.** Ein **6 Aminopurin** ist das aus Thymus, Milz und Leukozyten gewinnbare ***Adenin,*** ein **2 Amino-6-Oxypurin** das ***Guanin*** des Guano.

§ 31.

Eine

andere Grundsubstanz

basischer Spaltungsprodukte speziell **von Nukleinen,** welche einen monoureidartigen Ring mit einer dreikohlenstoffigen Kette (entsprechend dem Purin als Diureidbase) darstellt, ist das ***Pyrimidin*** $C_4H_4N_2$

$$\begin{array}{lcl} 1 & N = & CH\ 6 \\ & | & | \\ 2 & HC & CH\ 5 \\ & \| & \| \\ 3 & N - & CH\ 4. \end{array}$$

Ein **2, 6 Dioxypyrimidin** ist das **Urazil,** ein **5 Methylurazil** das **Thymin** und ein **2 Oxy-6 Aminopyrimidin** das **Zytosin.** Eine Monoureidbase mit zweikohlenstoffiger Kette ist das ***Imidazol***

$$\begin{array}{ll} CH - & NH \\ | & | \\ & CH \\ & \| \\ CH - & N, \end{array}$$

welches, **wahrscheinlich an eine Aminopropionsäure gebunden,** darstellt das ***Histidin,*** $C_6H_9N_3O_2$. **Arginin, Histidin und Lysin,** welche wegen ihrer je 6 C-Atome auch ***Hexonbasen*** heißen, sind die **Hauptbestandteile der Protamine** (siehe oben) und bilden vielleicht einen bestimmten Kern im Molekül der eigentlichen Eiweißkörper (Kossel).

III. Blut und Kreislauf.

§ 32.

Die **Stoffwechselbeziehungen** zwischen den einzelnen Geweben resp. Organen der höheren Organismen werden **hergestellt durch** zwischen ihnen sich bewegende **Körperflüssigkeiten.** Wir haben beim Menschen zu unterscheiden das **Blut** und die **Lymphe.**

Das *Blut*

zirkuliert in einem **völlig geschlossenen Röhrensystem** und stellt gewissermaßen ein **Gewebe mit flüssiger Interzellularsubstanz** dar, indem es, mikroskopisch untersucht, besteht aus einer **homogenen Flüssigkeit** und **darin suspendierten Formelementen,** welche größtenteils **lebende Zellen** darstellen. Erstere heißt (beim **lebenden,** nicht geronnenen, siehe unten, Blut) das ***Plasma;*** die ***Formelemente*** werden unterschieden 1. als ***rote Blutkörper,*** **Erythrozyten.** Diese stellen beim Menschen **kreisrunde Scheiben** dar von 7,7 μ Durchmesser und 2—3 μ Dicke; sie sind am Rande dicker als in der Mitte, so daß je nach Einstellung die Mitte heller erscheint als der Rand oder umgekehrt; im letzteren Fall könnte ein **Kern** vorgetäuscht werden, welcher den Erythrozyten des Menschen und der meisten Tiere **fehlt** (gewisse Exemplare im Knochenmark und in pathologischen Fällen ausgenommen). **Kernhaltig** sind die größeren, elliptisch geformten **Erythrozyten der Vögel, Amphibien** usw.

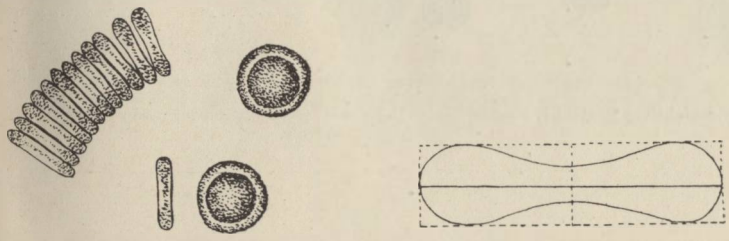


Fig. 6.
Rote Blutkörper des Menschen, links geldrollenartig angeordnet; rechts schematischer Querschnitt eines Erythrozyten.

Die ***Zahl*** der roten Blutkörper (bestimmbar nach einem einfachen Prinzip unterm Mikroskop mittels der Abbé-Zeißschen Zählkammer) beträgt **vier bis fünf Millionen im Kubikmillimeter,** also **im Gesamtblut** (siehe unten) **25 Billionen.** Bedeutend **weniger zahlreich** und **nicht,** wie die roten, alle **unter sich** ziemlich **gleich groß** sind 2. die ***farb-***

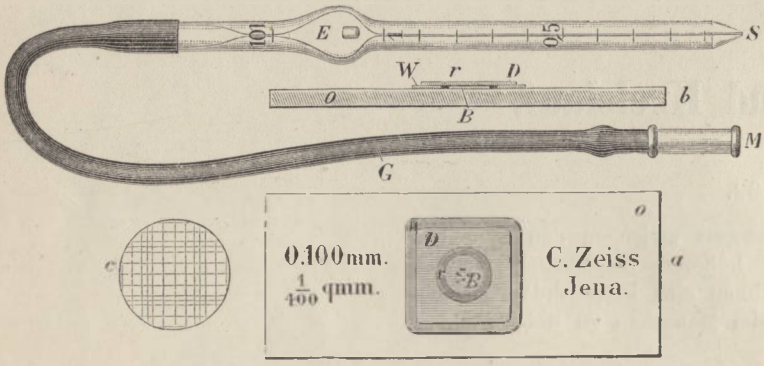


Fig. 7.
Thoma-Zeiß' Blutkörper-Zählapparat; *a* von oben, *b* von der Kante. — *o* Objektträger; *B* Basisplatte der Kammer mit der Felderteilung (deren Anblick im mikroskopischen Gesichtsbild siehe bei *c*); *W* Randwulst; *r* Ringkanal, die überschüssige Blutmischung aufnehmend; *D* Deckglas. *S* Mischpipette mit Kugel *E*, Gummischlauch *G* und Mundstück *M*.

losen Blutkörper oder **Leukozyten.** Diese sind von wechselnder Größe, kleiner und größer als die roten; sie sind **kernhaltig,** bei größeren kann der **Kern hufeisenförmig** erscheinen und sich in **mehrere** spalten **(polynukleäre** Leukozyten). Das Protoplasma führt **Fettröpfchen** und zahlreiche **Granulationen** von sehr verschiedenartigem Verhalten zu Farbstoffen usw.; sie haben in weit höherem Maße als die für die Atmungsfunktion differenzierten roten Körper **allgemein zellulare Eigenschaften,** unter denen die **Amöboidbewegung** besonders bemerkenswert ist. Ihre **Zahl** stellt sich zu derjenigen der roten Blutkörper wie 1 zu 350 bis 1 zu 1200, also **sehr schwankend.**

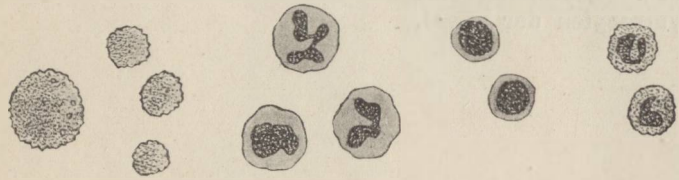


Fig. 8.
Leukozyten, rechts die Kerne sichtbar gemacht.

Außer den beiden Zellarten finden sich 3. noch die sog. ***Blutplättchen,*** auch Nukleinplättchen genannt, neuerdings auch als wirkliche **Zellen** angesprochen; ferner **farblose** und **Pigmentschollen** als Zerfallsprodukte von Blutkörpern und sog. **Elementarkörnchen.**

§ 33.

Die

Gesamtblutmenge

läßt sich durch Auffangen des Blutes bei Enthauptung und gründliches Ausspülen des Gefäßsystems mit Wasser ermitteln. Der Gehalt des Spülwassers an Blut wird durch Vergleich seiner Färbungsintensität mit derjenigen von bekannten Verdünnungen des nämlichen Blutes **„kolorimetrisch“** ermittelt, und zu der direkt ausgeflossenen Menge addiert. Man erhält so für den Menschen und die größeren Säugetiere ***etwa ein Dreizehntel des Körpergewichts*** — ca. 10 Pfund oder 5 Liter — wenn man die

Dichte des Blutes

= 1 setzt; sie beträgt **1,050 bis 1,060.** Die aus der Gesamtblutmenge sich ergebende Gesamterythrozytenzahl ist schon oben erwähnt worden; man hat auch nach vergrößerten Modellen die

Oberfläche **des einzelnen roten Blutkörpers**

bestimmt und so für die **gesamten** bei einem erwachsenen Menschen etwa $^1/_3$ **Hektar Oberfläche** erhalten. Diese enorme ***„Oberflächenvergrößerung“*** — ein auch anderweitig im Organismus sich ausdrückendes Prinzip — **dient hier der respiratorischen Funktion des Blutes.**

Das ***Volumen*** **der Formelemente** — durch Zentrifugieren im **„Hämatokriten“** zu ermitteln, bei Ausschluß von Gerinnung, siehe unten — beträgt **40 bis 50 % des Gesamtblutes.**

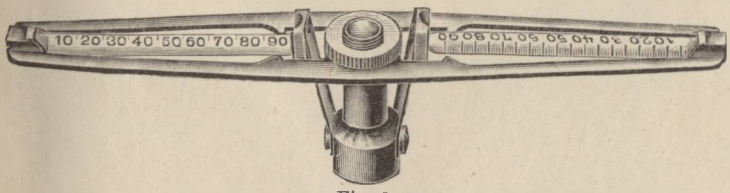


Fig. 9.
Hämatokrit-Aufsatz, auf eine Zentrifuge aufzusetzen; die Röhrchen, deren Boden nach außen, deren Öffnung nach innen gerichtet ist, wurden zuvor mit dem zu untersuchenden Blut, eventuell unter Zusatz von Hirudin oder ähnlichem gefüllt.

§ 34.

Das **Blut zeigt** einen auffallenden ***Farbenunterschied,*** je nachdem es aus einer ***Arterie*** oder einer ***Vene*** kommt, im ersteren Fall **hell**(scharlach)**rot,** im zweiten **dunkel**(schwarz)**rot;** Blut aus den Kapillaren (Parenchym der Organe) zeigt Mittelfarbe, verschieden je nach dem Grade ihrer Gefäßweite (Tätigkeit). Überhaupt wird die **Blutfarbe durch die Intensität der Atmung** (Sauerstoffaufnahme) einerseits und der Arbeit der Organe (Reduktion) andererseits **beinflußt.** — Narkose!

§ 35.

Das **aus einer Wunde resp. einem eröffneten größeren Gefäß geflossene Blut wird** unter normalen Verhältnissen **innerhalb einer gewissen Zeit gallertig:** ***Gerinnung;*** die Gallerte nimmt die **Gestalt des zum Auffangen benutzten Gefäßes** an, und zwar in **verjüngter** Form, indem sie sich **zusammenzieht** zum ***„Blutkuchen“*** **(Placenta sanguinis)** und dabei das **Blutwasser** ***(„Blutserum“)*** ausspreßt. Der **Blutkuchen** erweist sich unter dem **Mikroskop** als bestehend aus einem **Netz feinster Fädchen von Faserstoff** oder ***Fibrin,*** zwischen welchen die Formelemente eingebettet sind.

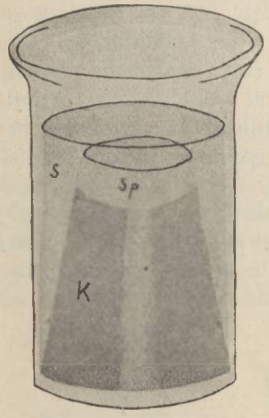


Fig. 10.
Blut, im Becherglase geronnen.
— *K* Blutkuchen, *Sp* Speckhaut,
S Serum.

Schlägt man das Blut unmittelbar beim Austreten mit Ruten, **Glasstab** o. ä., so **setzt sich an diese das Fibrin** als leicht durch Wasser weißwaschbarer Filz **an** und man erhält ein nun **nicht mehr gerinnendes** ***defibriniertes*** Blut, welches aus dem **Serum** (siehe oben) und den darin suspendierten **Formelementen** besteht. Also:

a) **Lebendiges Blut** liefert bei der **gewöhnlichen Gerinnung: Blutkuchen + Serum; Blutkuchen = Fibrin + Blutkörper.**

b) **Lebendiges Blut** liefert **beim Schlagen: Fibrin + defibriniertes Blut; defibriniertes Blut = Serum + Blutkörper.**

Die Gerinnung wird **verzögert durch Kälte, verhindert** durch Zusatz von **Neutralsalzlösungen** ($NaCl$, $MgSO_4$, NH_4Cl), auch von **Blutegelextrakt** oder dessen wirksamem Prinzip, dem **Hirudin,** welche beide ebenso **schon beim lebenden Tier** wirken, wenn in die Blutbahn eingespritzt. Ebenso bewirken **Proteose-Peptongemische** Ungerinnbarkeit des Blutes bei intravenöser Injektion, während **Nukleoproteide,** Schlangengift u. a. je nach der Dosis Ungerinnbarkeit oder aber Gerinnung in den Gefäßen (tödlich!) bewirken.

§ 36.

Chemie des Blutes.

Der **Hauptbestandteil der roten Körper,** in noch umstrittener Weise in ihre Zellsubstanz („Stroma") eingelagert, ist das ***Hämoglobin,*** der ***Blutfarbstoff.*** Er läßt sich aus ihnen gewinnen, im umgebenden Medium lösen durch die **Blutkörper zerstörende Mittel,** als da sind: Wasser („Hypotonie" — „hypertonische Medien" wie konzentrierte Salzlösungen bringen sie zum Schrumpfen), **Alkohol, Äther** (Auflösung des in den Erythrozyten enthaltenen Lezithins), **Gefrieren** und **Wiederauftauenlassen, mäßige Wärme, elektrische Schläge.**

Das **Blut** wird so ***„aufgehellt",*** mehr oder weniger durchsichtig, während es vorher undurchsichtig war und in auffallendem Lichte rot erschien (es war „deckfarbig" und wird „lackfarbig").

Die wässerige Lösung des **Hämoglobins** ***kristallisiert*** **in für die betreffende Tierart typischen, für alle seine Zustandsformen beim nämlichen Tier gleichartigen Kristallen:** Beim Menschen, Hund, Rind, Katze rhombische Prismen, beim Meerschwein Tetraeder, beim Eichhorn sechsseitige Tafeln: „Blutkristalle", **„Hämoglobinkristalle".**

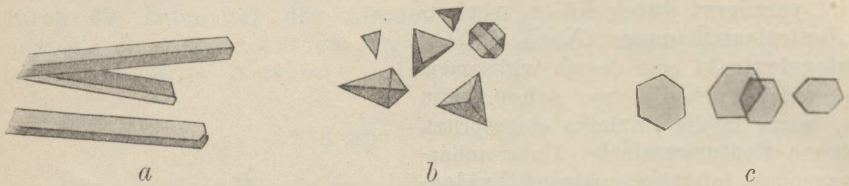


Fig. 11.
Blutkristalle, *a* von der Katze, *b* vom Meerschweinchen, *c* vom Eichhorn.

Sie ebenso wie die **mit O_2 in Berührung befindliche Hämoglobinlösung** sehen **scharlachrot** aus, wie arterielles Blut, resp. unterm Mikroskop gelbrötlich mit grünem Schimmer (Fluoreszenz). **Sauerstoffentziehung, Reduktion** gibt ihnen wie der Lösung die **dunkelrote Farbe** des venösen Blutes; im **ersten Falle** haben wir eine lockere dissoziable Verbindung des Hämoglobins mit Sauerstoff — ***Sauerstoffhämoglobin*** —, im **zweiten** ***sauerstoffreies*** sog. **reduziertes** ***Hämoglobin.***

Sie unterscheiden sich durch ihre ***Absorptionsspektren;*** das Sauerstoffhämoglobin hat zwei Absorptionsstreifen im Gelb und Gelbgrün, durch einen farbigen Zwischenraum getrennt, das sauerstoffreie Hämoglobin einen breiten verwaschenen an ihrer Stelle, über die *D*-Linie weiter hinausreichend.

Das Hämoglobin geht auch **Verbindungen mit anderen gasförmigen Stoffen** ein, so mit *CO*; das ***Kohlenoxydhämoglobin*** hat ein demjenigen des Sauerstoffhämoglobins sehr ähnliches **Absorptionsspektrum mit zwei Streifen,** welche nur einander etwas näher liegen. Vor allem aber bleibt es **Reduktionsmitteln** (Schwefelammon, Eisenoxydullösungen) **gegenüber resistent,** da ja nichts zu reduzieren ist, wo kein *O* ist; wichtig für die forensische Erkennung des *CO*-Hämoglobins bei Verdacht auf ***Kohlenoxydvergiftung:*** Diese **beruht** ja **darauf, daß das *CO* bei gleichem Partiardruck mehr Hämoglobin und fester bindet als der O_2**, somit dieses und damit das **Blut zu seiner respiratorischen** Funktion — lockere Bindung, Transport und Abgabe großer Sauerstoffmengen, siehe unten — **unfähig macht.**

Außerdem bindet das Hämoglobin auch **Stickoxyd,** sowie in einer bei gewissen Vergiftungen auftretenden, wahrscheinlich festeren *O*-Verbindung, dem ***Methämoglobin*** noch *CNH* **(Zyanwasserstoffmethämoglobin)** und H_2S **(Sulfhämoglobin,** mit stark grüner Doppelfarbe).

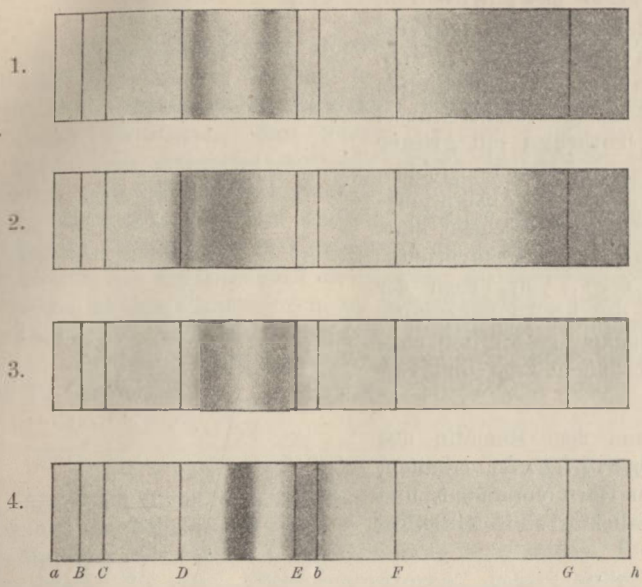


Fig. 12.
Absorptionsspektren: 1. des Sauerstoff-Hämoglobins, 2. des sauerstoffreien Hämoglobins, 3. des Kohlenoxyd-Hämoglobins, 4. d. Hämochromogens.

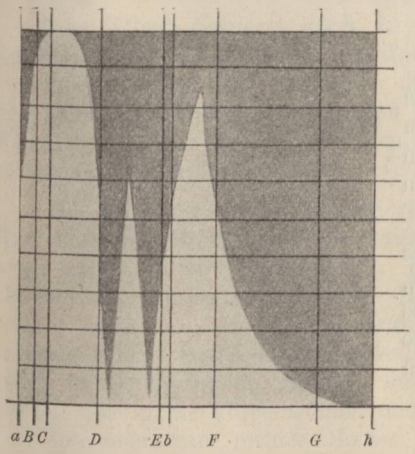


Fig. 13.
Absorptionsspektrum des Sauerstoffhämoglobins im keilförmigen, oben dicken, unten dünnen Glasgefäß.

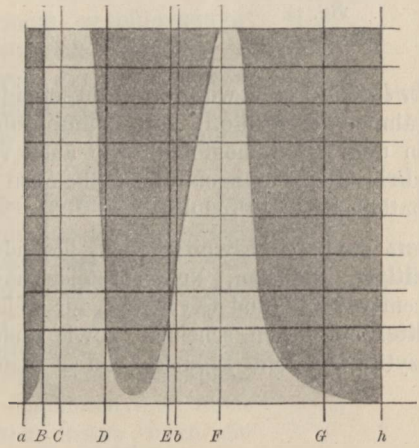


Fig. 14.
Absorptionsspektrum des sauerstoffreien Hämoglobins im keilförmigen, oben dicken, unten dünnen Glasgefäß.

Durch Kochen, Säuren, Alkalien usw. wird das Hämoglobin ***gespalten*** in das **histonähnliche** ***Globin*** und den eisenhaltigen **Farbstoff** ***Hämatin*** $C_{32}H_{32}N_4FeO_4$. Dieser erscheint **bei Sauerstoffgegenwart** als **eigentliches Hämatin,** in **saurer** Lösung **braun** (Säureblutgerinnsel schwärzlich), in **alkalischer** Lösung **rotbraun** mit **grüner** Fluoreszenz. (Die Absorptionsspektren des Methämoglobins, Sulfhämoglobins und Alkalihämatins besitzen Absorptionsstreifen im Rot.) Bei **Sauerstoffentziehung** erscheint statt des Hämatins das ***Hämochromogen,*** dessen **Absorptionsspektrum** zwei Absorptionsstreifen zeigt, von denen der dem Rot nähere dem Zwischenraum der beiden Sauerstoffhämoglobinstreifen entspricht, sehr dunkel, scharf und charakteristisch, der andere dem Violett nähere breit und verwaschen ist.

Durch starke Säuren wird aus dem Hämatin das **eisenfreie Hämatin** oder ***Hämatoporphyrin*** erhalten, welches bei gewissen Vergiftungen im Harn vorkommt, und mit der Formel $C_{16}H_{18}N_2O_3$ dem Gallenfarbstoff **Bilirubin isomer** ist (alles Pyrrholderivate!).

Addition von ***HCl*** macht aus dem **Hämatin** das ***Hämin,*** welches in dunkelbraunen, bläulich fluoreszierenden **Kristallen** in Form von oft sich kreuzenden kurzen Nadeln kristallisiert: **Teichmannsche Blutprobe.**

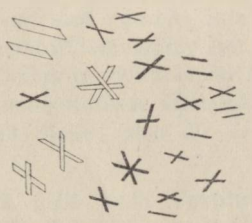


Fig. 15.
Häminkristalle.

Diese ***Häminkristalle*** sind **wohl zu unterscheiden von den** oben erwähnten **Kristallen von Hämoglobin** (auch red. Hämoglobin und *CO*-Hämoglobin), wie auch von den sog. **Hämatoïdinkristallen,** orangefarbigen Rhomben in alten Extravasaten (pathologisches Produkt).

Die ***Leukozyten*** enthalten **Eiweißkörper,** besonders reichlich **phosphorhaltige,** Nukleine, Nukleoproteide usw., ferner z. T. in Körnchenform **Fett** und **Glykogen,** für welche sie als **Transportmittel** zu dienen scheinen, sowie andere **Einschlüsse** (Phagozytismus) und Produkte ihres eignen Stoffwechsels.

§ 37.

Die **Formelemente des Blutes** geben eine **phosphat-** und **kalireiche Asche**, während in der **Asche des *Plasmas*,** resp. ***Serums*** die **Chloride**, sowie **meistens** die ***Na*-Salze** überwiegen. Ihre Menge wird zu 6 pro Mille angegeben. Der **gesamt-osmotische Druck des Blutes** ist indessen etwa **gleich** dem einer **9 permilligen Kochsalzlösung** zu setzen, an ihm sind die **übrigen Kristalloide des Serums** beteiligt, so die **Karbonate,** der **Traubenzucker** ($1\,^0/_{00}$ bis $^1/_2\,^0/_0$), der **Harnstoff** und sonstige **Extraktivstoffe.** Außerdem ist das Plasma reich an **Eiweißstoffen,** nämlich **Serumalbumin** (mehrere Arten, z. T. kristallisiert zu erhalten) und **Serumglobulin** (auch Paraglobulin genannt), beide über 70^0 gerinnend.

§ 38.

Außerdem findet sich im Plasma als weitere Globulinsubstanz das **Fibrinogen** (bei $+56^0$ gerinnend), welches das **Material für das** bei der Gerinnung festwerdende **Fibrin** liefert. Zu den **„Fibringeneratoren“** gehört **außerdem** vielleicht das **Serumglobulin** und sicher ein Enzym, das **Fibrinferment** oder Thrombin **(Thrombase),** welches **aus einem Prothrombin entsteht,** wozu die **Mitwirkung von Kalksalzen** notwendig ist; **Zusatz** bestimmter Mengen **Oxalat verhindert** die Gerinnung. Im übrigen ist der **Mechanismus der Gerinnung,** insbesondere die Rolle der Leukozyten, Blutplättchen und Nukleine bei derselben immer **noch nicht völlig geklärt** (Anwendungen von Ehrlichs Seitenkettentheorie).

§ 39.

Kreislauf.

Das ***Blut bewegt sich*** **in einem geschlossenen Gefäßsystem,** während der **Stoffaustausch,** welchen es zwischen den Organen vermittelt, **durch die Wandungen der feinsten Gefäßverzweigungen hindurch,** resp. **durch Vermittelung der** diese umgebenden, in allen Gewebsspalten befindlichen **Lymphe** statthat.

Die ***in sich zurückkehrende Bewegung,*** der **Kreislauf des Blutes** wird **unterhalten durch zwei** unterwegs eingeschaltete **Pumpwerke, jedes aus einem** sich **rhythmisch** zusammenziehenden **Hohlmuskel** bestehend, welche beide zu einem **Gesamtorgan,** dem ***Herzen*** verwachsen sind. Durch **Klappenvorrichtungen** (siehe unten) wird die Bewegung so geleitet, daß das Blut vom linken Herzen aus in die Körperarterien und -kapillaren und durch die Hohlvenen zum rechten Herzen, von diesem durch die Lungenarterie zur Lunge und aus deren Kapillaren und Venen zum linken Herzen zurückfließt. Das ganze ist also **ein** vollständiger Kreislauf, und man sollte nur von der Körper**hälfte** und der Lungen**hälfte** des Kreislaufes sprechen, **nicht** aber vom **„großen“** und vom **„kleinen“** Kreislauf.

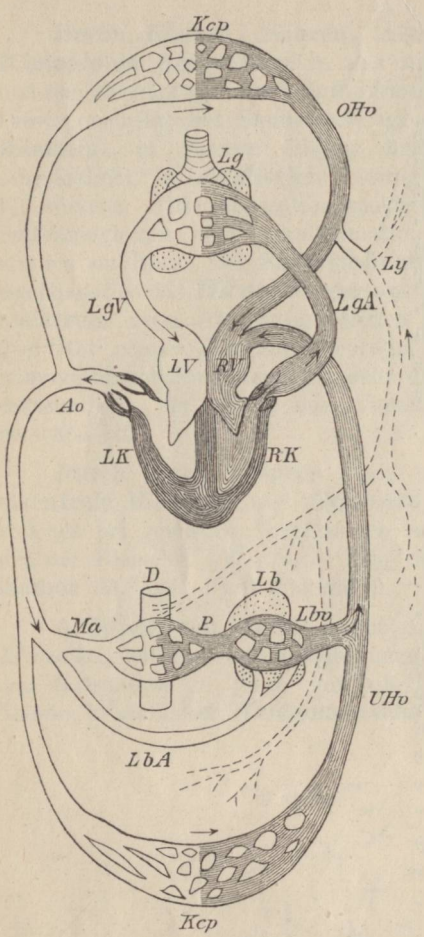


Fig. 16.
Schema des menschlichen Kreislaufs. *LK* linke, *RK* rechte Herzkammer; *LV* linker, *RV* rechter Vorhof; *Ao* Aorta; *UHo*, *OHo* untere, obere Hohlvene; *LgA* Lungenarterie, *LgV* Lungenvene; *Lg* Lunge; *Kcp* Körperkapillaren; *Ma* Mesenterialarterie; *P* Pfortader; *Lba* Leberarterie, *Lbv* Lebervene; *D* Darm, *Lb* Leber; *Ly* Lymphsystem.

Die **Verdauungsorgane** sind in die Körperhälfte des Kreislaufes eingeschaltet als **Seitenbahn**, derart, daß das dem Darme durch die Mesenterialarterien zugeführte, in den Kapillaren der Darmschleimhaut mit resorbiertem Nährmaterial beladene Blut, nachdem es sich in den Mesenterialvenen wieder gesammelt hat, nicht direkt der unteren Hohlvene zugeführt wird; vielmehr **löst sich** die **„Pfortader“** innerhalb der Leber **von neuem in Kapillaren** auf, welche sich zu den **Lebervenen wieder vereinigen. Diese erst mündet in die untere Hohlvene;** sie nimmt auch das Blut auf, welches der Leber, vor allem zwecks Sauerstoffversorgung durch die **Leberarterie direkt** zugeführt wird.

§ 40.

Die

allgemeinen Gesetze der Blutbewegung

(Hämodynamik) sind gegeben durch die **Mechanik der Bewegung einer Flüssigkeit in einem Röhrensystem.** Die **Triebkraft des Herzens** kann schematisch dargestellt werden durch ein **Reservoir** mit bestimmtem **Flüssigkeitsniveau,** dessen Höhe h die Geschwindigkeit des Ausfließens aus einem im Boden befindlichen Loche bestimmt: $v = \sqrt{2gh}$ (Torricellis Satz). Haben wir nicht eine einfache Ausflußöffnung, sondern ein **Röhrensystem,** auf dessen Krümmung wir nicht Rücksicht zu nehmen brauchen und welches wir auch als am Ende offen ansehen können, da die Hohlvenen in den weiten rechten Vorhof münden usw., so ist zu bemerken, daß **die in der Zeiteinheit durch ein solches Röhrensystem fließende Flüssigkeitsmenge, das *„Stromquantum" überall gleich sein* muß,** weil die **Flüssigkeiten inkompressibel** sind und **sich nirgends stauen können.** Die Größe dieses **in jedem Gesamtquerschnitt gleichen** Wertes hängt von den **Widerständen** im Rohr ab, sie ist um so kleiner, je länger und je enger das Rohr ist. **Wechselt sein Querschnitt, so muß die *Geschwindigkeit* der Teilchen *dem Querschnitt umgekehrt proportional* sich ändern,** da in den weiten Teilen dasselbe Quantum eine kürzere Strecke des Rohrs einnimmt, die Teilchen sich also weniger zu eilen brauchen, sie zu durchlaufen, als die längere Strecke in den engen Rohrabschnitten. Am **größten** ist der ***Gesamt*querschnitt** des Gefäßsystems **in den Kapillaren (Erweiterung bei der Verzweigung);** daher ist **hier** die **Geschwindigkeit** der Fortbewegung der Blutteilchen **am geringsten,** während sie in den **Arterien und Venen groß** ist; in den Hohlvenen, welche zusammen den gleichen Querschnitt haben, wie die lebende, unter Blutdruck (siehe unten) stehende Aorta, ist die Geschwindigkeit ebenso groß wie in dieser letzteren. Die **Verzweigung** ist dagegen **von großer Bedeutung für** das Verhalten des ***Blutdrucks* (Seitendruck im Rohr, resp. Wandspannung der elastischen Blutgefäße);** hätte man ein **gerades,** überall **gleichweites, unverzweigtes** Rohr, so **würde** der **Druck,** gemessen als Flüssigkeitssäule in Steigröhren, **geradlinig abfallen,** bis zu Null am Ausflußende. Lokale Erweiterungen würden in diesen einen weniger steilen Druckabfall bedingen. Die Gesamterweiterung

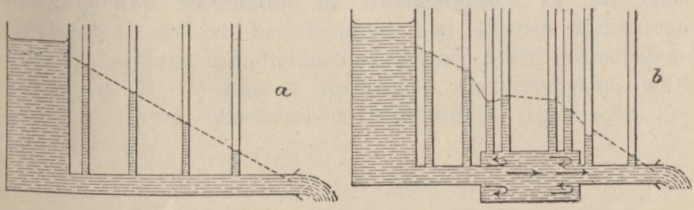


Fig. 17.
a Druckgefälle bei gleich weitem Rohr; *b* desgl. bei vorhandener Erweiterung.

des Strombettes im Kapillargebiet wird aber in dieser Hinsicht überkompensiert durch die **reibungserzeugende Wirkung der vielfachen Verzweigung bis zu den engen Kapillaren,** so daß der **Druck beim Übergang von den Arterien zu den Kapillaren stark abfällt** und **in den Venen sehr gering** wird, so daß besonders **in den unteren Extremitäten,** wo die Schwere der Rückkehr des Blutes zum Herzen entgegenwirkt, die **Venenklappen** und die **Aspiration des Thorax** (siehe die Atmungslehre) **helfen** müssen.

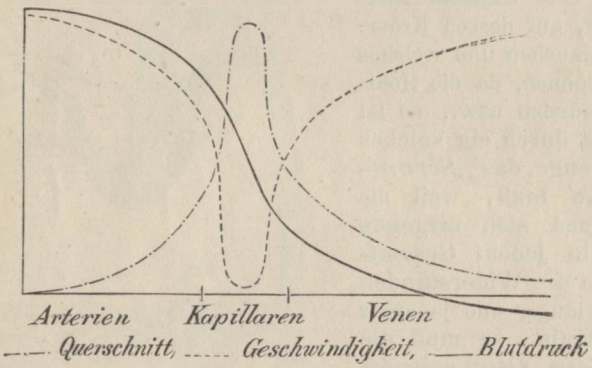


Fig. 18.

§ 41.

Besprechung der Hauptteile des Kreislaufapparats,

Das

Herz:

Zweikammeriger Hohlmuskel, dessen sich kontrahierende Fasern den flüssigen Inhalt in die Aorta und Arteria pulmonalis hinauspressen, wobei sich die Semilunarklappen öffnen, die **beim Wiedererschlaffen** dem in den Arterien unter Druck (siehe unten) stehenden **Blute den Rücktritt in die Ventrikel verwehren,** indem sie sich **schließen** (genaues Anliegen der Ränder und Noduli Arantii;

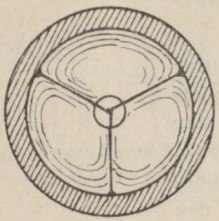


Fig. 19.
Einblick in den Aortenbulbus bei geschlossenen Semilunarklappen.

dreistrahliger Stern). **Während des Schlaffseins der entleerten Kammern** fließt **aus den Venen** (Vis a tergo; Rest der Triebkraft des Herzens) **Blut in sie herein;** diese Füllung wird **begünstigt durch die** als **Vorhöfe** bezeichneten Erweiterungen der Venenenden, deren Muskelwand sich gegen Ende der Ventrikelerschlaffung, unmittelbar vor ihrer nächsten Zusammenziehung, **kontrahiert. Während der Füllung der Ventrikel klaffen** die **Atrioventrikularklappen** (linke **Mitralis,** rechte **Trikuspidalis**), um sofort **mit beginnender Kontraktion** derselben **sich** zu **schließen** und so den **Rücktritt des Bluts in die Vorhöfe zu verhindern.**

Es ***alternieren*** also ***„Systole" der Ventrikel*** und ***„Diastole" derselben*** resp. ***Systole der Vorhöfe.*** Die **Ventrikeldiastole** dauert **länger** als deren **Systole** (letztere ca. $^4/_9$, erstere $^5/_9$ Sek.); die Vorhofsystole fällt in ihr Ende.

§ 42.

Die ***Frequenz der Herzschläge*** **beträgt beim erwachsenen Menschen im Durchschnitt *72 in der Minute;*** sie ist bei Kindern und kleinen Individuen größer, bei langen Individuen niedriger; beim selben Menschen ist sie im Liegen (Nachtruhe) am geringsten, wird gesteigert durch Muskelarbeit, Verdauung, psychische Erregung u. a.

§ 43.

Am Lebenden erkennen läßt sich Beginn und Schluß der Ventrikelsystole an den

Herztönen,

welche an der Brustwand über der Herzspitze sowie den Ursprüngen der großen Gefäße zu „auskultieren" sind. Der **erste** (länger, dumpfer: bū) gilt als zusammengesetzt aus dem **Muskelton** des Herzens **und** den Schallschwingungen bei der Anspannung der **sich schließenden Atrioventrikularklappen.** Der **zweite** (heller, kürzer: tŭp) gilt als Schallphänomen der **sich schließenden Semilunarklappen** (Aorten- und Pulmonalklappen, vorwiegend, je nach Ort der Auskultation).

Nicht direkt nachweisbar sind die **Momente der Klappenöffnung.** Die **Semilunarklappen können sich nicht sofort beim Beginne der Systole öffnen, weil der Druck in den Arterien noch höher** (siehe unten) **ist als in den Ventrikeln;** erst, wenn letzterer ersteren übersteigt, öffnen sie sich und gestatten die **„Austreibung"** des

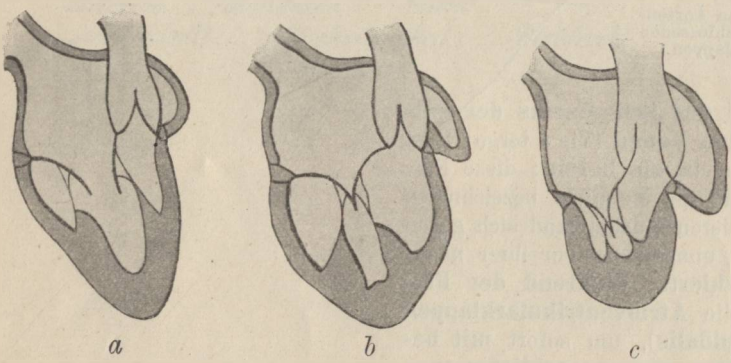


Fig. 20.
a Anfüllungszeit (diastolische)
b Anspannungszeit } (systolische) } des Ventrikels.
c Austreibungszeit

Bluts in die Arterien. Es **zerfällt** also die **Systole** in **zwei Abschnitte,** in deren ersterem es vorwiegend zur Anspannung der Myokardfasern kommt, weniger zur Verkleinerung des Ventrikelraums: ***Anspannungs-* oder Verschluß*zeit,*** und in einen zweiten, die ***„Austreibungszeit".***

Ihre Dauer läßt sich im Tierversuch bestimmen durch genaue **graphische Registrierung** mit sog. elastischen Manometern oder „Tonographen“ (Spannungsschreibern) **des Druckverlaufs im Innern des Ventrikels** (linker) **und der zugehörigen großen Arterie** (Aorta): Im **ersteren** ist die **Kurve trapezförmig,** d. h. der Druck steigt von Null zu einem Maximum an, auf welchem er einige Zeit verharrt, um von ihm wieder auf Null abzusinken. In der **Arterie** ist er **dauernd hoch** (Ursachen siehe unten) und zeigt bei **jedem Herzschlag** einen **Anstieg,** welcher erst dann erfolgt, wenn der Druck im Ventrikel den gerade in der Arterie herrschenden zu übersteigen beginnt.

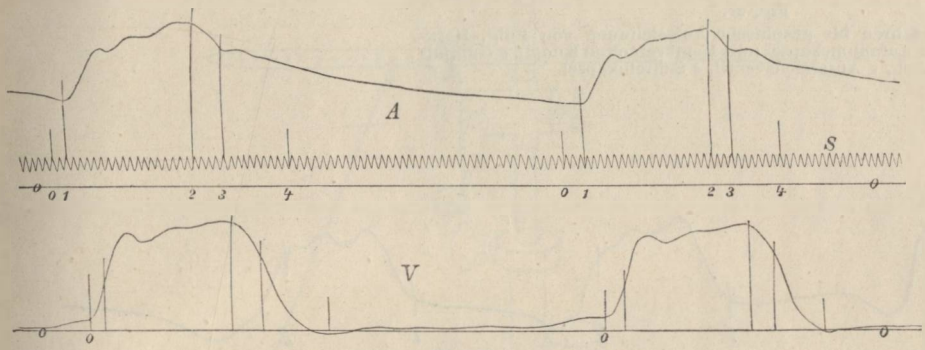


Fig. 21.
Druckablauf im Innern des linken Ventrikels *V* und in der Aorta *A* beim Hund, nach Hürthle. Jede Zacke der Zeitkurve *S* bedeutet $^1/_{100}$ Sekunde.

§ 44.

Die Herztätigkeit läßt sich **noch anders registrieren,** beim Froschherzen durch **aufgelegten** oder **Suspensionshebel,** beim Säugetier mit eröffneter Brust ähnlich, beim intakten Menschen durch **Aufzeichnung** des

Herzspitzenstoßes,

welchen man **im vierten bis fünften Interkostalraum etwas medialwärts von der Mamillarlinie** fühlt, **vermittels des sog. Luftübertragungsverfahrens** (Mareysche Aufnahmekapsel, Gummischlauch und Mareysche Schreibkapsel): ***Kardiographie,*** die Kurven heißen ***Kardiogramme.*** Sie stellen den **Verlauf der systolischen Verhärtung** (***Resistenzvermehrung*** gegen den fühlenden Finger, resp. gleichmäßig angedrückten Aufnahmekapselknopf) **der Herzwand** dar.

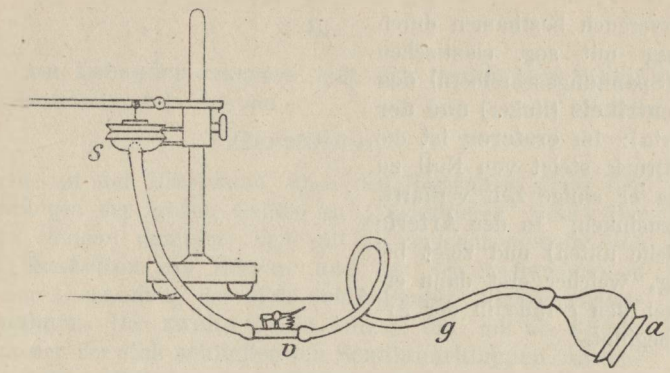


Fig. 22.
Luftübertragungsverfahren für graphische Aufzeichnung von Puls, Herzspitzenstoß usw. — *a* Aufnahmekapsel (mit Membran ohne Knopf), *g* Gummischlauch, *v* Ausgleichsventil, *s* Schreibkapsel.

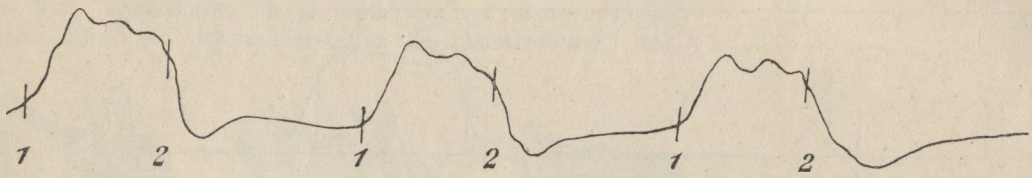


Fig. 23.
„Typisches" Kardiogramm. — *1*, *2* Lage der Herztöne.

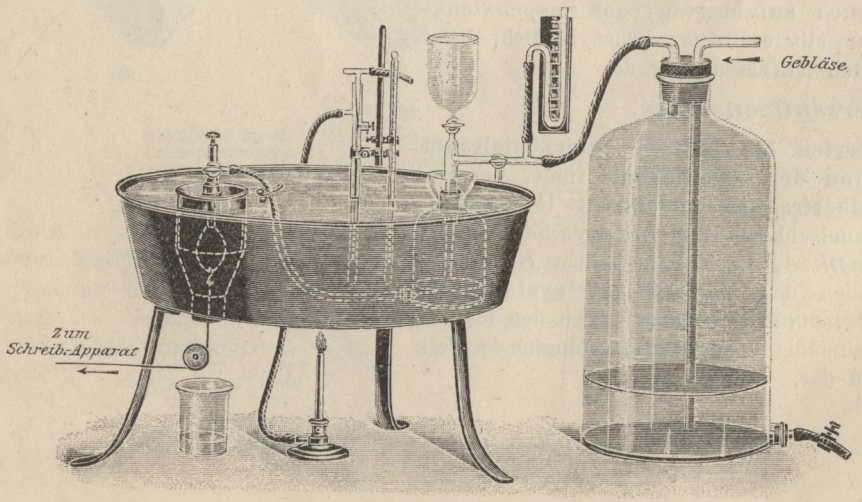


Fig. 24.
Vorrichtung zur Speisung des überlebenden Warmblüterherzen nach Langendorff, einfachste Form. — In der als Thermostat dienenden Wanne links die Kammer mit dem an der Aortakanüle hängenden Herzen, rechts die Flasche mit defibriniertem Blut. Neben der Wanne rechts Druckflasche mit Sauerstoff.

Fig. 25.
Aufschreiben der Froschherzbewegung mit der Engelmannschen Suspensionsmethode.
Nach Verworn.

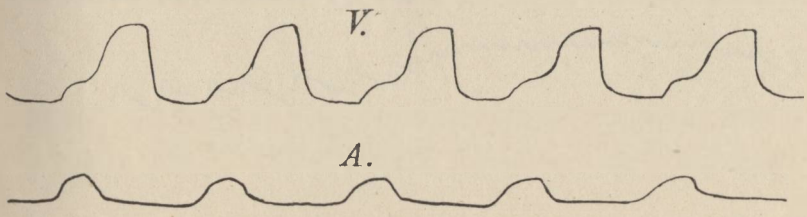


Fig. 26.
A. Kurve des Vorhofs, *V.* Kurve des Ventrikels vom Froschherzen bei erhaltener Zirkulation.

§ 45.

Ernährung und allgemeine Eigenschaften des Herzens.

Das Kaltblüterherz ohne weiteres, das Warmblüterherz bei geeigneter Durchspülung mit Blut, eventuell anderer O_2-haltiger Nährlösung, läßt sich **überlebend, weiter schlagend erhalten** resp. **wieder beleben,** nachdem es aus dem — lebenden oder nicht lange vorher gestorbenen — Tiere oder Menschen entnommen ist. Durch alle die erwähnten Methoden, sowie **pharmakologische** und **toxikologische Erfahrungen** kennt man eine Anzahl **Eigenschaften** des Herzens, **insbesondere seiner Muskelsubstanz.**

Das Herz **„schlägt“** ***rhythmisch,*** die **„Schlagfrequenz“** erweist sich beim ausgeschnittenen Herzen als **abhängig von der Temperatur,** sie nimmt mit steigender Temperatur zu, mit fallender ab. Das **Herz pulsiert rhythmisch im Embryo zu einer Zeit, wo noch keine Nervenelemente ausgebildet sind.** Die **ganglienfreie Herzspitze des Frosches ist rhythmischer Tätigkeit fähig.** Die **„myogene Herztheorie“** nimmt an, daß auch in der Norm die rhythmische Herztätigkeit **von der Muskelsubstanz ausgehe** und zwar **von derjenigen der Venenvorhofsgrenze,** welche mit der **Fähigkeit zu „automatischer“ Erregung durch den „Ernährungsreiz“** begabt sei. Die automatisch-rhythmische **Erregung geht wellenförmig** (siehe später) längs der Vorhofmuskelfasern **weiter bis zur Atrioventrikular**grenze; **hier wird sie auf die Ventrikel fortgepflanzt durch die sog. Hisschen Muskelbündel,** deren Elemente mehr embryonaler Struktur sind, daher **langsamer leiten** (Blockfasern) und den **Zeitunterschied** zwischen Atrium- und Ventrikelsystole erklären. Im **Ventrikel findet wieder schnellere Fortpflanzung** der Erregung längs der Myokardfasern statt, welche im Septum von der Basis nach der Spitze und außen schlingenartig wieder basiswärts laufen (Deutung des „Elektrokardiogramms“, siehe später).

Danach wäre Entstehung, Rhythmus und Leitung der Erregung resp. Kontraktion des Herzens, alles rein muskuläre Funktion — freilich **bestritten von der „neurogenen“ Theorie,** welche den **Nervenelementen** im Herzen eine Rolle bei seiner Funktion zuspricht. Vielleicht ist ihre Rolle aber nur **„reflektorisch“,** d. h. sie spielen mit bei der

§ 46.

Beinflussung der Herztätigkeit durch vom Zentralnervensystem zu ihm kommende Fasern,

welche in letzter Linie zum **sympathischen System** gehören. Die einen verlaufen im ***Halsvagus*** vom verlängerten Mark zum Herzen. Ihre **elektrische Reizung (peripherer Stumpf des durchschnittenen Vagus)** verursacht **Verlangsamung, bei genügender Stärke Stillstand der Herztätigkeit.** Sie werden **reflektorisch erregt, wenn** durch Gefäßverengung **zu hoher Blutdruck,** damit zu hoher Widerstand gegen die Herztätigkeit eintritt, z. B. bei **Erstickung** (dyspnoische Vagusreizung). Sie befinden sich **bei vielen Tieren in einem Zustand dauernder** („tonischer") **Erregung,** bewirken also, daß das Herz weniger frequent arbeitet, als es ohne dies der Fall wäre; **Vagusdurchschneidung** beim Hund bewirkt **Pulsbeschleunigung** und **Blutdrucksteigerung.**

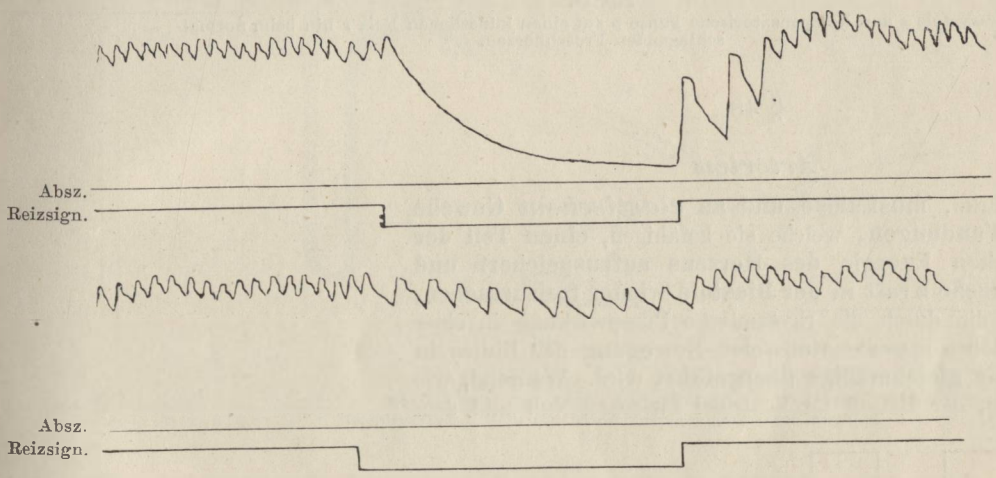


Fig. 27.
Blutdruckkurve (Tonogramm) von der Carotis des Kaninchens; unten Pulsverlangsamung bei schwacher Vagusreizung, oben Herzstillstand bei starker Vagusreizung.

Die **Rami cardiaci des Halssympathicus** (vom Ggl. stellatum und der Ansa Vieusseni ausgehend) bewirken dagegen bei elektrischer Reizung **Pulsbeschleunigung** und **Blutdrucksteigerung;** sie sind anscheinend **nicht tonisch innerviert:** ***Accelerans cordis.***

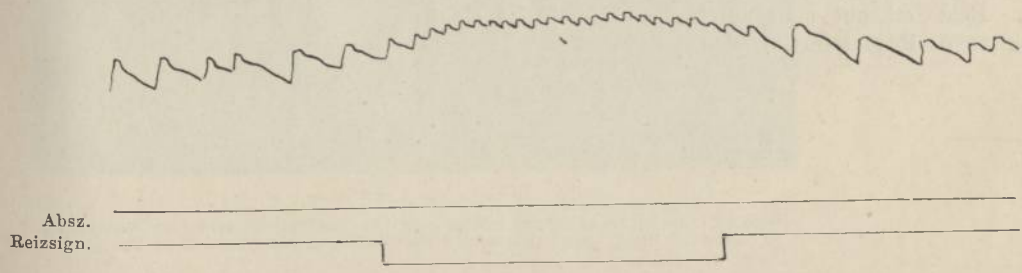


Fig. 28.
Blutdruckkurve [Tonogramm]. Hund. Acceleransreizung.

§ 47.

Das Herz der Warmblüter ist recht **empfindlich gegen Störungen der Ernährung,** welche durch das ***Koronargefäßsystem*** besorgt wird, dagegen **weniger gegen mechanische Insulte (Herzverletzungen, Herznaht).** Einzelne mechanische oder elektrische Reize bewirken **nichts,** wenn sie in das **„Refraktärstadium“** fallen, **weiterhin „Extrasystolen“** und **„kompensatorische Pause“. Am stillstehenden Herzen ruft jeder überhaupt wirksame** („überschwellige“) **Reiz eine *maximale* Systole hervor („Alles- oder Nichts-Gesetz“).**

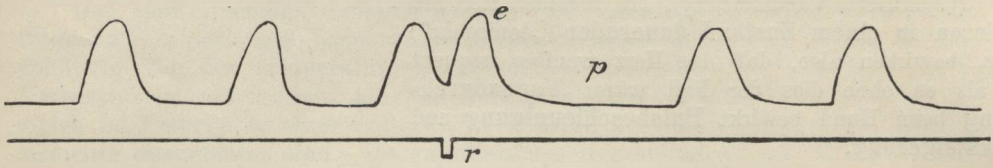


Fig. 29.
Extrasystole *e* und kompensatorische Pause *p* auf einen künstlichen Reiz *r* hin beim normalschlagenden Froschherzen.

§ 48.

Die

Arterien

haben starke, **muskulöse und an *elastischem* Gewebe reiche Wandungen,** welche sie befähigen, **einen Teil der systolischen Energie des Herzens aufzuspeichern und als elastische Kraft in der Diastole wieder freizumachen,** wodurch die durch die rhythmische Pumpwirkung in einer starren Röhre gesetzte **stoßweise Bewegung** des Blutes **in eine mehr gleichmäßige übergeführt** wird. Während, wie wir sahen, der **Druck** im Ventrikel zwischen Null und dem

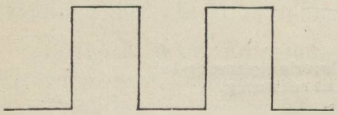


Fig. 30.
Druckablauf bei stoßweiser Pumpwirkung in einem starren Röhrensystem.

Maximum hin- und hergeht, ist er **in den Arterien dauernd hoch** und erfährt mit dem Herzschlag synchronische Schwankungen, sowie oft **langsamere mit der Atmung synchronische.** Beide erkennt man durch **manometrische Beobachtung resp. Registrierung des**

§ 49.

„*arteriellen Blutdruckes*“

(Steigrohr von St. Hales, **U-förmiger *Hg*-Manometer** von Poiseuille, mit Schwimmer, Schreibfeder und Registrierwalze das **„Kymographion“** von C. Ludwig bildend, den ersten graphischen Apparat der Physiologie).

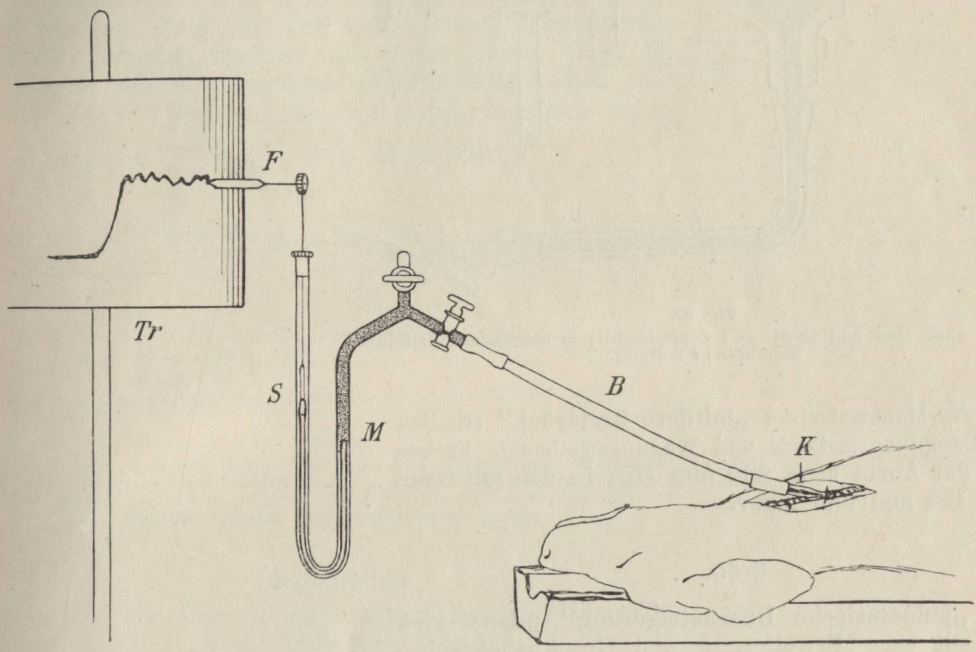


Fig. 31.
Kymographionversuch nach Ludwig. — *M* U-förmiges Quecksilbermanometer; *S* Schwimmer mit Schreibfeder *F*; *Tr* Trommel; *B* Bleirohrleitung: *K* in die Art. carotis eingebundene Kanule.

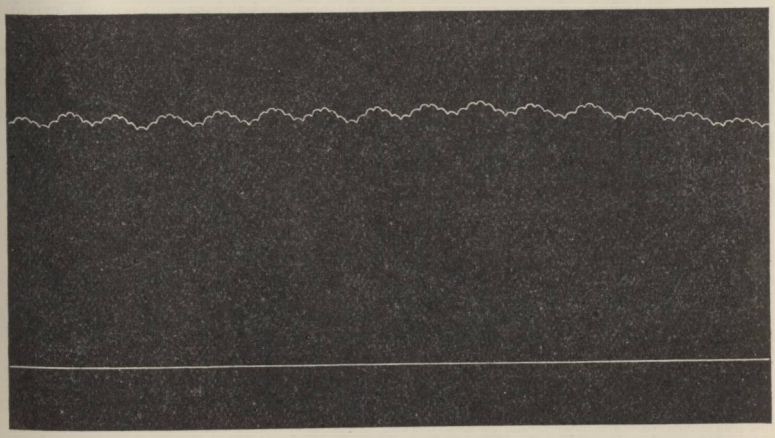


Fig. 32.
Blutdruckkurve eines Kaninchens, mit dem *Hg*-Manometer geschrieben. Größere respiratorische und kleinere pulsatorische Schwankungen. Nach Verworn.

Die **Blutdruckkurve,** mit dem **Quecksilber**manometer geschrieben, zeigt richtig nur die langsameren Schwankungen, während die schnelleren entstellt sind. Zu ihrer **treuen Registrierung** dienen die ***Tonographen.*** Dagegen kann

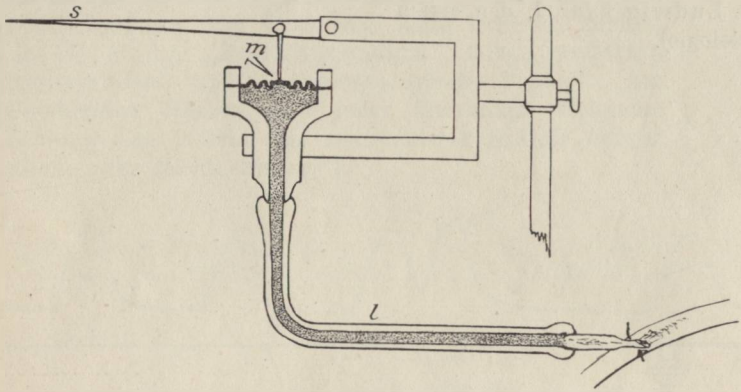


Fig. 33.
Tonograph nach Gad und Cowl. — *s* Schreibhebel; *m* elastische (Wellblech-) Membran; *l* Leitung.

mit dem *Hg*-Manometer der **„mittlere Blutdruck“** erhalten werden (Dämpfungsmethode und Wägungsmethode). Er **beträgt in der Aorta etwa 200 mm *Hg*, in den mittleren Arterien 130 mm und mehr.**

§ 50.

Die **„pulsatorische Drucksteigerung“ pflanzt sich** zugleich mit einer **Erweiterung** und **Geschwindigkeitsschwankung** in den Arterien vom Herzen **peripheriewärts wellenförmig** fort: ***Pulswelle,*** fühlbar an dem Knochen an- und freiliegenden Arterienstellen (Radialis) als

„Puls“.

Die **Pulswelle** muß man sich in der Weise **entstehend** denken, daß bei der Systole zunächst nur das dem Ventrikel benachbarte Arterienstück erweitert wird; die elastische Spannung der Wand drückt auf die in diesem Abschnitt befindlichen Blutteilchen und preßt sie in den nächsten, weiter peripherischen Abschnitt, diesen wieder erweiternd; die elastische Spannung seiner Wand wirkt ihrerseits ebenso usw.;

die **Fortpflanzungsgeschwindigkeit** dieser „Schlauchwelle“ ist wesentlich **von den elastischen Eigenschaften des Materials** abhängig und beträgt bei der Pulswelle **etwa 9 m in der Sekunde.** Sie kann **gemessen** werden, indem man auf derselben Schreibfläche übereinander die Pulskurve einer dem Herzen näheren und einer von ihm entfernteren Arterienstelle graphisch verzeichnet, dazu noch eine **chronographische** Kurve (Stimmgabel), welche erkennen läßt, **um wieviel der Puls an der entfernteren Arterienstelle *später* eintritt;** dividiert man **durch diesen Wert** die **Differenz der Entfernungen beider Arterienstellen** vom Herzen, so hat man die verlangte Fortpflanzungsgeschwindigkeit (allgemein $v = \frac{l}{t}$ = Weg durch Zeit).

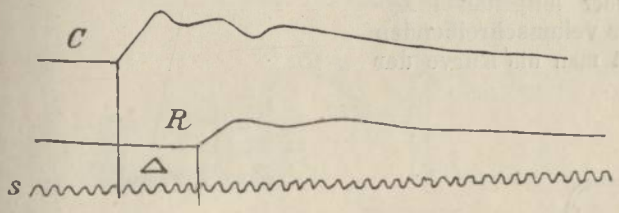


Fig. 34.
Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Pulswelle. — *C* Karotispuls, *R* Radialispuls, *s* Stimmgabelkurve, jede Zacke = $^1/_{100}$ Sekunde. $\Delta = {}^1/_{20}$ Sekunde, für die Differenz der Entfernung von der Aortenklappe zur Karotis und zur Radialis = 45 cm; Geschwindigkeit = 9 m/Sek.

Registrieren

kann man die Pulswelle als **Druckpulskurve, Volumpulskurve** und **Geschwindigkeitspulskurve:**

Die erstgenannte — ***Tonogramm*** — ergibt **korrekt** wie erwähnt **nur der Tierversuch** mit möglichst vollkommenem elastischen Manometer **(Tonograph). Am lebenden Menschen** schafft Ersatz der ***Sphygmograph,*** ein **durch eine Feder** an die betreffende Arterienstelle **angedrückter Knopf** (Pelotte), **dessen Bewegungen durch Hebel vergrößert aufgeschrieben** werden; die so erhaltene Kurve — ***Sphygmogramm*** — ist eine **Druckpulskurve *ohne* Abszissenachse,** also mit unbekannten Druckwerten.

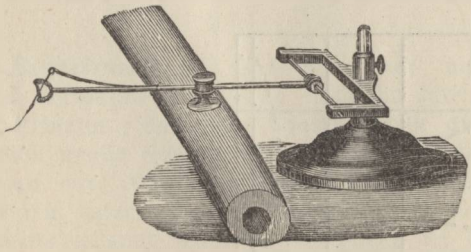


Fig. 35.
Prinzip des Sphygmographen (Pulsschreibers), an einem elastischen Schlauche demonstriert, nach Ludwig.

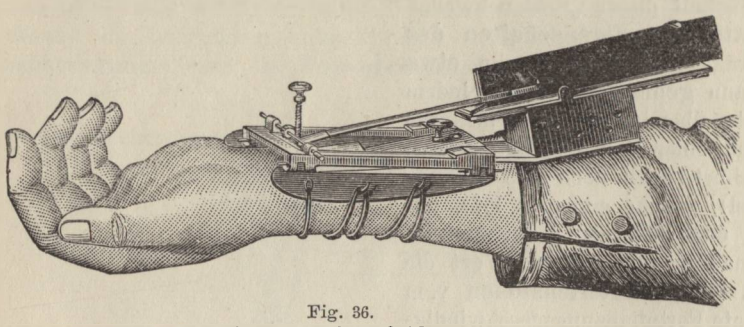


Fig. 36.
Sphygmograph nach Marey.

Schließt man ein **Körperglied** — Vorderarm — **in einen dichtschließenden,** wasser- oder luftgefüllten **Zylinder** ein, **dessen Inneres mit einer volumschreibenden Vorrichtung verbunden** ist, so erhält man die **Kurve der**

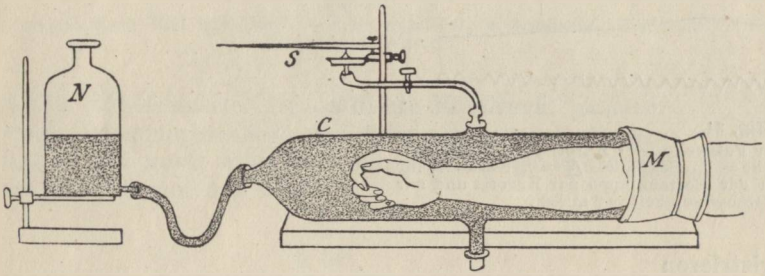


Fig. 37.
Plethysmograph für den Unterarm. — *C* Wassergefüllter Zylinder zur Aufnahme des Armes; *M* abdichtende Manschette; *N* Niveaugefäß; *S* Schreibkapsel.

Volumschwankungen des Glieds; da nun der **Abfluß aus den Venen konstant** ist, indem in diesen kein Puls mehr statthat, so entspricht die Kurve — ***Plethysmogramm*** — dem **Verlaufe der Füllung und Wiederentleerung der Arterien** des betreffenden Gliedes. Auch auf **innere** Organe anwendbar: **„Onkographie“.** Endlich lassen sich die **Schwankungen** der **Strömungsgeschwindigkeit** der Blutteilchen entweder aus dem Plethysmogramm ableiten, oder auf verschiedene Weise registrieren: ***„Tachogramm“.***

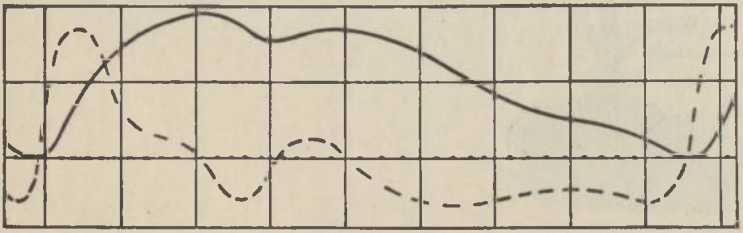


Fig. 38.
Die ausgezogene Kurve gibt die Volumpulskurve (Plethysmogramm), die gestrichelte die Geschwindigkeitskurve (Tachogramm) einer Arterie, nach Fick. Maxima und Minima der letzteren entsprechen den steilsten Stellen der ersteren.

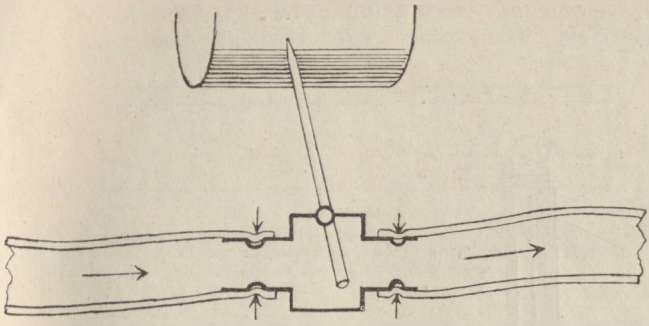


Fig. 39.
Prinzip der Geschwindigkeitsregistrierung durch „Strompendel“.

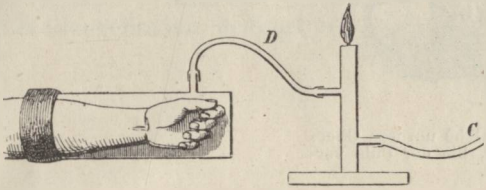


Fig. 40.
Flammentachograph von v. Kries. *D* Luftverbindung; *C* Gasschlauch.

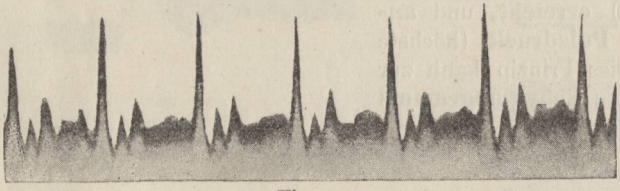


Fig. 41.
Flammentachogramm (Geschwindigkeitskurve der Art. radialis) nach v. Kries.

§ 51.

Der ***Blutdruck*** läßt sich auch ***am*** unversehrten ***lebenden Menschen*** ungefähr ermitteln durch Anwendung des **Prinzips, daß jede Kraftwirkung durch eine genau gleich große Gegenkraft aufgehoben wird:** Komprimiert man eine Arterie an einer Stelle, bis kein Blut mehr hindurch kann, was am Verschwinden des Pulses peripheriewärts erkannt wird, so entspricht der dazu verwendete Druck dem Blutdruck: **Sphygmomanometer, *„Tonometer“*** verschiedenster Konstruktion.

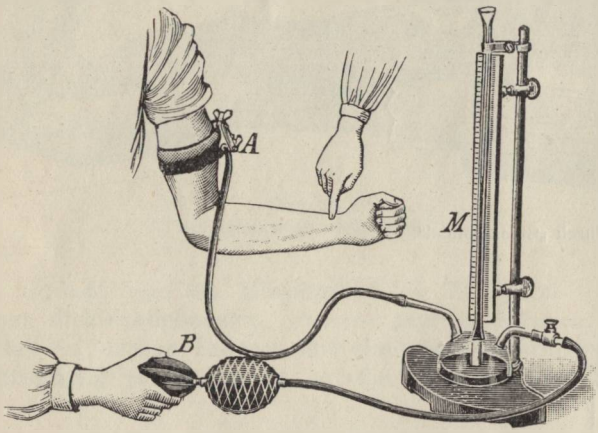


Fig. 42.
Tonometer von Riva-Rocci. — *A* Hohle Manschette, welche um den Oberarm gelegt und mit dem Geblase *B* aufgeblasen wird, bis der Puls verschwindet; *M* Quecksilbermanometer.

Eine genügend elastische Druckmeßvorrichtung wird dabei in **Pulsationsbewegungen** versetzt, welche **beginnen, sobald der aufgewandte Druck den „diastolischen Pulsdruck“** (tiefste Stellen der Pulskurve) **erreicht,** und **andauern, bis er den systolischen Pulsdruck** (höchste Spitzen der Pulskurve) **übersteigt.** Dies Prinzip kann zur **Konstruierung** der **Ordinatenwerte des Sphygmogramms** (siehe oben) dienen:

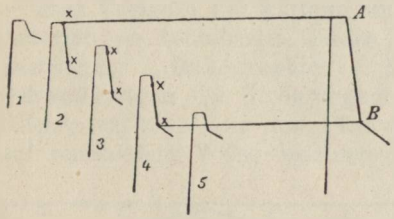


Fig. 43.
Konstruktion d. „absoluten Sphygmogramms“ aus der „Treppenkurve“ zwischen dem Maximal- und Minimaldruck beim Größer- und Kleinerwerden der Schwankungen, schematisch nach v. Recklinghausen.

„Absolutes Sphygmogramm“.

Die *normale* **Druckpulskurve** (Tonogramm resp. Sphygmogramm) **besteht** aus einem steil ansteigenden

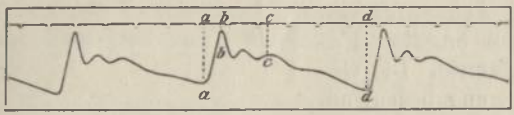


Fig. 44.
Sphygmogramm der Radialis, oben Zehntelsekundenmarken. — In der Kurve *abcd* ist *ab* der ansteigende, *bd* der absteigende Schenkel, *b* der Gipfel, *c* die dikrote Elevation.

Schenkel und einem flacher abfallenden mit einem **Knick** abwärts und darauffolgender **„Rückstoßelevation“**, welche bei der Pulskurve der großen Arterien vom Klappenschlusse herrührt und die Grenze zwischen Systole und Diastole anzeigt. **Bei den kleinen Arterien** dürfte das Auftreten eines zweiten Gipfels — **Dikrotie** — der Pulskurve wesentlich **durch Wellenreflexion bedingt** sein.

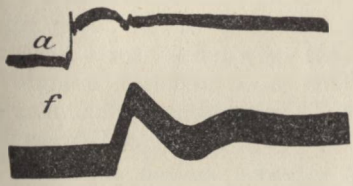


Fig. 45.
Typische Tonogramme der Aorta *a* und der Art. femoralis *f*, nach O. Frank.

Fig. 46.
Vorrichtung zur Messung d. Kapillardrucks nach v. Kries. *a* Glasplattchen, oben Wagschale, welche belastet wird, bis die Haut unter dem Glasplattchen blaß wird.

§ 52.

Das Prinzip der Aufhebung der Blutbewegung durch Kompression mit meßbarem Druck ist in veränderter Form auch angewendet worden zur **Messung des Druckes in den Blutkapillaren und in den Venen beim lebenden Menschen.** Der Druck sinkt hier auf **wenige Millimeter Quecksilber** und kann in den großen Venen durch die „Ansaugung des Thorax“ (siehe später) negativ, d. h. niedriger werden als der äußere Luftdruck.

Die ***Blutbewegung in den Kapillaren*** läßt sich ***mikroskopisch*** **(Froschzunge, -Lunge, Schwimmhaut, Mesenterium)** beobachten; in den kleinen Arterien und Venen **größte Geschwindigkeit des Achsenfadens, Wandständigkeit der Leukozyten;** in den **engsten** Kapillaren **einzelnes Passieren der Formelemente.** Die **Geschwindigkeit** erscheint infolge der Vergrößerung bedeutend, ist aber, **mikrometrisch gemessen, klein** (Millimeterbruchteile per Sekunde), da ja das Gesamtstrombett der Kapillaren am weitesten ist. In den **Venen** ist die **Stromgeschwindigkeit** der Teilchen wieder **groß,** der Strom dabei im allgemeinen **ohne Pulsation (Venenpuls** entweder **negativ** in der Nähe des Herzens, **oder positiv vorgetäuscht** durch Aufliegen der Vene auf einer Arterie).

In den großen Gefäßen beträgt die **Blutstromgeschwindigkeit** viele Meter per Sekunde; wichtiger als sie sind die **Werte der in der Zeiteinheit die Gefäßquerschnitte** passierenden ***Quanten,*** insbesondere für die **Betrachtung des Kreislaufs als Ganzen** und **die Bestimmung der Herzarbeit.**

Im ***Lungenabschnitt des Kreislaufs*** sind die **Widerstände kleiner** — Kapillaren kürzer und weiter —, so daß nur ca. $^1/_3$—$^1/_2$ der Triebkraft genügt, die für den Körperabschnitt nötig ist. Dementsprechend ist die **Muskelwand des rechten Ventrikels schwächer** und die Gefäßwände dünner.

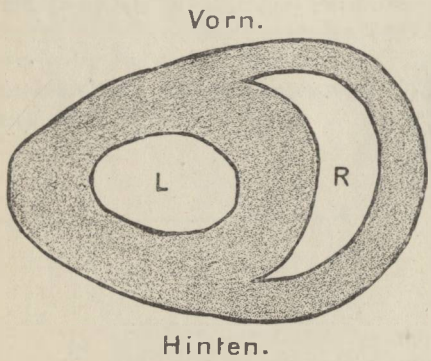


Fig. 47.
Querschnitt durch die Ventrikel eines totenstarren Herzen nach Ludwig.

§ 53.

Man hat sich bemüht, die **Zeit zu finden, welche ein Blutteilchen im Durchschnitt benötigt, um einmal den gesamten Kreislauf zu vollenden** (Lungen- und Körperkreislauf):

Die Einspritzung einer leicht zu erkennenden sog. **Testsubstanz** in das Herzende einer Vene (an möglichst peripherisch gelegener Stelle) und Messung der Zeit, bis diese Substanz in dem aus dem peripherischen Ende fließenden Blute wiedererscheint, gibt etwa 22 Sek. = 29 Pulsschläge.

Nun **muß** die **mittlere Kreislaufzeit, multipliziert mit dem Blutquantum,** welches **pro Sekunde** den **Querschnitt der Aorta** oder anderer großen Gefäße passiert, welches also pro Sekunde vom Herzen (linkes wie rechtes) ausgeworfen wird **(„Sekundvolumen“) = der Gesamtblutmenge** sein. Letztere = 5 Liter, dividiert durch 22 gäbe annähernd 230 ccm als Sekundvolumen, oder durch 29, 175 ccm als sog.

Schlagvolumen,

d. i. **die bei jedem Schlage** von jedem der beiden Ventrikel gleichzeitig **ausgeworfene Blutmenge.**

Ähnliche Quanten gaben **ältere** Bestimmungen des durch eine große Arterie gehenden Blutes mit einer Vorrichtung, welche einen **Seitenweg für das Blut, von bekanntem Volumen** darstellt; man mißt die zu seiner Füllung im Durchschnitt notwendige Zeit: ***Hämodromometer, Stromuhr.***

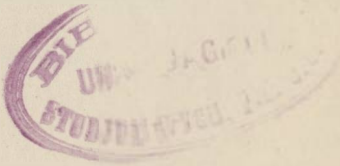
Neuere bessere derartige Apparate, ihre kritische Verwendung, sowie gewisse Überlegungen lassen indessen das **Sekund- resp. Schlagvolumen *kleiner*** erscheinen: ca. **70 bis 80 ccm.** Die mit der Testsubstanzmethode findbare Zeit nähert sich mehr der **„kleinsten“** als der mittleren **Kreislaufzeit.**

§ 54.

Die Schätzung der

Arbeit des Herzens

erfolgt gewöhnlich als Arbeit $p \times h$, **gehobenes Gewicht mal Hubhöhe,** wo für p das **Gewicht des Sekund-, resp. Schlagvolums Blut,** als h die **Größe des mittleren arteriellen Blutdrucks als Blutsäule** gesetzt wird, also ca. 80 g $\times$ 3 m für den linken Ventrikel, noch die Hälfte dazu für den rechten. (**Strenggenommen** müßte der **mittlere Wert des Blutdrucks nur während der Systole** eingesetzt werden.)



Auf die Stunde, den Tag usw. berechnet, ist diese Arbeit **recht beträchtlich.** Sie wird **fast vollständig** durch die **Reibung** des Blutes in den Gefäßen **in Wärme verwandelt.**

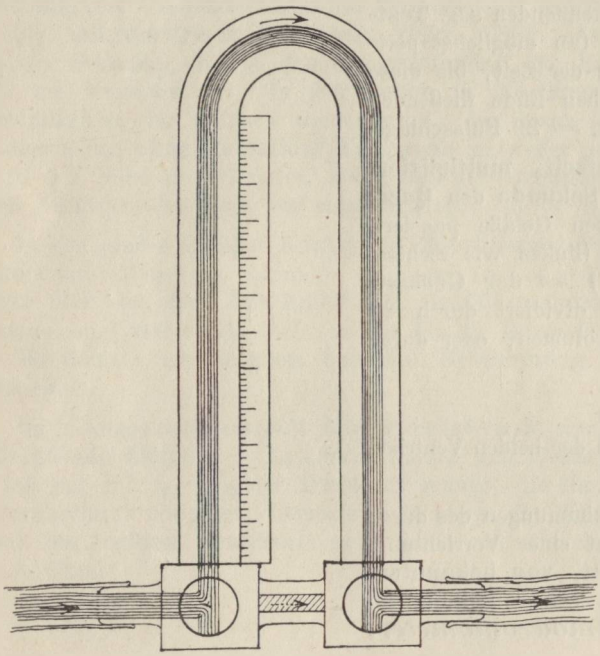


Fig. 48.
Hamodromometer, schematisch.

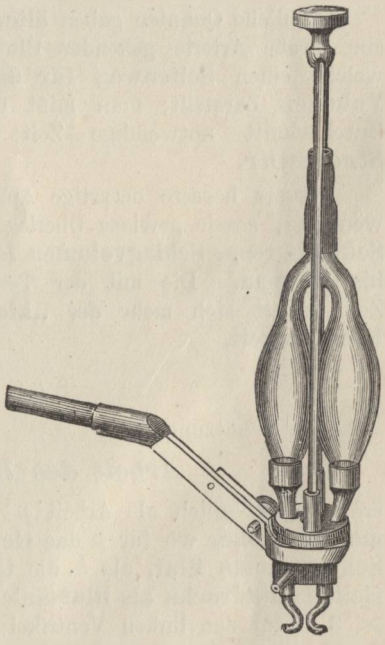


Fig. 49.
Stromuhr von C. Ludwig; wird mit den unteren beiden Röhren in die Arterie eingebunden. Von den beiden Glasgefäßen von bekanntem Inhalt, die oben verbunden sind, enthalt die anfangs mit dem zentralen Arterienende verbundene Öl, die andere Blut; wenn das Öl hinübergetrieben ist, werden sie umgestellt usf. Aus der Zahl der Umstellungen pro Minute folgt das Stromquantum *q*.

§ 55.

Die *Gefäßinnervation.*

In der **Leiche** findet sich **Blut nur in den Venen,** in welche es durch die elastische Zusammenziehung der Arterien durch die Kapillaren hinübergetrieben wird, sobald die **Muskulatur** der Gefäße völlig erschlafft. **Ohne Zusammenziehung dieser** letzteren **wäre das Gefäßsystem für die vorhandene Blutmenge *vielmal zu groß.*** Damit das Blut die Gefäße wirklich anfüllt und die Herzpumpe nicht leergeht, müssen sich die Gefäßmuskeln in einem Zustande **beständiger Zusammenziehung** befinden: ***Gefäßtonus.***

Sie können dies unter der Wirkung der

Gefäßnerven,

deren es **zwei Faserarten** giebt, nämlich ***Motoren*** der Gefäßmuskulatur, sog. **Vasokonstriktoren,** und ***Inhibitoren*** (Hemmungsfasern der Gefäßmuskulatur), sog. **Vasodilatatoren.** Beide verlaufen größtenteils in den nämlichen Bahnen und gehören zum ***sympathischen Nervensystem.*** Ihren **Ursprung** nehmen sie freilich aus dem **Rückenmark,** wo wir Ganglienzellen zu „lokalen Gefäßzentren" gruppiert uns denken müssen. Diese stehen miteinander, mit zuführenden Nervenbahnen und insbesondere mit einem sie beherrschenden übergeordneten Zentrum, dem ***„Gefäßzentrum" im Kopfmark*** in Verbindung, von welchem auch obengenannter Tonus ausgeht: **Hohe Rückenmarkdurchschneidung macht starkes, lebenbedrohendes Sinken des Blutdrucks.**

Ähnlich wirkt auch **Splanchnicusdurchschneidung,**

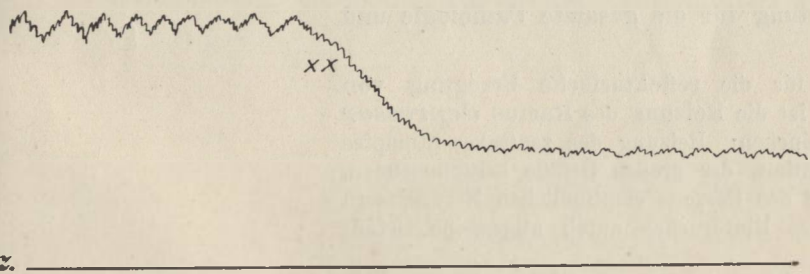


Fig. 50.
Blutdruck (Quecksilbermanometer) bei Splanchnikusdurchscheidung (X X).

da in den Splanchnicis die Vasomotoren für die außerordentlich geräumigen Eingeweidegefäße liegen. **Splanchnicusreizung steigert den allgemeinen Blutdruck.**

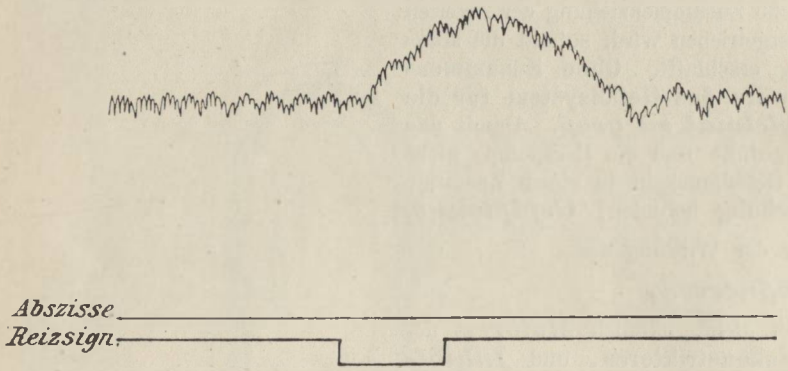


Fig. 51.
Blutdruck (Quecksilbermanometer) bei Splanchnikusreizung.

Lokal beobachten kann man die Vasomotorenwirkung **am Kopfe:** Bei **Reizung** des peripherischen Stumpfs **des Halssympathicus** sieht man die **Arterie** in der durchscheinenden **Ohrmuschel** des Kaninchens **verstreichen,** nach **Aufhören** der Reizung allmählich **sich wieder füllen.** Die **Durchschneidung** bewirkt **Hyperämie** der betreffenden Kopfhälfte.

Die Gefäßinnervation ist durch **lokale** Reize (Bakterien usw.), sowie ***reflektorisch*** für jeden Gefäßbezirk beeinflußbar. Dieses, **Kompensationsvorgänge** (Blutreichtum der einen bei Blutarmut der andern Organe) usw., ist alles von größter **Bedeutung für die gesamte Pathologie und Therapie.**

Schulversuch für die **reflektorische Erregung von Gefäßerweiterern** ist die **Reizung** des **Ramus *depressor* N. vagi** beim Kaninchen: Reizung des zentralen Stumpfes dieser, von der Intima der großen Gefäße herkommenden, für die Überlastung des Herzens empfindlichen Nervenfasern macht Absinken des Blutdruckes durch allgemeine Gefäßerschlaffung.

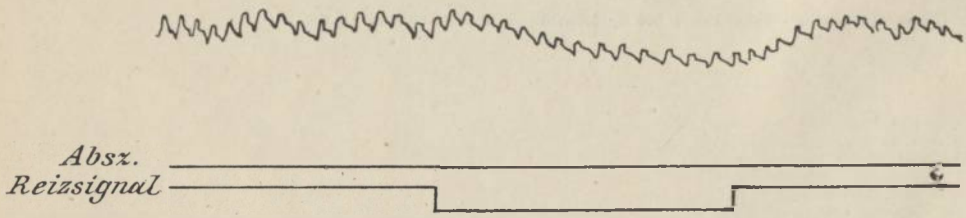


Fig. 52.
Blutdruckkurve (Tonogramm), Kaninchen. Depressorreizung: Absinken des Blutdrucks ohne Pulsverlangsamung.

IV. Die Atmung

§ 56.

ist die **Abgabe gasförmiger Stoffwechselprodukte und die Aufnahme neuen Sauerstoffes an Stelle des im Stoffwechsel der Gewebe verbrauchten.** Insofern beides am einzelnen Organ resp. **Gewebe selbst** nachgewiesen ist (Gaswechsel ausgeschnittener „überlebender" Gewebe; Blutgasanalysen an einzelnen Organen, siehe unten) spricht man von **„innerer Atmung"** zum Unterschiede von der der Summe der ersteren dienenden **Abgabe** von gasförmigen Stoffwechselprodukten **und Aufnahme** von Sauerstoff **an der Oberfläche** des Organismus resp. der besonderen „Atmungsorgane", als sog. **„äußeren Atmung".**

Der Nachweis der letzteren wird geführt durch den ***Unterschied zwischen der ausgeatmeten und der eingeatmeten Luft.*** Die Unterscheidungsmerkmale sind teils **physikalisch,** teils **chemisch.** Die **Exspirationsluft** ist **körperwarm** gegenüber der je nach Klima und Wetter verschieden temperierten atmosphärischen Luft. Sie ist ferner **mit Wasserdampf gesättigt** gegenüber dem (außer bei Nebel) vorhandenen „Sättigungsdefizit" der eingeatmeten Luft.

Endlich ist die **chemische Zusammensetzung** insofern **geändert,** als zwar der 79—80 % betragende Stickstoffgehalt (auf gleiche Temperatur, Druck und Dampfspannung reduziert) im wesentlichen unverändert, dagegen der normal 20—21 Volumprozente betragende **Sauerstoffgehalt vermindert** ist (um 5—7 %). Dafür enthält die Exspirationsluft **4—5 %** CO_2, während der CO_2-Gehalt reiner Luft $^1/_2$ ‰ nicht übersteigt. Also:

Verbrauch von Sauerstoff und Abgabe von CO_2 und Wasserdampf.

§ 57.

Die **Vermittelung zwischen der inneren oder Gewebeatmung und der äußeren Atmung erfolgt durch die *Lymphe*** und insbesondere das

Blut als Transportmittel der Gase.

Eine **Flüssigkeit** wie das Blut (überhaupt die lebende Substanz) **kann Gase enthalten**

1. **physikalisch gelöst,**
2. **locker chemisch gebunden.**

Die physikalische Lösung folgt den, auf der Avogadroschen Regel und kinetischen Gastheorie fußenden **Henry-Daltonschen Gesetzen:** Die **Menge** (Stückzahl der Moleküle) eines Gases, welches sich in einer Flüssigkeit lösen läßt, ist **dem Drucke proportional. Bei bestimmtem Drucke** (z. B. $b = 760$ *mm Hg*) **löst sich in der Volumeinheit** der Flüssigkeit **ein bestimmtes Volum jedes bestimmten Gases,** die dasselbe angebende Zahl ist ferner abhängig von der Temperatur und heißt

der ***Absorptionskoeffizient*** des betreffenden Gases in der betreffenden Flüssigkeit bei der betreffenden Temperatur.

Handelt es sich um ein **Gasgemisch,** so lösen sich die betreffenden Gase jedes nach Maßgabe seines Absorptionskoeffizienten, sowie seines ***„Partiardrucks“,*** d. h. **Anteils am Gesamtdruck,** somit Volumen (Boyles Gesetz) des Gasgemischs.

In der atmosphärischen Luft z. B. beträgt der Partiardruck des N_2 etwa $^4/_5$, derjenige des O_2 etwa $^1/_5$ einer Atmosphäre, bei gewöhnlichem Barometerstande, resp. $^4/_5$ und $^1/_5$ des sonst etwa herrschenden Drucks.

Rein physikalisch gelöst („absorbiert“) ist im Blut **nur der N_2**, daher dessen niedrigem Absorptionskoeffizient entsprechend nur in einer geringen Menge vorhanden. **O_2 und CO_2 sind außer physikalisch gelöst** noch ***chemisch locker gebunden.*** Diese Bindung folgt anderen Gesetzen („Dissoziations- resp. Spannungskurven“ des O_2 resp. der CO_2 im Blute); sie wird lockerer (die Dissoziation nimmt zu) mit steigender Temperatur. **Erwärmen** ist daher ein **Hilfsmittel** zur **Extraktion** behufs

Bestimmung der Blutgase.

Diese erfolgt mittels einer **Quecksilberluftpumpe,** deren Prinzip meist die Erzeugung des Torricellischen leeren Raums ist, mit welchem die zu evakuierenden Räume in Verbindung gesetzt werden.

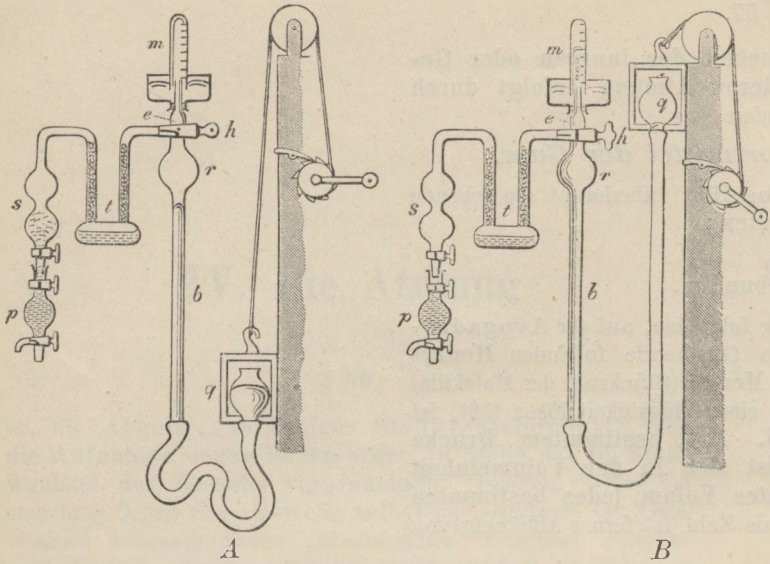


Fig. 53.
Pflüger-Geißlers Quecksilber-Luftpumpe zur Gewinnung der Blutgase. *A* Auspumpstellung, *B* Austreibstellung. — *r* Rezipient; *b* Barometerrohr; *q* *Hg*-Behälter; *h* Dreiweghahn; *e* Auslaßrohr; *m* Meßrohr; *t* Trockenapparat; *s* Schaumgefäß; *p* Blutbehälter.

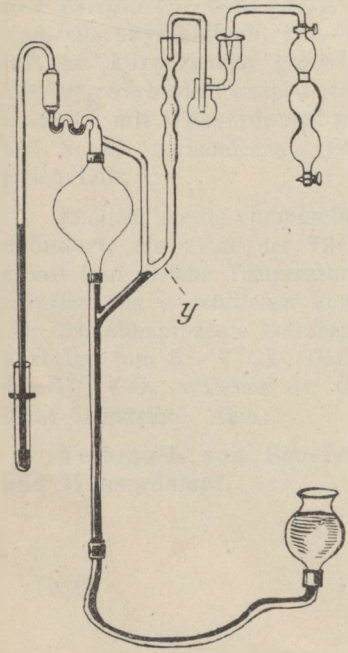


Fig. 54.
Töpler Hagens Einrichtung der Quecksilberluftpumpe ohne Hahn: Bei gesenktem *Hg*-Behälter ist bei *y* der Weg zu den zu evakuierenden Gefäßen freigegeben; beim Heben desselben wird *y* versperrt und das Gas im Rezipienten durch das Barometerrohr links ausgetrieben.

Der ***Sauerstoff*** ist im Blute **locker gebunden an das Hämoglobin** („Sauerstoffhämoglobin", siehe oben), die ***Kohlensäure*** **an die Alkalien des Blutes** (z. T. als doppeltkohlensaures Natron). Das **arterielle** Blut enthält **mehr Sauerstoffhämoglobin,** das **venöse mehr sauerstoffreies Hämoglobin, daher der *Farbenunterschied der beiden Blutarten.***

Indessen enthält das Venenblut noch Sauerstoffhämoglobin, und das Arterienblut enthält reichlich Kohlensäure, natürlich weniger als das Venenblut. Andererseits wird im Arterienblut für gewöhnlich das Hämoglobin nicht entfernt vollständig mit Sauerstoff gesättigt, was offenbar für Blutverluste wichtig ist; erst bei Verlust von 40 % des Gesamtblutes tritt Lebensgefahr ein; bis dahin kann das noch vorhandene Hämoglobin durch vollständige O-Bindung aushelfen, genügende Gefäßspannung zur Unterhaltung des Kreislaufs — eventuell Infusion von isotonischer Salzlösung — vorausgesetzt.

Die Gewebe entziehen dem Blut ständig O_2 und geben CO_2 an dasselbe ab; die **Sauerstoffspannung** ist hier am kleinsten, die **Kohlensäurespannung** am größten. Man sollte annehmen, daß umgekehrt die Sauerstoffspannung am größten in der Lunge, ebenda die Kohlensäurespannung am kleinsten.

Die **Blutgase** würden dann immer **vom Orte höherer nach dem Orte niederer Spannung wandern,** auch **durch die Lungenalveolarwände hindurch.** Letzteres wäre ein einfacher (physikalischer) Gas-**Diffusionsvorgang.**

Zur Entscheidung muß man nicht nur die Menge, sondern auch die **Spannung der Gase im Blut bestimmen** können. Aus solchen Versuchen **(Aërotonometrie, Hämataërometrie)** hat man geschlossen, daß die Lunge Sauerstoff aus dem Orte niederer Spannung (Alveolen) nach dem Blute, wo es höhere Spannung haben kann, umgekehrten Wegs dito die Kohlensäure befördern kann, wie eine Drüse ihr Sekret unter Druck austreibt: **„Gassekretion" der Lunge.**

Doch schwebt die Streitfrage noch.

§ 58.

Der

Gaswechsel

ist ein Hauptanteil des Gesamtstoffwechsels, seine **quantitative Bestimmung** daher äußerst wichtig. Sie geschieht durch ***„Respirationsversuche“***.

Die ***„Respirationsapparate“*** können nach **dreierlei Prinzipien** eingerichtet sein.

1. **Abgesperrter Raum** als Tierbehälter, gefüllt mit Luft, deren Zusammensetzung am Anfang und am Ende des Versuchs ermittelt wird.

   Fehlerquellen: Wenn Raum klein, Störung der Atmung durch die Abgase; Erstickung. Wenn Raum groß, großer Analysenfehler.

2. **Sauerstoffersatzverfahren.** Raum, wie oben, aus dessen Inhalt aber die CO_2, eventuell der Wasserdampf durch chemische „Absorption“ (CO_2 durch Kalilauge) entfernt werden, wofür aus einem Reservoir Sauerstoff neu zufließt.

   Nachteil: Giftige gasförmige Stoffwechselprodukte, ist teils illusorisch, teils durch Verbrennung zu beseitigen. **Vorteil:** Direkte Bestimmung des Sauerstoffverbrauches.

3. **Ventilationsverfahren.** Durch den Tierraum wird ein Luftstrom gesaugt und entweder dieser vorher ganz getrocknet durch Schwefelsäure und von CO_2 befreit, und nach Durchtritt aus ihm die ganze vom Tier erzeugte CO_2 und der dito Wasserdampf in vorher gewogenen oder ähnlichen Absorptionsgefäßen zurückgehalten, so daß sie pro Zeiteinheit als ganzes bestimmbar sind, — oder

   bei großen Tieren und den Menschen: es wird der Hauptluftstrom nur gemessen, und aus ihm, vor und nach dem Passieren durch Seitenleitungen Proben entnommen, die gleichfalls gemessen und durch „Absorption“ analysiert werden.

   Nachteil: O_2 nur indirekt bestimmbar: Nahrung $+$ O_2 $+$ Körpergewichtsänderung (positiv oder negativ) ist $=$ CO_2 $+$ Wasserdampf $+$ Exkremente.

Zur Vermeidung hat man **Verfahren 2 und 3 kombiniert.**

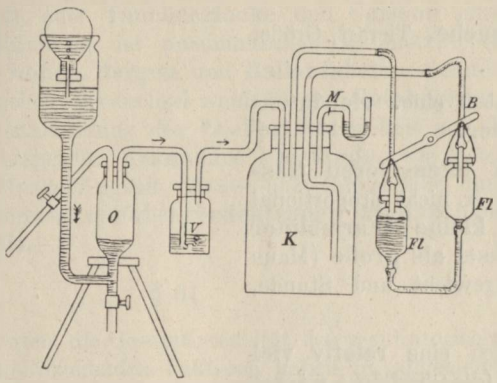


Fig. 55.
Respirationsapparat nach Regnault und Reiset (Schema). — *K* Behälter für das Versuchstier, *M* Manometer, *O* Sauerstoffbehälter, *V* Einströmventil, *Fl*, *Fl* Flaschen mit Kalilauge, *B* Balancier (von einem Motor bewegt) zum Schütteln derselben.

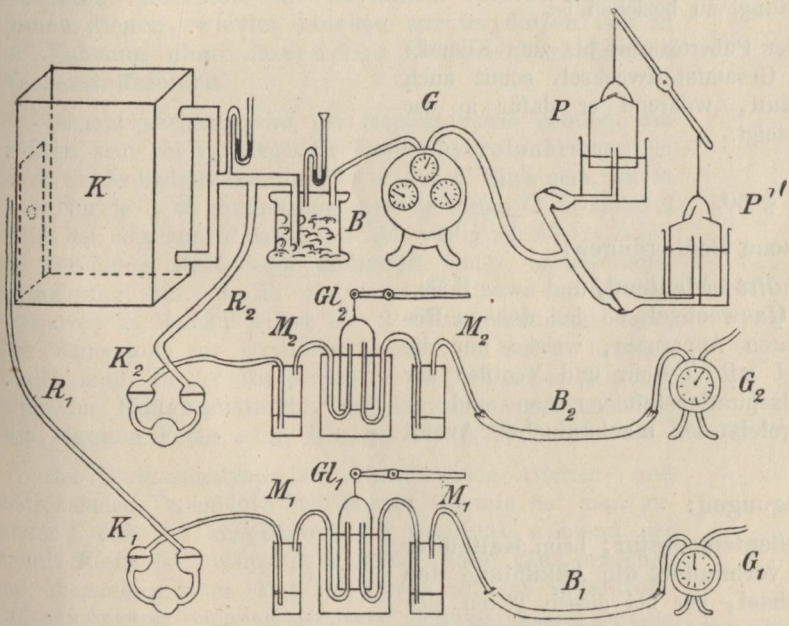


Fig. 56.
Respirationsapparat nach Pettenkofer und Voit, schematisch nach Landois. — *K* Kammer für Mensch oder Tier: *B* Gefäß zur Dampfsattigung des Hauptluftstroms; *G* große Gasuhr und *PP'* Pumpen für denselben. *R*, Rohr, K_1 Kaliapparat, Gl_1 Saug- und Druckglocke, $M_1 M_1$ Müllersche Ventile, B_1 Barytrohr, G_1 kleine Gasuhr für die Inspirationsluftprobe; R_2, K_2, Gl_2, $M_2 M_2$, B_2, G_2 entsprechende Einrichtung für die Exspirationsluftprobe.

§ 59.

Ergebnisse der Respirationsversuche. Tierart, Größe, Alter, Geschlecht:

Die **Warmblüter** (siehe unten) haben einen **viel intensiveren Gaswechsel als die Kaltblüter.**

Große Warmblüter haben einen **intensiveren Gaswechsel als kleine;** indessen wächst er nicht proportional dem Körpergewicht, vielmehr haben **kleine Warmblüter einen *relativ* intensiveren Gaswechsel als große** (Maus ca. 5 g CO_2 pro Kilogramm Körpergewicht und Stunde, Mensch nur 0,5 g).

Die **kleinen Tiere** haben nämlich eine **relativ viel größere *Oberfläche* als die großen** (die Oberfläche wächst mit der zweiten Potenz, der Inhalt aber erst mit der dritten!); da nun die **Wärmeabgabe an der Oberfläche** stattfindet und **dieser proportional** ist, wird **das gleiche auch** für die **Wärmeproduktion** gelten, welche **durch den** respiratorischen (oxydativen) **Gaswechsel bestritten wird.** Man wird also erwarten, daß **dieser der Körperoberfläche geradezu proportional** ist, was sich auch bestätigt. **Kinder** resp. heranwachsende Tiere haben aber ferner **noch pro Oberflächeneinheit einen intensivern** Gaswechsel als Erwachsene, was auf die **Wachstumsarbeit** der Zellen (formative Arbeit, siehe Einleitung) zu beziehen ist.

Das **Weib** hat in der Pubertätszeit bis zum Klimakterium einen **geringeren** Gesamtstoffwechsel, somit auch Gaswechsel **als der Mann,** während er dafür in der Schwangerschaft stark ansteigt.

§ 60.

Sonstige physiologische Bedingungen:

***Muskelarbeit erhöht* bedeutend,** und zwar **ihrem Werte proportional den Gaswechsel,** so daß **dessen Bestimmung** — mit tragbaren Apparaten, welche nur die Lunge berücksichtigen und mit *T*-Rohr und Ventilen zur Trennung von In- und Exspirationsluft versehen sind — geradezu **zur Messung geleisteter mechanischer Arbeit verwendet** werden kann.

Physikalische Bedingungen:

Änderungen der Außentemperatur; beim **Kaltblüter erhöht die Erwärmung, vermindert die Abkühlung den respiratorischen Gaswechsel,** der bei diesen Tieren sich **wie jede chemische Reaktion** verhält. Bei den **Warmblütern** indessen ist das Verhalten gerade **umgekehrt,** was durch die später zu besprechende **Temperaturregulierung** bedingt ist.

Druckänderungen, wie Luftverdichtung im **pneumatischen Kabinett** oder **Taucherglocke** und **Caisson** einerseits, Luftverdünnung im pneumatischen Kabinett, beim Aufenthalt auf **hohen Bergen** und **Ballonfahrten** verändert den respiratorischen Gaswechsel wenig bis zur **Gefahrgrenze,** welche einer Verminderung des **O_2-Partiardruckes auf die Hälfte** etwa entspricht. **Sekundäre Umstände,** wie gleichzeitige starke Muskeltätigkeit, Haut- und Sinnesreize durch Strahlungen, können natürlich **bedeutenden Einfluß** haben **(Bergkrankheit).**

§ 61.

Alle genannten, die Gesamtintensität des respiratorischen Gaswechsels modifizierenden Faktoren haben im allgemeinen **keine Wirkung auf das Verhältnis der Volumina der ausgeatmeten Kohlensäure und des verbrauchten Sauerstoffs,** welchen Bruch:

$$\frac{CO_2}{O_2}$$

man als ***respiratorischen Quotienten*** bezeichnet.

Derselbe muß ganz offenbar für den Gesamtorganismus vor allem **abhängig von der Art der Nahrung** sein, da sich in ihm ausdrückt, **wieviel** (Moleküle) **von dem eingeatmeten Sauerstoff zur Oxydation von Kohlenstoffatomen dienen, wieviel daneben zur Oxydation von in der Nahrung ohne** dazugehörige *C*-Atome **vorhandenen Wasserstoffatomen.**

Dementsprechend wird der respiratorische Quotient **am größten** sein bei vorwiegender **Kohlenhydratnahrung;** bei reiner Kohlenhydratzufuhr müßte er gleich **Eins** sein, da in diesen für je 2 *H* gleich schon der zugehörige *O* im Molekül steckt, der eingeatmete Sauerstoff also völlig zur *C*-Oxydation zur Verfügung steht. Am **kleinsten** müßte er bei reiner **Fett**nahrung sein, da für die vielen *H*-Atome der höheren Fettsäuren im Molekül selbst nur 2 *O* zur Verfügung stehn, aller Sauerstoff zur Oxydation also von außen bezogen werden muß. In der Tat erreicht er bei fettreicher Nahrung, sowie im **Hungerzustande,** wo der Organismus zunächst **vom eigenen Fette** zehrt, **Minima** wie 0,7.

Bei Blutgasanalysen am zuströmenden Arterien- und abströmenden Venenblute **bestimmter Organe** hat man gefunden, daß der **respiratorische Quotient** während der **Arbeit klein** ist, während er in der **Ruhe Eins** erreichen und übersteigen kann. Man hat daraus auf eine **Sauerstoffaufspeicherung** während der Ruhe geschlossen und dies im Sinne der früher erwähnten Theorie des tierischen Chemismus verwertet. Daß der respiratorische Quotient des **Gesamtorganismus** bei gleichbleibender Ernährung **konstant** bleibt, muß auf **Kompensation** zwischen den einzelnen Organen (ruhenden und arbeitenden) zurückgeführt werden.

§ 62.

Wir haben erwähnt, daß für praktische Zwecke die Messung des durch die Lunge stattfindenden Gaswechsels genügt. Man vernachlässigt dabei den **Hautgaswechsel,** welcher beim Menschen für die Gesundheit sicher nicht ohne Bedeutung, aber verhältnismäßig minimal ist. Bei anderen Tieren (Amphibien usw.) kann er ebenso wie der Darmgaswechsel sehr bedeutend sein, ja den Lungen- oder Kiemengaswechsel vertreten. Dies zeigt, daß es sich bei den

Atmungsorganen

nur um besondere **Differenzierung von Oberflächengebieten für die Atmungsfunktion** handelt.

Die ***Lunge*** ist eine **Oberflächen**(Epithelial-)**einstülpung,** bei deren Anordnung das Prinzip der **Oberflächenvergrößerung** wieder zum Ausdruck kommt; jede letzte Verzweigung des Bronchialbaums erweitert sich am Eingang in den aus Alveolen zusammengesetzten Lobulus. Jede **Alveole** ist von einem **Netz** wenn auch relativ weiter (im Vergleich zu den Körperkapillaren!) **Kapillaren** umgeben, zwischen deren Blut und der Luft der Alveolen der Gasaustausch, sei es bloß durch Diffusion, sei es unter sekretionsartiger Beteiligung der Lungenepithel- und Kapillarendothelzellen stattfindet. Derselbe wird bedeutend verstärkt durch die **rhythmische Erweiterung und Verengung des Binnenraumes der Lungen resp. jeder einzelnen Alveole:**

§ 63.

„Atembewegungen“.

Befähigt dazu ist die ***Lunge*** durch ihre ***Elastizität,*** wozu als weitere Faktoren kommen

die ***Elastizität des Thorax;***

endlich

die ***Wirkung der Atemmuskeln.***

Der **knöcherne Thorax,** bestehend aus Wirbelsäule, Rippen und Sternum ist **durch Muskelwirkung erweiterbar** und nimmt **durch elastische Kräfte** sein **ursprüngliches Volumen wieder an.** Die Rippen sind hinten mit den Wirbeln, vorn mit dem Sternum durch wirkliche Gelenke verbunden, derart, daß sie durch **„rippenhebende Muskeln“** an ihrer Kurvatur **aufwärts gedreht** werden und der Binnenraum des Thorax erweitert wird. Die **Achsen** dieser Drehung liegen der Einrichtung der Gelenke usw. entsprechend bei den **oberen** Rippen mehr **transversal,** so daß hier zugleich mit der Hebung der Rippen Vorwärtsbewegung des Sternum und **Erweiterung des Thorax von hinten nach vorn** statthat; bei den **untern** Rippen liegen dagegen gerade die Drehungsachsen mehr **schräg von hinten** median, **nach vorn** lateralwärts, so daß **Erweiterung des Thorax mehr im Transversaldurchmesser** stattfindet.

Der Erweiterung folgt nun **die Lunge kraft ihrer**

Elastizität, deren Substrat die ***elastischen Fasern*** (gelbes Bindegewebe) sind.

Dieselbe ist ***beim Erwachsenen schon im Ruhezustande in Anspruch genommen;*** die **Lunge** ist **über die Maße, welche sie** aus dem Körper herausgenommen und **sich selbst überlassen einnehmen würde, hinaus ausgedehnt** und kann nur deshalb

mit ihrer pleuraüberzogenen **Außenfläche der** gleichfalls pleuraüberzogenen **Innenfläche des Thorax,** respektive Oberfläche des Zwerchfells **derart anliegen, daß zwischen beiden nur ein**

kapillarer, wenig seröse Flüssigkeit enthaltender **Spalt** vorhanden ist — ***Pleuraspalte*** —,

in dem ***keine Luft*** enthalten und der ***Druck geringer als der äußere,*** sowohl auf der Außenfläche des Thorax als auch der auf der Innenfläche der Alveolen lastende Druck (nicht sehr glücklich **„negativer Druck“** genannt).

Die Größe dieser **Druckdifferenz** heißt auch der **Donderssche Druck** und wird gemessen durch die **Dondersschen Versuche:**

1. Man verbindet an der Leiche die Trachea „endständig“ und dicht mit einem Manometer und **öffnet die Pleuraspalte,** in welche alsbald die Luft von außen eindringt, so daß **jetzt** ein **luftgefüllter** wirklicher Pleuraraum

„Pneumothorax“

entsteht. Die **Lunge kollabiert** dabei, das heißt, sie verkleinert ihren Binnenraum durch die vorher angespannt gewesenen, jetzt „zusammenschnappenden“ elastischen Fasern und preßt dabei ihren Inhalt ins Manometer, dessen *Hg* **im abgekehrten** offenen **Schenkel steigt;** die Größe der Niveaudifferenz in beiden Schenkeln ist offenbar „das **Maß der elastischen Spannung der Lunge im Thorax“.**

2. Auch beim lebenden Tier, selbst Menschen kann man diesen Wert so messen, daß man ein **Loch in die Brustwand** macht und es, **ehe noch Luft eindringen kann** (durch Troicart und Kanüle!) **mit einem Manometer in Verbindung** bringt, dessen *Hg* jetzt im offenen Schenkel fällt und **im „zugekehrten“ geschlossenen Schenkel steigt.** Bedeutung der Niveaudifferenz wie oben.

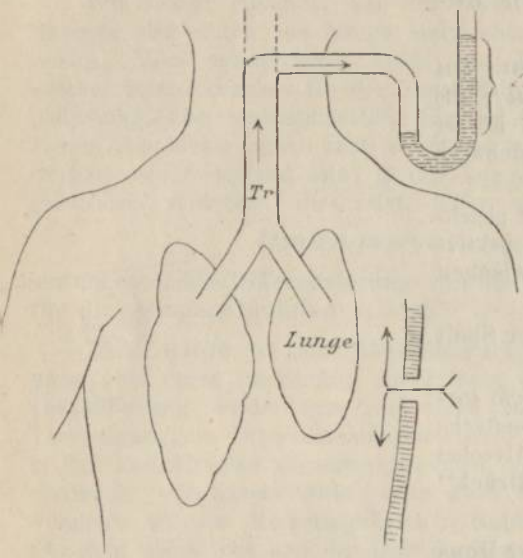


Fig. 57.
Erste Art des Donders'schen Versuches.

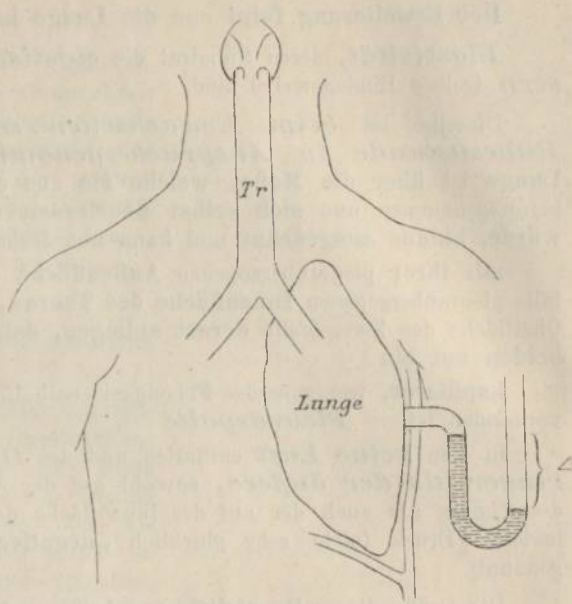


Fig. 58.
Zweite Art des Donders'schen Versuches.

Beim Neugeborenen findet sich noch keine Donders-sche **Druckdifferenz** in der Ruhelage. Beim Erwachsenen **wird** sie **bei der inspiratorischen Thoraxerweiterung größer. — „Die Lunge folgt dem Zuge des Thorax", ihre Elastizität wird stärker in Anspruch genommen.** Bei der Exspiration nimmt sie ab, indem die Lunge sich elastisch verkleinern kann.

Die **„penetrierende Brustwunde"** mit ihren sofortigen Folgen: **Pneumothorax** und **Lungenkollaps hindert die Lunge auf der betreffenden Seite, dem inspiratorischen Zuge des Thorax zu folgen; beiderseitige** Penetration, doppelseitiger Pneumothorax ist **tödlich** durch die völlige **Sistierung der Atmung.**

Erfolgt die **inspiratorische** Thorax- und somit Lungen**erweiterung** durch **Muskelwirkung,** so genügt für die **exspiratorische Wiederverengerung für gewöhnlich** die **Elastizität der Lungen** und des Thorax (Schwere der Rippen, Elastizität der Rippenknorpel usw.).

Bei normaler ruhiger Atmung ist nur die ***Inspiration aktiv,*** die ***Exspiration passiv.***

§ 64.

Eine wesentliche **Erweiterung des Thoraxbinnenraums** kann **nach unten hin** gegen die Bauchhöhle zu erfolgen; sie ist beim ruhigen Atmen sogar die **Hauptsache** und erfolgt durch

das ***Zwerchfell*** (Diaphragma)

als den ***Hauptinspirationsmuskel.***

Dasselbe hat **in der Ruhe Kuppelform** infolge des überwiegenden Binnendrucks des im wesentlichen als flüssig zu betrachtenden Abdominalinhalts, welcher von unten hinauf gegen dasselbe drückt. Seine von der unteren Thoraxapertur gegen das Centrum tendineum zu aufsteigenden **Fasern liegen im erschlafften Zustande bogenförmig der Thoraxinnenfläche** an; zwischen den diese beiden überziehenden Pleurablättern befindet sich nicht Lunge, sondern nur **kapillarer Spalt.** In den daraus entstehenden

„komplementären Pleuraraum“

rückt indessen **die Lunge herab, sobald die Muskelfasern** des Zwerchfells **sich zusammenziehen,** wobei sie sich von der Thoraxinnenfläche ablösen, **geradlinig werden,** das **Centrum tendineum etwas tiefer tritt** und das Zwerchfell mehr die Gestalt eines **abgestumpften Kegels** annimmt.

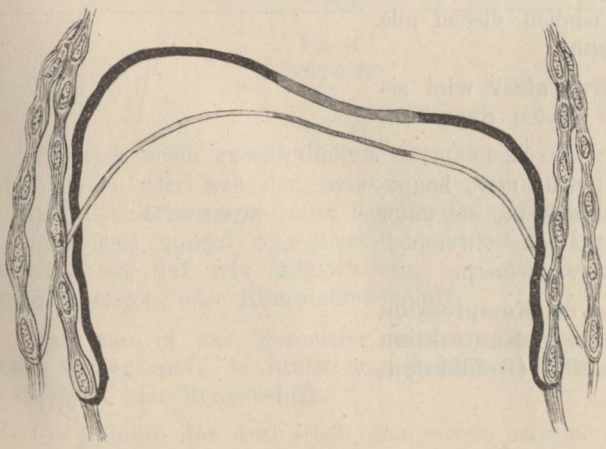


Fig. 59.
Exspirations- und Inspirationsstellung des Zwerchfells.

Die **Lunge erweitert sich dabei in allen ihren Alveolen und als ganzes; ihr unterer Rand** (Zwerchfellstand, Grenze des lauten Perkussionsschalls, Littenscher Schatten) **rückt tiefer.**

Das Tiefertreten des Zwerchfells führt durch den Druck nach unten auf den im wesentlichen flüssigen Abdominalinhalt zum **inspiratorischen Hervortreten der Bauchwand:** „abdominaler" Atemtypus, dem männlichen Geschlecht eigentümlich.

Bei vertiefter, insbesondere dyspnoischer Atmung treten noch die **inspiratorischen Hilfsmuskeln** in Tätigkeit; die Skaleni wohl schon normal beim mehr „kostalen" Atmungstypus des Weibes; die **Levatores costarum,** der **Serratus anticus,** schließlich die **Pectorales** („Orthopnoe" mit Aufstützen).

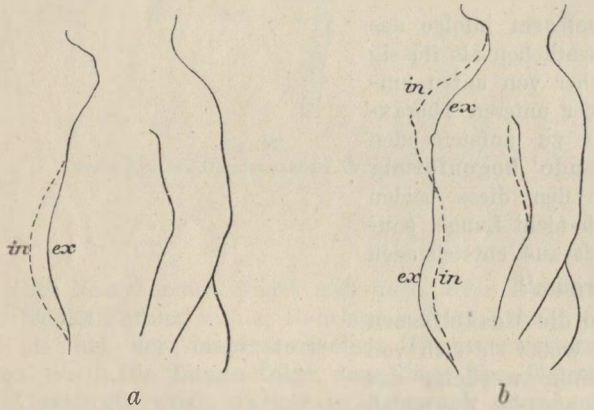


Fig. 60.
a abdominaler Atemtypus des Mannes; *b* kostaler Atemtypus des Weibes.

Von den **Intercostales** gelten die externi und intercartilaginei als **inspiratorisch;** wahrscheinlich dienen alle nur der **Versteifung der Intercostalräume.**

Die normale **Exspiration** ist **passiv; aktiv** wird sie bei gewissen **Atemhindernissen,** beim lauten **Sprechen, Schreien, Singen.**

Ihr dienen außer dem Serratus posticus usw. hauptsächlich die graden und schiefen **Bauchmuskeln,** die unter Vermittlung des intraabdominalen Drucks das Zwerchfell emporwölben und den Thoraxbinnenraum verkleinern.

Als **„Bauchpresse"** bezeichnet man die **Kompression des Abdominalinhalts** durch ***gleichzeitige*** **Kontraktion der Bauchmuskeln** und des **Zwerchfells (Defäkation, Geburtsakt).**

§ 65.

Durch die Atembewegungen werden **Veränderungen des Lungenvolumens** erzeugt, deren **Messung** Aufgabe der

Spirometrie

ist. Das Spirometer ist ein kleines Glockengasometer, in welches hinein-, resp. aus welchem herausgeatmet wird, und dessen Glocke mit einer Skala versehen ist, an welcher ein Zeiger den Betrag der Volumänderung anzeigt.

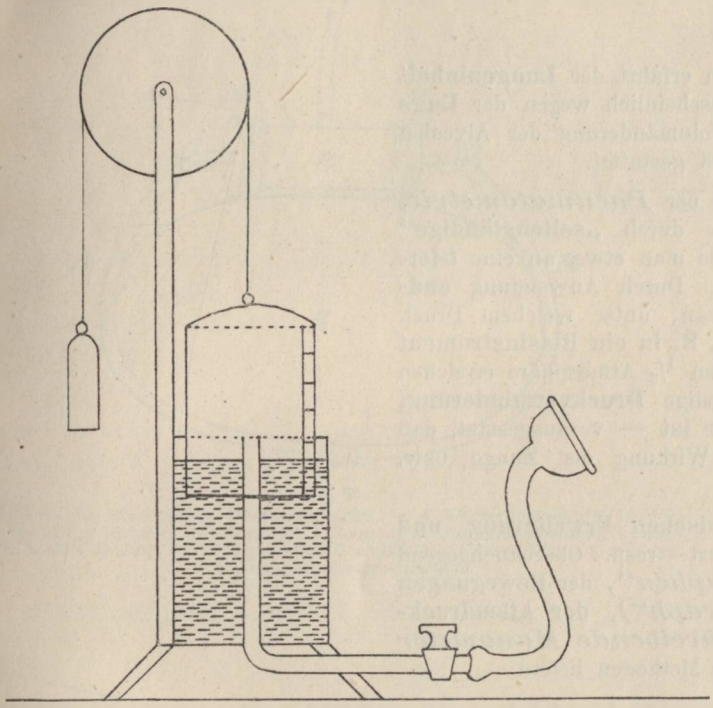


Fig. 61.
Spirometer.

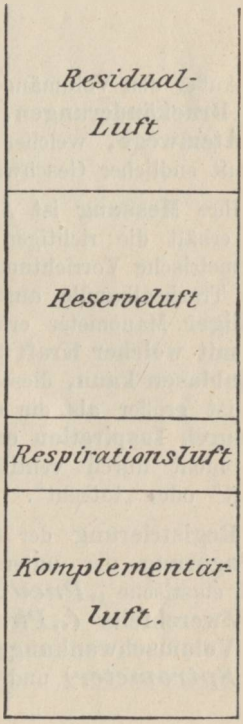


Fig. 62.

Tut man einen **gewöhnlichen Atemzug** in das Spirometer hinein oder aus ihm heraus, so markiert es etwa $^1/_2$ Liter, die ***Atmungs-*** oder **Respirationsluft;** hat man aus demselben normal eingeatmet und **atmet weiter** aus demselben **so tief wie möglich ein,** so erhält man die ***Ergänzungs-*** oder **Komplementärluft.**

Hat man in das Spirometer normal eingeatmet und **atmet weiter aus, so stark man kann,** so erhält man die ***Hilfs-*** oder **Reserveluft.**

Die **Summe der drei** erhält man, wenn man zuvor so tief wie möglich einatmet und dann in das Spirometer so tief wie möglich ausatmet; man nennt sie

Vitalkapazität.

Sie wird für den erwachsenen Menschen zu durchschnittlich **3500** ccm gesetzt; die Ergänzungs- und Hilfsluft betragen je **1500** ccm.

Nicht am Lebenden **direkt** zu erhalten ist, was auch nach tiefster Ausatmung in der Lunge bleibt, die

Residual- oder **rückständige Luft.**

Zu ihrer Messung existieren verschiedene Methoden, unmittelbare an der Leiche und mittelbare: sogenannte **Mischmethode** und **spirometrische** und **manometrische Methoden** auf Grund des Boyleschen Gesetzes. Die erhaltenen **Ergebnisse** zeigen größere Unterschiede; man darf jetzt wohl **1200** ccm als richtigen **Mittelwert** annehmen.

§ 66.

Außer den Volumänderungen erfährt der **Lungeninhalt** auch **Druckänderungen,** augenscheinlich wegen der **Enge der Atemwege,** welcher die Volumänderung der Alveolen nur mit endlicher Geschwindigkeit gestattet.

Ihre **Messung** ist Aufgabe der ***Pneumatometrie,*** man erhält die richtigen Werte durch **„seitenständige“** manometrische Vorrichtungen, die man etwa an eine *t*-förmige Trachealkanüle anschließt. Durch Anwendung **endständiger** Manometer erfährt man, unter welchem Druck oder **mit welcher Kraft man z. B. in ein Blasinstrument hineinblasen kann,** dieselbe kann $^1/_2$ Atmosphäre erreichen und ist größer als die endständige **Druckverminderung, die durch Inspiration erzielbar ist** — vorausgesetzt, daß man nicht durch ventilartige Wirkung der Zunge usw. „saugt“ oder „lutscht“.

Registrierung der **rhythmischen Erweiterung und Verengerung** der unteren Brust- resp. Oberbauchgegend durch elastische ***„Pneumographen“,*** der **Bewegungen des Zwerchfells** ***(„Phrenograph“),*** **der Atemdruck- und Volumschwankungen** ***(schreibende Manometer*** oder ***Spirometer)*** und andere Methoden liefern

§ 67.

Kurven der Atembewegungen,

welche erkennen lassen:

die ***Frequenz*** **der Atemzüge** — beim Menschen normal 15 bis 20 in der Minute — und den ***Rhythmus:*** **rasche Inspiration, plötzlich unterbrochen durch eine erst gleichfalls rasche, allmählich langsamer werdende, in relative Ruhe** (Atempause) **übergehende Exspiration.**

Sie lassen auch — am sichersten die Atemvolumkurven — die **Tiefe des einzelnen Atemzuges** erkennen, d. h. die **Größe der Volumänderung.** Die **Volumänderung pro Zeiteinheit** (Minute, Stunde) heißt ***Atemgröße,*** sie wird bei gleichbleibender Tiefe der einzelnen Atemzüge steigen oder fallen mit deren Frequenz.

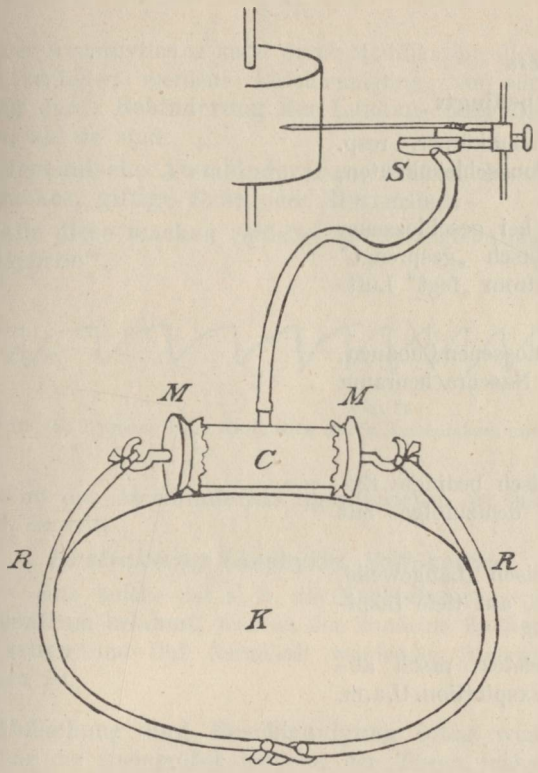


Fig. 63.
Schema des Mareyschen Pneumographen. — *K* Körperquerschnitt in der Gegend der unteren Brustapertur, *R* Riemen, *M* Gummimembranen, welche an beiden Enden den Hohlzylinder *C* abdichten, dessen Inneres mit der Schreibkapsel *S* kommuniziert.

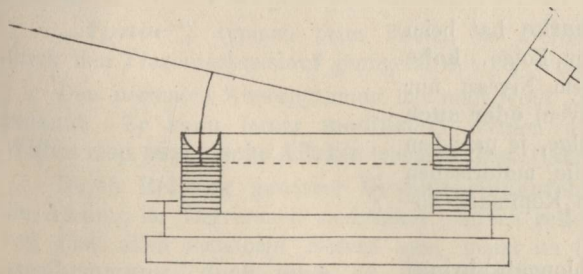


Fig. 64.
Atemvolumschreiber von Gad. Die Glocke des Spirometers ist durch einen um eine horizontale Achse sich bewegenden Deckel mit Gegengewicht (rechts) und Schreibfeder (links) ersetzt.

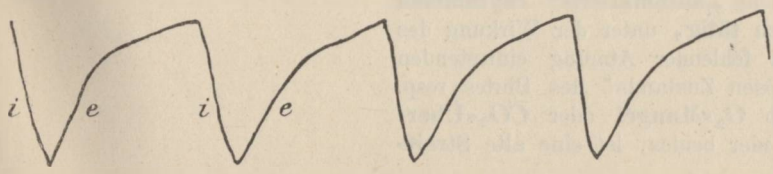


Fig. 65.
Atmungskurve. — *i* Inspiration, *e* Exspiration.

§ 68.

Besondere Atemformen

sind meist **reflektorisch oder psychisch bedingt:**

„Fegereflexe“, ausgelöst durch Fremdkörper, resp. größere Schleimmassen auf den Respirationsschleimhäuten, sind:

Husten: Exspirationsanstrengung bei geschlossener Stimmritze, deren Verschluß unter Geräusch „gesprengt“ wird; der unter Druck passierende Luftstrom „fegt“ Luftröhre und Kehlkopf rein; sowie

Niesen: Aktive Exspiration bei geschlossenen Choanen, bei deren Verschlußsprengung analog Nasenrachenraum und Nase reingefegt wird.

Ferner gehören hierher:

Seufzen: Reflektorisch oder psychisch bedingte Exspiration bei **verengter** Stimmritze, demzufolge mit „Stridor“.

Gähnen: Reflektorisch oder psychisch (Langeweile, oder „psychische Ansteckung“) bedingte, auf tiefe Inspiration folgende phonatorische Exspiration.

Lachen: Meist psychisch begründetes, rasch abwechselndes Inspirium und phonatorische Exspiration. U. a. m.

§ 69.

Innervation der Atembewegungen.

Die Atembewegungen können **willkürlich modifiziert,** auch **eine kurze Zeitlang angehalten** werden, wobei jedoch das unüberwindliche **Atembedürfnis** („Lufthunger“) **durchbricht.**

Abtrennung des Gehirns vom Kopfmarke hat beim Tier nur **Stillstand der Nasenatmung** zur Folge, **hohe Rückenmarksdurchschneidung** je nach dem Niveau nur **Stillstand** der **Rippenatmung** (Interkostalnerven) **oder auch der Zwerchfellbewegung** (Phrenicus) zur Folge, je nachdem die **„Atemmuskelzentren“,** von denen die motorischen Nerven für die Atemmuskeln ausgehen, vom Kopfmark abgetrennt sind.

Zerstörung des Kopfmarks (Medulla oblongata) **bringt die Atmung für immer zum Stillstand.**

Hier liegt also das (übergeordnete)

„Atemzentrum“.

Dasselbe ist anscheinend **„automatisch“ rhythmisch das ganze Leben hindurch tätig,** unter der Wirkung des **Blutreizes,** d. h. des bei fehlender Atmung eintretenden „dyspnoischen“ oder „venösen Zustands“ des Blutes resp. Nervengewebes selbst. (Ob **O_2-Mangel** oder **CO_2-Überladung** den Reiz abgibt, oder beides, ist eine alte **Streitfrage).**

§ 70.

Der Atemrhythmus kann durch Modifikation dieses Blutreizes verändert werden: Beschleunigung, vor allem **Vertiefung** durch **Behinderung der Lungen- oder Blutventilation,** als da sind:

Mechanische Atemhindernisse, Sinken des O_2-Partiardruckes, giftige Gase oder **Blutverlust.**

Alle diese machen vertiefte, angestrengte Atmung oder ***„Dyspnoe“.***

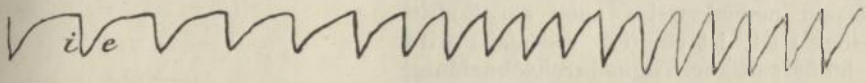


Fig. 66.
Eintritt von Dyspnoe beim Kaninchen durch Atmenlassen aus einem langen, engen Rohr.

Wird das Atem**hindernis** irgendwelcher Art **nicht behoben,** so tritt

Erstickung **(Asphyxie, Suffokation)**

ein — eine solche ist z. B. die **Verblutung,** wobei das **Atemzentrum erlahmt,** was an den zunächst **flacher, dann sehr selten** und **tief** (terminal) werdenden Atemzügen zu erkennen ist.

Abflachung und Beschleunigung (ohne wesentliche Änderung der Atemgröße) tritt bei den Tieren insbesonders ohne reichliche Schwitzfähigkeit (Hund) auf, **wenn** ihre **Bluttemperatur** durch Wärmezufuhr von außen **steigt;** diese **„Wärmetachypnoe“** bezweckt Abkühlung durch vermehrte Verdunstung; siehe später bei der Wärmeregulierung.

Bei Sauerstoffüberfluß kann die Atmung ganz stillstehen:

„Apnoe“, typisch beim Foetus in utero, welcher durch den Plazentarkreislauf genügend mit O_2 versorgt wird.

Den normalen Atemrhythmus hat man wohl **„Eupnoe“** genannt. Er kann ferner **modifiziert** werden durch den **Willen** resp. **psychische Affekte** (siehe Seufzen, Gähnen usw.).

Durch **Reizung** gewisser **Großhirnrindenfelder** wird die Atmung im Tierversuch modifiziert, endlich **reflektorisch** von fast allen sensibeln Nerven aus, meist im Sinne der Atem**hemmung, doch auch** der Atem**vertiefung (kalter Guß, Schmerzempfindungen** usw.).

§ 71.

Die **Erregung afferenter** (sensibler) **Nervenbahnen** ist aber **von größter Wichtigkeit für das Zustandekommen des normalen Rhythmus selbst,** die sog. **Regulierung** der Atembewegungen.

Hier ist vor allem die **Rolle der sensiblen** von der Lunge zum Kopfmark gehenden **Vagusfasern** zu erwähnen, welche insbesondere **für Dehnung** (Aufblasung) **der Lunge empfindlich** sind. Ihre Erregung unterbricht rechtzeitig die Inspirationsbewegung, ehe schädliche Lungendehnung eintritt. Ob sensible Vagusfasern normalerweise auch am Eintritt der Inspiration beteiligt sind, ist streitig. Jedenfalls **wird die Atmung nach beiderseitiger Vagusdurchschneidung langsamer und tiefer.**

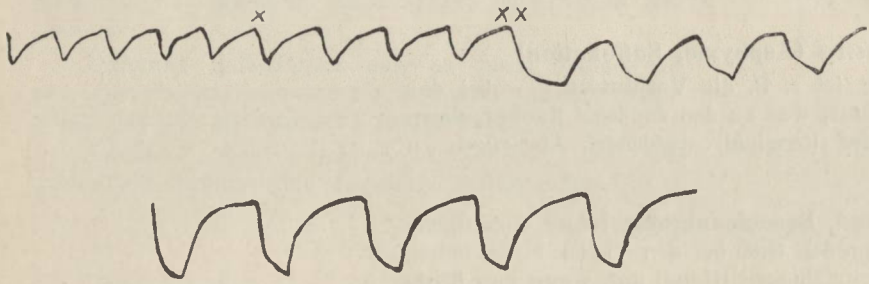


Fig. 67.
Atmungskurve vom Kaninchen (wie Fig. 66): Oben bei X Durchtrennung (reizlose Ausschaltung) des einen, bei X X auch des andern N. vagus. Unten Verhalten $^1/_2$ Stunde später.

Ähnlich wie die Vagi wirken auch die **sensiblen Kopfnerven** (Trigeminus) und **Muskelnerven** (z. B. des Zwerchfells selbst). **Beim Überleben nach Vagotomie** (siehe spezielle Nervenphysiologie) **können sie anscheinend die Regulierung** allmählich und teilweise **übernehmen.**

V. Ernährung (Verdauung, Resorption, Sekretionen) und Stoffwechsel.

§ 72.

Da die Atmung einen Teil des Stoffwechsels bestreitet, kann man den **Sauerstoff** wohl als **gasförmigen Nährstoff** und seine Aufnahme als einen Teil der Ernährung ansehen.

Unter **Ernährung** versteht man aber **gewöhnlich** die **Zufuhr fester und flüssiger Materialien, welche verlorene Körpersubstanz ersetzen sollen und** desgleichen **abgegebene Energie.**

Chemische Elemente (Sauerstoff) **und Verbindungen, welche dies leisten** können, heißen

Nährstoffe.

(Beispiel: Eiweißkörper, Traubenzucker, Stärke, Fette, Kochsalz, Kalksalze, Wasser.)

Die **Natur liefert sie** aber kaum je isoliert, sondern **als** den drei „Naturreichen" entstammende **Gemische,** welche

Nahrungsmittel

heißen (Beispiel: Fleisch, Korn, Obst usw.).

Der **Mensch** pflegt dieselben meist noch z. T. unter Anwendung höherer Temperaturen, Zusatz von „Gewürzen" usw. zu verändern, ehe er sie zu sich nimmt; er **bereitet aus ihnen**

Speisen und Getränke.

§ 73.

Die **Aufnahme** derselben **in den Verdauungskanal** erfolgt **durch die Organe der Mundhöhle:**

Zähne zum **Abbeißen** und **Kauen** (Schneidezähne, Back- und Mahlzähne),

Zunge zum **Formen des Bissens** und als **Hilfsmittel beim**

Schluckakt.

Dieser letztere dient der Beförderung der Speisen und Getränke in den Magen, wobei die **Kreuzung zwischen Speise- und Atemwegen zu passieren** ist.

1. Teil des Schluckakts: **Durchpressung des Bissens** resp. Schlucks (Flüssigkeitsquantums) vermittelst der Zunge, so daß er den **Isthmus faucium** (Tor zwischen den Gaumenbögen) passiert und **in den Pharynx** gelangt, welcher nach oben gegen das Cavum nasopharyngeum abgeschlossen wird durch die Hebung des Gaumensegels und Anlegung an die hintere Rachenwand, — nach unten durch den Kehldeckel und den Zungengrund gegen den Larynx und die Trachea.

2. Teil: **Zusammenziehung der Constrictores Pharyngis,** welche den Bissen **hinunterpressen,** resp. den **Schluck hinabspritzen in den Ösophagus.**

3. Teil: Nur beim festen Bissen läuft **über den Ösophagus** eine **„peristaltische" Kontraktionswelle,** um ihn bis zur Kardia zu bringen, durch deren Öffnung Speise und Trank in den Magen gelangen, wo sie der Wirkung des zweiten Verdauungssaftes unterliegen.

§ 74.

Verdauung

ist ***Lösung*** fester, **resp. Überführung** schon flüssiger Speiseteile **in aufsaugbare** (resorbierbare) **Form.**

Ihr dienen die von Drüsen der Verdauungswege abgesonderten **Verdauungssäfte,** meist durch ihren Gehalt an **verdauenden Enzymen.**

Der **erste** Verdauungssaft ist der **Mundspeichel.** Er ist das **Sekret der Speicheldrüsen,** nämlich der Ohrspeicheldrüse (**Parotis,** Ausführungsgang Ductus Stenonianus), der Unterkieferdrüse (**Submaxillaris,** Ausführungsgang Ductus Whartonianus) und der Unterzungendrüse (**Sublingualis,** Ausführungsgang Ductus Bartholinianus).

Diese ***Drüsen*** oder ***echten Sekretions-*** **(Absonderungs-)*organe***

zählen zur Klasse der **zusammengesetzt azinösen Drüsen.** Nach der Art des gelieferten Sekretes ist die **Parotis** eine **rein seröse** (Eiweiß-) Drüse, während die **beiden andern Schleim-** resp. **gemischte Drüsen** sind.

An den Speicheldrüsen besonders anschaulich ist die ***Sekretionsphysiologie,*** insbesondere **Abhängigkeit der Sekreterzeugung**

1. **von der *Blutversorgung,***
2. **von der *Innervation.***

Bei der Tätigkeit sind die Speicheldrüsen **besonders blutreich,** ihre Gefäße erweitert, das in den Venen ausströmende Blut nähert sich dem arteriellen Charakter. Dies muß durch **Erregung gefäßerweiternder Nervenfasern bedingt** sein.

Der Sekretion selbst dienen jedoch *besondere,* die *sekretorischen* Nervenfasern.

Bindet man in den **Speichelgang** eine **Kanüle** ein und verbindet sie mit einem **Steigrohr,** so sieht man auf **Reizung,** z. B. der in das Ganglion submaxillare ein- resp. aus ihm austretenden **Nerven,** bei den Mundbodendrüsen des Hundes, den **Speichel austreten und im Steigrohr** aufsteigen.

Dieses Aufsteigen findet aber **auch bei Unterbrechung des Kreislaufs** noch statt, resp. die **Höhe im Steigrohr kann** den **Blutdruck** bedeutend **übertreffen.** Anderseits wird die **Sekretion durch Einspritzung von Atropin sofort gelähmt,** obwohl dieses Pulsfrequenz und Blutdruck steigert.

Die Speicheldrüsen, ebenso wohl alle andern Sekretionsorgane werden also durch spezifisch sekretorische Nervenfasern versorgt, deren anatomische Verbindung mit den sezernierenden Elementen und physiologische Funktionsweise noch unverständlich ist.

Man kann ferner an den Speicheldrüsen die **anatomischen Veränderungen bei der Funktion,** resp. den **Unterschied der histologischen Bilder im Zustande der Ruhe** (Randzellen, Gianuzzische Halbmonde) **und der Funktion** (Quellung und Muzinentleerung in das Drüsenlumen) beobachten.

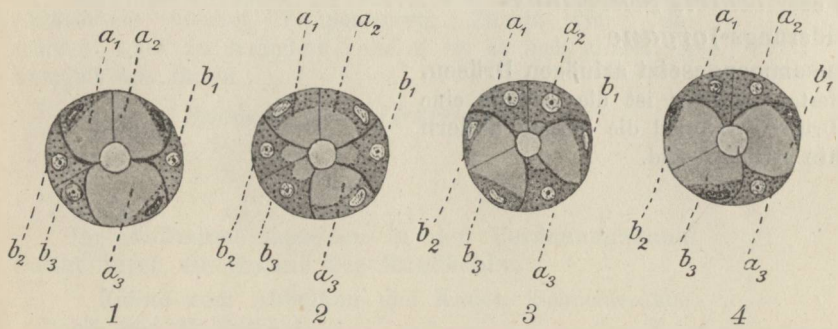


Fig. 68.
Vier aufeinander folgende Stadien der Tätigkeit eines Speichel- (Schleim-) drüsenacinus, nach Stöhr. — Aus den großen Schleimzellen $a_1 a_2 a_3$ werden mit Ausstoßung des Schleims in das Lumen „Randzellen"; umgekehrt füllen sich die Randzellen $b_1 b_2 b_3$ mit Schleim.

§ 75.

Der ***Mundspeichel***

ist **alkalisch, trübe** und **fadenziehend,** letzteres durch seinen Gehalt an **Muzin.**

Außer diesem enthält er noch:

Eiweiß, Kalksalze, Formelemente (Speichelsteine, Mundepithelien, Pilze), nicht regelmäßig **Rhodansalz** in geringen Mengen, sowie

ein **diastatisches Enzym** (als Ptyalin bezeichnet), welches bereits im Munde die **Umwandlung der Stärke in Dextrine und Maltose** beginnt.

Das **Muzin** dient durch seine Klebrigkeit der **Formung,** durch seine Schlüpfrigkeit dem **Gleiten des Bissens** beim Schluckakt.

§ 76.

Im Magen unterliegen die Speisen der Wirkung des Magensaftes, welcher von den teils einfachen, teils verzweigt tubulösen **Drüsen der Magenschleimhaut** abgesondert wird.

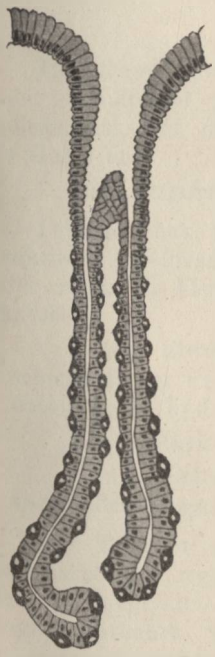


Fig. 69.
Längsschnitt zweier Magensaftdrüsen mit ihren Hauptzellen u. Belegzellen.

Diese haben überall eine kleinere Art von Epithelzellen, die sog. **Hauptzellen,** ferner besonders am Fundus die größeren sog. **Belegzellen.** Streitig ist die Bedeutung dieser beiden Zellarten für die Produktion der Hauptbestandteile des

Magensaftes.

Dieser ist **klar, formelement-** und **eiweißfrei** und enthält **2 bis 3 pro Mille** freie ***Salzsäure.***

Wie solche zumal aus dem auf Indikatoren alkalisch reagierenden Blute entsteht, ist nicht klar; die bisherigen Theorien genügen nicht.

Außerdem enthält der Magensaft als **spezifisches Enzym** das

Pepsin,

welches befähigt ist, **nur in saurer Lösung** Eiweißkörper in Proteose-Peptongemische überzuführen. Als Säuren können auch andere als die Salzsäure die Pepsinverdauung bewirken, jedoch mit viel geringerer Wirksamkeit.

Die **Salzsäure wird im Laufe der Verdauung an Eiweiß, Proteosen** und **Pepton locker chemisch gebunden,** so daß sie in vorgerückteren Stadien gar nicht mehr in freiem Zustand im Mageninhalt nachzuweisen ist. Stets findet man im Magen **Zucker,** was auf **Fortsetzung der diastatischen Wirkung des verschluckten** Speichels hinweist. Ob Fett im Magen angegriffen wird, ist streitig.

§ 77.

Der Wirkung des Magensaftes, die in der Fundusgegend am stärksten ist, werden der Reihe nach alle Teile seines Inhalts unterzogen, indem die der Wand anliegenden weiterbefördert und mehr in der Mitte befindliche an ihre Stelle gebracht werden. Dem dient eine **verwickelte Bewegungskoordination der Magenmuskulatur,** welche weit über die bloße Peristaltik hinausgeht (Längsmuskulatur!), ebenso wie zum Brechakt außer Antiperistaltik vor allem noch reflektorische Zwerchfellerschlaffung und Bauchmuskelkontraktion gehört (Beziehungen zur Atmung!). Die Magenbewegungen unterliegen einer **unwillkürlichen Innervation** (ebenso wie schon die unteren Abschnitte des Ösophagus), an welcher sich **Sympathicus und Vagus** zu beteiligen scheinen. Von großer Bedeutung ist aber **letzterer Nerv** auch für die **Sekretion des Magensafts.** Deren Innervationsverhältnisse sind neuerdings insbesondere durch die Kombination der altbekannten Magenfistel mit einer Ösophagusfistel, durch welche die geschluckte Nahrung wieder herausfällt („Scheinfütterung"), sowie durch Anlegung der Fistel an einem vom Hauptmagen abgesonderten „kleinen Magen" studiert worden.

Magensaftsekretion kann **reflektorisch** resp. **psychisch** (Geruch, Zeigen der Speise, sog. Appetitsaft) angeregt werden, sowie **von der Magenschleimhaut** aus, hier aber **nur durch bestimmte Stoffe,** welche auch verschiedenen Einfluß auf die Zusammensetzung des Saftes haben (saft-treibende und pepsintreibende Stoffe) angeregt werden. **Psychische Einwirkungen** (Ärger) **können die Sekretion hemmen.**

Der **Aufenthalt** der verschiedenen Nahrungsmittel resp. Speisen **im Magen wechselt je nach ihrer Verdaulichkeit.** Im allgemeinen tritt der Mageninhalt insoweit er gleichmäßig flüssig **(Chymus = Speisebrei)** geworden ist, unter Öffnung des Pylorus (Sphincter!) in den

Darm

über, um der Reihe nach die einzelnen Darmabschnitte — Duodenum, Jejunum, Ileum —; Kolon, Flexura sigmoidea, Rektum — zu passieren und hier einerseits der **Einwirkung weiterer Verdauungssäfte,** andererseits der **Resorption** oder Aufsaugung **durch die Darmschleimhaut in Blut und Lymphe** zu unterliegen. Die **unresorbierten Reste** unterliegen in den letzten Darmabschnitten der **Fäulnis** (Zersetzung durch saprophytische Mikroben).

§ 78.

Ins Duodenum ergießen sich durch die nebeneinander mündenden Ausführungsgänge der Leber (Ductus choledochus) und des Pankreas (Ductus Wirsungianus) **die Galle** und

der ***Pankreassaft*** oder **Bauchspeichel.**

Letzterer hat mit dem Mundspeichel die **alkalische Reaktion** gemeinsam, enthält aber **keine Formelemente,** dafür **reichlich Eiweiß** (fault leicht) und mindestens **drei Enzyme:**

1. ein **Eiweiß** bei alkalischer, auch neutraler und schwachsaurer Reaktion in Proteosen, Peptone und einige Aminosäuren **hydrolysierendes,** das **Trypsin;**
2. ein **Stärke** in Dextrine und Maltose **spaltendes,**
3. ein **Neutralfette** in Fettsäuren und Glyzerin **spaltendes** Enzym.

Das **Trypsin** ergänzt die Wirkung des Pepsins, das Pankreasptyalin resp. die **Pankreasdiastase** diejenige des Mundspeichelptyalins. Ja es kann kraft deren Wirkung der **Magen entbehrt werden (Totalresektionen** desselben), wobei freilich häufiger geringe Nahrungsmengen aufgenommen werden müssen **(Bedeutung als Vorratskammer).** Anderseits scheint auch das Pankreassekret entbehrt werden zu können (über den Pankreasdiabetes siehe unten), ebenso die

§ 79.

Galle.

Diese, das **Sekret der Leber** hat mindestens eine **Doppelstellung.**

Daß sie **nicht** ein **bloßes Bedarfssekret** ist, zeigt ihre **ununterbrochene** Sekretion und ziemlich **konstante Tagesmenge** (etwa $^1/_2$ Liter), wogegen Speichel, Magen- und Pankreassaft sezerniert werden, wie es die zu verdauende Nahrung verlangt.

Die Galle ist jedenfalls **zum Teil Abfallprodukt, wie der Harn,** mit dem sie auch an den Ausführungswegen das Vorhandensein eines Behälters (Blase) gemeinsam hat.

Sie ist eine meist **schwach alkalische, dunkelbraune bis dunkelgrüne,** schwach **fade** riechende und **bitter** schmeckende Flüssigkeit.

Ihre **spezifischen Bestandteile** sind:

Das **Cholesterin,** der schon beschriebene, den Terpenen nahestehende einatomige Alkohol mit charakteristischer Kristallform und ebensolchen Reaktionen.

Die **gallensauren Salze,** d. h. **Natronsalze der Glyko-Cholsäure** (nicht mit dem Glykokoll verwechseln!) und **Tauro-Cholsäure.** Es sind dies gepaarte Säuren nach Art der Hippursäure, indem der **Säurerest der Cholsäure** $C_{24}H_{40}O_5$ (einwertig) eintritt in das **Glykokoll** (Aminoessigsäure siehe oben), resp. in das **Taurin,** eine schwefelhaltige Aminosäure

(**Aminoisäthionsäure** $NH_2C_2H_4SO_2OH$).

Die Gallensäuren sind nachweisbar durch die **Pettenkofersche Probe: Rotfärbung beim Erhitzen mit etwas Rohrzucker und konzentrierter Schwefelsäure** (Bildung von Furfurol).

Die **gallensauren Salze werden im Darm resorbiert und von der Leber aufs neue mit der Galle ausgeschieden;** sie geben vielleicht der Galle ihre **Nebenbedeutung als Verdauungssaft,** indem nachgewiesen ist, daß sie die **Fettresorption befördern, wahrscheinlich direkt durch Lösungsvermögen für Fettsäuren.**

Endlich sind charakteristisch für die Galle die **Gallenfarbstoffe:**

das **Bilirubin** $C_{16}H_{18}N_2O_3$

und sein nächstes Oxydationsprodukt, das

Biliverdin $C_{16}H_{18}N_2O_4$.

Beide sind **in der Galle an Alkalien, in Gallensteinen ersteres an Kalk gebunden** (im letzteren Falle meist von konzentrischen Cholesterinhüllen umgeben) vorhanden.

Durch Säure freigemacht **löst sich** das **Bilirubin in Chloroform,** im reinen Zustand mit **orangegelber** Farbe und kristallisiert bei dessen Verdunsten aus. Es **löst sich leicht in Alkalien;** diese Lösungen **färben sich an der Luft schnell grün** durch Oxydation zu **Biliverdin.**

Erkannt wird die Gegenwart von Bilirubin in verdünnter wässeriger Lösung, z. B. im Harn durch die **Gmelinsche Probe;** beim **Unterschichten mit Salpetersäure, welche** N_2O_3 enthält, bildet sich an der Berührungsstelle ein **farbiger Ring,** welcher unter- und nacheinander die Farben der durch Oxydation entstehenden Farbstoffe zeigt: grün (Biliverdin), blau (Biliprasin), violett und schließlich farblos (Choletelin).

Durch **Reduktion** entsteht aus dem Bilirubin das **Hydrobilirubin** $C_{32}H_{40}N_4O_7$. welches wohl **identisch** ist mit dem **Urobilin,** das gelegentlich im Harn vorkommt, aber nicht dessen Hauptfarbstoff bildet, sowie dem **Sterkobilin,** dem braunen Farbstoff der Fäzes: Bei **Verschluß der Gallengänge oder Ableitung der Galle durch eine Fistel nach außen** werden die **Fäzes grau** (durch die dabei meist gestörte Fettresorption **lehmfarben-fettig**).

§ 80.

Als Sekret der zwischen den Dünndarmzotten liegenden Krypten oder Lieberkühnschen Drüsen hat man den ***Darmsaft*** angesprochen, den man durch **resezierte und als Blindsack in die Bauchwand eingeheilte Darmschlingen** (Thiry- und Vellasche Fistel) gewonnen hat, und welcher Verdauungsenzyme enthält. Es kann angenommen werden, daß die Darmwand liefert:

1. Eine die Maltase in Glukose spaltende **„Maltase“,**
2. das die Peptone weiter in Aminosäuren spaltende **„Erepsin“.**

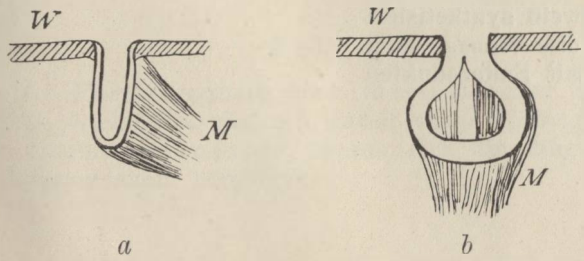


Fig. 70.
Prinzip der Darmfistel *a* nach Thiry, *b* nach Vella. — *W* Bauchwand, *M* Mesenterium.

§ 81.

Durch die Darmwand hindurch gelangen die durch die Verdauung vorbereiteten Nährstoffe zur

***Resorption* in Blut und Lymphe.**

Diese wird, abgesehen von den noch zu besprechenden Darmbewegungen, **begünstigt** durch die **Oberflächenvergrößerung,** welche das **Darmrohr** erfährt

1. durch seine **Länge** und damit **Schlingenzahl;** diese richten sich nach der Leichtigkeit der Resorption der Nahrung:

   Am kürzesten ist der Darm des Fleischfressers, am längsten der des reinen Pflanzenfressers (Wiederkäuers), obwohl hier durch die Ausbildung des Magens in verschiedenen Abteilungen usw. für möglichste Zerkleinerung und vorbereitende Verdauung gesorgt ist; von der Pflanzennahrung geht bis weit über die Hälfte an Gewicht (Zellulose, Pferd) unausgenützt mit den Fäzes ab.

2. durch die Einrichtung der **Zotten** und dazwischen befindlichen **Krypten,** welche die Darmoberfläche z. B. beim menschlichen Dünndarm bis auf das 22 fache bringt.

Die **Vorgänge** bei der Resorption, wie die **wirksamen Kräfte** sind noch sehr **streitig.**

Hauptbeteiligt ist das ***Epithel*** der Dünndarmschleimhaut, welches **durch seine Zylinderzellen mit Basalsaum** gekennzeichnet ist. Man hat die Radiärstreifung in ihm als Kanäle oder kontraktile Elemente gedeutet und für einen mechanischen Eintritt des wasserunlöslichen Nahrungsfettes, vielleicht auch der schwerdiffundierenden Kolloide (Peptone) in Anspruch genommen. Indessen gewinnt es immer mehr an **Wahrscheinlichkeit, daß das Neutralfett durch das Pankreas portionsweise gespalten wird, die Fettsäuren** (vielleicht in gallensauren Salzlösungen gelöst) **und das Glyzerin als solche resorbiert werden und in den Darmepithelzellen bereits wieder zu Neutralfett synthetisiert werden.** Analog dürften auch die **Peptone durch das Erepsin in Aminosäuren gespalten, diese resorbiert und bereits im Darmepithel wieder zu Eiweiß synthetisiert werden.** Daß der tierische Organismus dies vermag, dafür scheinen **neuere Ernährungsversuche mit Endprodukten der Eiweißhydrolyse zu sprechen.**

Vor allem das **Wiedererscheinen von** allem **resorbierten „artfremden“ Nahrungseiweiß in veränderter Gestalt, als** dem betreffenden Tier „spezifisches“ oder **„arteigenes“ Körper- bzw. Bluteiweiß,** die Erfahrungen über die Giftigkeit in die Blutbahn eingeführter art- oder auch nur körperfremder Eiweißkörper **(Hämolyse, Präzipitinreaktion)** sprechen dafür, daß dem Darmepithel weitgehende assimilatorische Aufgaben zukommen, womit auch **ausgeschlossen** ist, **daß bei der Darmresorption nur ganz einfache physikalische** (osmotische) **Prozesse** statthaben. **Selbst bei der Resorption des Wassers und der Kristalloide** — Zucker, Salze usw. — liegt **nicht alles ganz einfach,** obwohl Diffusionsvorgänge natürlich eine bedeutende Rolle spielen (abführende Wirkung der „Mittelsalze“).

Befähigt zur Resorption von Nährstoffen sind **auch noch die untersten Darmabschnitte** (Nährklistiere); **Kristalloide** werden **schnell** resorbiert **schon vom Magen,** von den **Respirations-** und **Genitalschleimhäuten (Vergiftungen durch Klistiere, Vaginal- und Uterinspülungen).**

Bei **Stagnation faulender Massen im Darm** kann es deshalb auch zur **Resorption giftiger Produkte** und **„Autointoxikation“** kommen.

§ 82.

Aus den unteren Abschnitten müssen daher die hier als **Kot** sich ansammelnden Massen **entfernt** werden, nachdem sie insbesondere in den Haustris des Dickdarms durch **Wasserresorption** die nötige **Eindickung** erfahren.

Der Wassergehalt, daher das tägliche Gewicht der

Fäzes

ist sehr wechselnd; ihre **Hauptbestandteile** sind **unverdaute Proteinoide** und auch **Eiweißreste** (daher stickstoffhaltig), **Fette, Fettsäuren, Kalkseifen, Zellulose,** Cholesterin **(Koprosterin),** Urobilin **(Sterkobilin),** zahlreiche **Bakterien;** den typischen **Geruch** dürften **Schwefelwasserstoff** und **niedere Fettsäuren** abgeben, welche letztere auch dem aus Fäces gewonnenen Indol und Skatol anhaften. (Synthetisches Indol und Skatol sind geruchlos.)

§ 83.

Die ***Fortbewegung des Darminhalts*** erfolgt durch die ***peristaltische,*** d. h. **wurmförmige *Bewegung der Darmmuskulatur,* woran sich die Ring- wie die Längsmuskeln beteiligen.**

Die wellenförmig fortschreitende Kontraktion der Ringmuskulatur bringt den Inhalt zu einer weit langsameren Fortbewegung als sie selbst ist; an dieser beteiligt sich auch die **Längsmuskulatur** an den verschiedenen Seiten des Darmrohrs abwechselnd, so daß die Schlinge, resp. das im Versuch isolierte Darmstück sog. **„Pendelbewegungen“** macht. Die gesamten Darmbewegungen erfolgen **reflektorisch** unter der Wirkung ihres Inhalts; die **„Zentren“** für diese Reflexe sind die **in der Darmwand selbst enthaltenen sympathischen Ganglienzellen** des Meißnerschen und Auerbachschen Geflechtes; der **Vagus** hat auf sie eine **verstärkende** und der **Splanchnicus** eine **hemmende** (vis-zero-inhibitorische) **Wirkung.**

Asphyxie, Nikotin u. a. wirken auf die Peristaltik **erregend.**

Im Prinzip ist sie gleicher Art in allen Darmabschnitten.

Die **Ringmuskulatur** des **Rectum** ist an **drei** Stellen besonders kräftig ausgebildet und wirkt als **Schließmuskeln** (Sphincter externus, internus und tertius), welche sämtlich einen **reflektorischen Tonus** besitzen, welcher durch den Reiz der darüber stehenden Kotmassen gehemmt wird. Der Sphincter **externus** unterliegt außerdem noch der Herrschaft des **Willens,** wenigstens bis zu einem gewissen Grade des auch bewußt empfundenen „Stuhldranges“.

§ 84.

Die **resorbierten, und bei der Resorption** vom Darmepithel bis zu einem gewissen Grade, wie wir sahen, **bereits assimilierten** („umgeprägten“) **Nährstoffe** werden **verteilt durch die Lymphe und das Blut.**

Jede **Darmzotte** enthält außer **Muskelzellen,** die ihr Beweglichkeit **(Kontraktilität)** verleihen, und **sympathischen Nervenelementen** eine **Blutgefäßschlinge** und ein **kolbenförmig endendes Lymphgefäß,** hier **Chylusgefäß**

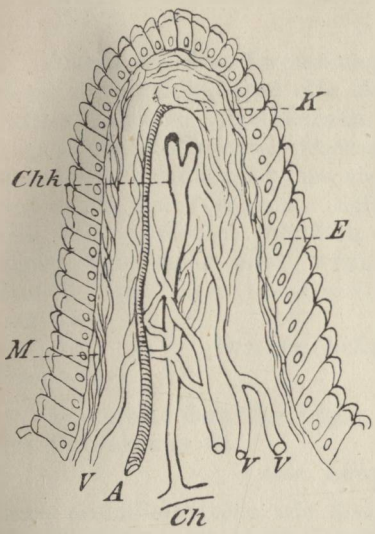


Fig. 71.
Darmzotte, Längsschnitt. — *E* Epithel mit Basalsaum, *M* Muskelschicht, *A* Arterie, *V*, *V*, *V* Venengeflecht, *K* Kapillaren, *Ch* Chylusgefäß, *Chk* kolbiges Ende desselben.

genannt. Die Resorption erfolgt in beide; auffällig ist der **Gehalt des**

Chylus* (Darmlymphe) an *Fett

nach fettreichen Mahlzeiten, welcher bei Tötung des Tieres und Eröffnung der Bauchhöhle die **Chylusgefäße** überall im Mesenterium **als dicke milchweiße Stränge** hervortreten läßt. Im Chylus selbst erscheint das **Fett in ganz feiner Verteilung** (Brownsche Molekularbewegung zeigend) und rahmt nicht auf.

Der **Chylus** ist der im Darm **an Nährmaterial angereicherte Anteil** der

***Lymphe* oder Gewebeflüssigkeit,**

welche **alle „Gewebespalten" erfüllt** und sich aus diesen **in besonderen Lymphgefäßen sammelt,** deren kleinere sich zu größeren vereinigen, so die **„Cysterna Chyli"** (Pankreas Asellii) in der Bauchhöhle, und schließlich die Hauptgefäße, der **Ductus thoracicus** und mit ihm anastomosierende **Ductus antithoracicus.** Ersterer **mündet** am linken Jugulariswinkel in die venöse Blutbahn, d. h. also an der Stelle, **wo der Blutdruck geringer** ist und die Aspiration des Thorax die Lymphe, deren Triebkraft a tergo gering ist, ins Blut ansaugen kann.

Die Lymphe stammt teils aus dem Blute, teils aus den Geweben.

Daß sie durch Transsudation (Zusammenwirken von Filtration und Diffusion) aus den Kapillaren ausgetreten sei, dafür würde sprechen, daß sie **dem Blutplasma sehr ähnlich zusammengesetzt** ist **(Gerinnbarkeit)** und **ihre Menge von der Blutbewegung beeinflußt wird.**

Daß sie anderseits Material von den Organen bekommt, dafür spricht die **Abhängigkeit ihres Stromes von der Tätigkeit der Organe** (insbesondere bei der Leber erwiesen — gallentreibende Mittel sind teilweise auch lymphtreibend) und ihr **Gehalt an Abbauprodukten des Stoffwechsels,** wie **Harnstoff** und insbesondere **Kohlensäure.**

Die Lymphe ist die **„Drainageflüssigkeit der Gewebe“,** welche sich einerseits mit ihren Schlacken belädt und dieselbe der Blutbahn zuführt, auf welcher sie den Ausscheidungsorganen — Lunge und Niere — zufließen; und welche anderseits ihnen vom Darm her Nährmaterial zuführt.

§ 85.

Außer der Trennung in **Darmlymphe** und **Körperlymphe** haben wir aber die Wege der letzteren noch zu unterscheiden, insofern sie **vor** oder **hinter** den sog.

Lymphdrüsen

liegen.

Diese bestehen aus einem Gewebe von **netzförmiger** Bindesubstanz — adenoid, retikulär —, in deren Maschen kleine **„Rundzellen“** sich rapid vermehren und als sog. **Lymphkörper von der Lymphe mitgenommen** und **ins Blut fortgeschwemmt werden.** Sie sind die **Bildungsstätten** der jungen weißen Blutkörper und der **Leukozyten** (außer ihnen noch Thymus, Milz und Knochenmark, siehe unten).

Gleichzeitig stellen die Lymphdrüsen aber auch eine Art **Filter** dar, in welchem **schädliche** mit der Nahrung oder durch Wunden eingeführte **Stoffe,** spez. **Mikroorganismen zurückgehalten (Anschwellen bei Infektionskrankheiten),** zum Teil **unschädlich gemacht werden;** an dieser Zerstörung beteiligen sich die mit amöboiden Eigenschaften ausgestatteten Lymphozyten, später im Blut Leukozyten, aktiv als sog. **Freßzellen** (Phagozytismus).

§ 86.

Durch die Einschwemmung der Lymphozyten ***„ändern*** **die Lymphdrüsen** ***die Zusammensetzung des Bluts“,*** wirken **„metakerastisch“;** dies tun durch ihre Abgabe von Stoffwechselschlacken schließlich **alle Gewebe. Besonders auffällig** ist dies aber **bei gewissen Organen,** welche für den Organismus nützliche, resp. nötige **Stoffe** zum Teil synthetisch **bereiten und ins Blut bringen,** Organe **von mehr oder weniger drüsenartigem Bau,** weshalb man diese metakerastische Funktion auch vielfach als

innere Sekretion

bezeichnet.

Das größte **derartige** Organ, zugleich **die größte Drüse des Organismus** ist

die Leber,

deren **assimilatorische wie dissimilatorische Funktionen** für den Organismus gleich unentbehrlich sind (totale Leberexstirpation tödlich!).

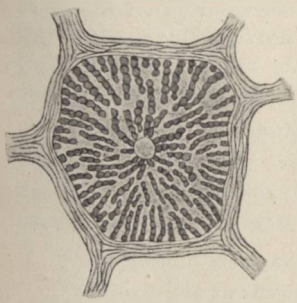


Fig. 72.
Schema eines Leberacinus mit den radialen Zellenreihen und dem zentralen Lebervenenast.

1. Die Leber ***speichert Nahrung auf,*** meist als **Reservestoff** in geeigneter Form: Nach den Mahlzeiten **reichert sie sich an an Glykogen** (Leberstärke, Reserveform der Kohlenhydrate), **Fett** (physiologische Fettinfiltration) und (neuerdings nachgewiesen) auch an **Eiweiß.**

2. Diese aufgespeicherten Nährstoffe ***verteilt*** **die Leber** ***in die Blutbahn*** und **führt davon den arbeitenden Organen je nach Maßgabe ihres Bedarfs zu** (Vergleich mit den Gasbehältern einer Gasanstalt); das **Glykogen** soll dabei durch ein diastatisches Enzym **in Zucker verwandelt** werden **(Glykogenie der Leber** nach Claude Bernard), welcher im Blute nachweisbar ist; **vermehrter Zuckergehalt des Blutes (Hyperglykämie)** liegt den meisten Formen der **Glukosurie (Diabetes)** zugrunde, wahrscheinlich infolge **Störung seines Verbrauchs** (Oxydation) in den Organen. Von der aus dem Plus an Zucker im Lebervenengegenüber dem Pfortaderblute erschlossenen **vitalen** Glykogenie ist zu unterscheiden die **postmortale,** welche bewirkt, daß **ausgeschnittene Leber mit dem Liegenbleiben immer weniger Glykogen und immer mehr Zucker** enthält. Ob beiden der nämliche Mechanismus zugrunde liegt, ist nicht entschieden.

3. In der Leber ***gehen rote Blutkörper zugrunde;*** der **eisenfreie Teil des Hämatins liefert den mit der Galle,** resp. den **Fäzes,** zum Teil auch dem **Harn ausgeschiedenen Farbstoff;** das **Eisen** (mit welchem der Organismus **sehr spart;** der Fötus ist relativ viel eisenreicher als der Erwachsene) wird **zurückgehalten,** mit dem Blute nach den Blutbildungsstätten transportiert und hier **zur Bildung neuen Hämoglobins,** neuer Blutkörper **verwendet.** Das **Eisen** findet sich **in der Leber,** teils organisch gebunden, teils auch durch Reagentien nachweisbar, selbst als Hydroxyd. Auch eingeführtes Eisen, sowie eingeführte andere **Schwermetalle** (Kupfer, Blei u. a.) werden **von der Leber zurückgehalten.**

4. In der Leber werden **Abbauprodukte** zum Teil synthetisch **zu** den **Harnbestandteilen umgeformt;** so ist die Leber eine ***Hauptbildungsstätte des Harnstoffs*** (vielleicht aus kohlensaurem Ammoniak), des „endogenen" **Harnpurins** (neben den lymphatischen Organen!) und der **gepaarten aromatischen Säuren** (Phenolschwefelsäure und Glukuronsäure, aber **nicht** Hippursäure).

§ 87.

Lymphatische Organe

sind **neben den** ***Lymphdrüsen*** **die** ***Milz*** **(Kontraktilität;** Exstirpation **nicht** lebensgefährlich), die ***Thymus*** **(lymphatisches Organ des Embryonallebens)** und das ***Knochenmark.*** In letzterem **Bildung auch** ***roter*** **Blutkörper;** in allen Bildung von **Harnpurin aus zerfallenden Nukleinen.**

Die

Schilddrüse

sezerniert aus ihren ausführungsganglosen follikelähnlichen Hohlräumen ein **„Kolloid" in die Lymphe** resp. das Blut, welches **„Thyreoglobulin" abspaltet,** einen ***jodhaltigen*** **Eiweißkörper,** aus dem man das sog. **Jodothyrin** hergestellt hat.

Ihre **Exstirpation,** sowie vollständige (kropfige) Degeneration **bewirkt Störungen des Stoffwechsels und der Nervenfunktionen:** ***Kachexia strumipriva; Kretinismus, „Myxödem".*** Die im Tierversuch (beim Fleischfresser) beobachtete **Tetanie** wird auf **Mitentfernung der Nebenschilddrüsen** (Glandulae parathyreoideae) zurückgeführt. Der Verlust dieser, jetzt **Epithelkörper** genannten Gebilde soll schon für sich allein Tetanie hervorrufen.

Injektion von Schilddrüsensaft in die Blutbahn, ja selbst **Verfütterung von Schilddrüsensubstanz bessert** die nach Schilddrüsenexstirpation eintretenden oder durch deren Atrophie bedingten Krankheitserscheinungen.

Hierfür sind **zwei Theorien** aufgestellt:

1. **Entgiftungstheorie:** Schädliche Produkte des Stoffwechsels sollen in der Schilddrüse „abgefangen" und an Jod gebunden unschädlich gemacht werden.

2. **Innere Sekretion:** Die Schilddrüse erzeugt ständig einen Stoff und entleert ihn in die Blutbahn, welcher für die Ernährung insbesondere des Nervensystems nötig ist.

Man hat auch

3. **beide Theorien kombiniert;** das Organ macht aus einem giftigen Stoff einen nützlichen, notwendigen, sowie

4. eine **Arbeitsteilung** angegeben; die **Schilddrüse** soll die **innere Sekretion,** die **Epithelkörper** sollen die **Entgiftung** besorgen.

§ 88.

Ähnliche Verhältnisse gelten auch für die **Nebennieren** und die **Hypophysis** (Hirnanhang, Glandula pituitaria).

Die ***Nebennieren*** **enthalten in ihrer Marksubstanz einen alkaloidartigen Stoff,** das ***Adrenalin*** oder **Suprarenin** (nach seiner Konstitution Brenzkatechin-Methylaminoäthylalkohol), von welchem bereits **Bruchteile eines Milligramms, in die Blutbahn injiziert, starke Blutdrucksteigerung und Beschleunigung und Verstärkung der Herzaktion bewirken.** Das Adrenalin **wirkt auf alle sympathisch innervierten Organe so, als ob die zuführenden Sympathikusfasern gereizt würden,** und wirkt wahrscheinlich auf die **peripherischen,** die glatte Muskulatur beherrschenden **Geflechte.**

Es wird (möglicherweise durch sekretorischen Sympathikusreflex) **von dem Nebennierenmark ständig in die Blutbahn** sezerniert und **dient der Erhaltung des normalen Tonus der Blutgefäße.** Die Nebennierenrinde enthält dem Adrenalin antagonistisches **Cholin;** man hat ihr auch entgiftende Funktionen zugeschrieben. Das Nebennierenmark **färbt sich an der Luft dunkel;** es ist unsicher, ob mit dieser Tatsache die **mit Nebennierenschwund einhergehende Addisonsche Krankheit** — tödliches Siechtum mit Dunkelfärbung der Haut „bronced skin" — zusammenhängt. Dem Nebennierenmarke analoge **„Nebenorgane des Sympathikus" mit „chromaffinem"** (mit Cr-Salzen Färbung gebendem) **Gewebe** finden sich noch als „versprengte Nebennierenkeime" in der Bauchhöhle **(Plexus solaris** und **längs der Bauchaorta).**

Die ***Hypophysis cerebri*** soll einen **pulsverlangsamenden und die Herztätigkeit verstärkenden** Stoff in die Blutbahn sezernieren. Ihre **Atrophie** soll gewissen Ernährungsstörungen der Extremitäten **(Akromegalie)** zugrunde liegen.

Der ***Diabetes nach Totalexstirpation des Pankreas*** ist auf eine **innere Sekretion** seitens desselben, resp. der als Langerhanssche Inseln bezeichneten Zellkomplexe zurückgeführt worden (den Zuckerverbrauch beschleunigender Körper), aber auch auf **nervöse Störungen.**

Innere Sekretionen kommen bestimmt den **Keimdrüsen** zu; siehe darüber: **Zeugung.**

§ 89.

Die im Blute gelösten Schlacken des Stoffwechsels werden ausgeschieden durch die paarigen als

Nieren

bekannten Drüsen. Bau: **Rinde** oder äußere **glomerulusreiche** Schicht, **mittlere** Schicht, sowie **Pyramiden,** deren **„Papillen“** in das **Nierenbecken** gehn, aus welchem der **Harnleiter** den Harn abführt.

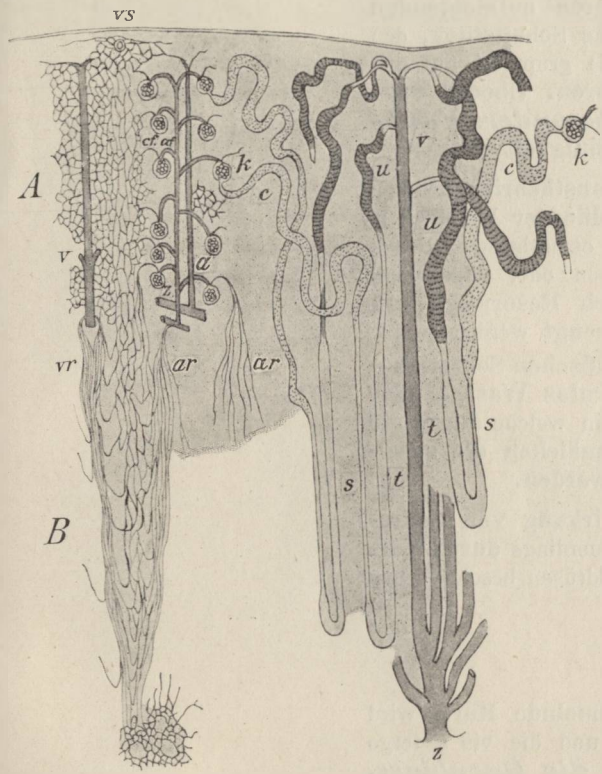


Fig. 73.

Bau der Niere, halbschematisch, links die Blutgefäße, rechts die Harnkanäle. — *A* Kapillarsystem der Rinde, *B* des Markes; *a* Arteria, *v* Vena interlobularis, *af* vas afferens, *ef* vas efferens des Glomerulus, *ar* Arteriolae und *vr* Venulae rectae; *vs* Beginn einer Vena stellata; *k* Bowmansche Kapsel; *c* gewundener Harnkanal; *s* absteigender, *t* aufsteigender Teil der Henleschen Schleife, *u* Schaltstück, *v* Sammelröhre, *z* Mündung auf die Papille.

Das **Kapillarsystem** der Nierenrinde ist **doppelt;** die Nierenarterie gibt Zweige ab, welche die **weiteren** Vasa **afferentia** zu den „Wundernetzen" der **Glomeruli** bilden, deren **engere** Vasa **efferentia (hoher Druck im Glomerulus!)** sich wieder, zusammen mit direkten Zweigen der Nierenarterie zu dem **die Harnkanälchen umspinnenden Kapillarnetz** verzweigen, dessen Blut die Nierenvene aufnimmt. Die **Flüssigkeit aus dem Lumen der Bowmanschen Kapsel, welche den Glomerulus umgibt,** gelangt weiter der Reihe nach in das **gewundene Harnkanälchen,** den **engeren absteigenden** und **weiteren aufsteigenden Schenkel** der **Henleschen Schleife,** das **Schaltstück,** den **geraden Harnkanal** und schließlich die gruppiert auf den Harnpapillen ausmündenden **Sammelröhren. Überall *verschiedenartiges Epithel, somit besondere Funktion,*** worüber indessen **noch keine Einigkeit** herrscht:

1. **„Physikalische" Harnsekretionstheorien** nehmen an, daß **in den Glomerulis** ein **„verdünnter Harn"** aus dem Blute durch Filtrations- oder osmotischen Druck (NB.: Beides schwer exakt zu beweisen oder widerlegen) **ausgepreßt** wird, welcher dann **durch Resorption von Wasser in den Harnkanälchen eingeengt** werden soll.

2. Die **„vitalen"** oder besser **spezifischen Sekretionstheorien** nehmen an, daß **im Glomerulus Wasser oder verdünnte Kochsalzlösung** durchtritt, in welche **durch die Epithelzellentätigkeit in den Harnkanälchen die spezifischen Harnbestandteile eingefügt werden.**

Daß **Zelltätigkeit unter der Wirkung von Sekretionsnervenfasern** im Spiele ist, ist neuerdings **durch Versuche** analog den oben bei den Speicheldrüsen beschriebenen **bewiesen.**

§ 90.

Der **im Nierenbecken sich sammelnde Harn** wird durch die **Peristaltik der Harnleiter** und die vis a tergo **(Sekretionsdruck) in das Reservoir, *die Harnblase,* gepreßt.** Die angeblich gegen Rückstrom schützende **ventilartige Wirkung der die Blasenwand schräg durchsetzenden Harnleitermündung erscheint** nach den häufigen Infektionen der Niere von der Blase aus **zweifelhaft.**

Die **Harnblase** ist für gewöhnlich **durch den Tonus ihres *Sphincter* (Ringmuskulatur des Collum,** beim Manne zum Teil **innerhalb der Prostata) geschlossen.** Unter der Empfindung ihrer vermehrten Wandspannung (Überschreitung von deren konstantem Wert) kann dieser **vermindert** und der **Inhalt durch Zusammenziehung der übrigen Blasenmuskulatur** (hintere-obere Längsmuskeln = Detrusor urinae) **in die Harnröhre und** (unter Mitwirkung der Mm. ischio- und bulbo-cavernosus beim Manne) **hinausgetrieben** werden.

§ 91.

Der normale *menschliche Harn*

ist eine **gelb** bis dunkelgelb gefärbte, meist **klar durchsichtige** Flüssigkeit von **aromatischem Geruch, bitterlichem Geschmack und *saurer* Reaktion auf Indikatoren.**

Seine ***Dichte*** schwankt **zwischen 1,010 und 1,030,** die genannten Extreme sind schon auf zu große Verdünnung resp. pathologische Beimengungen verdächtig.

Er kann **neutral,** auch **schwach alkalisch** und **leicht trübe** sein durch Gehalt an **kohlensaurem Kalk bei reichlich vegetabilischer Nahrung** (Pflanzenfresserharn trübe und alkalisch durch $CaCO_3$). **Diese Trübung** ebenso wie die **beim Erhitzen phosphatreichen Harns ohne Säurezusatz auftretende,** nicht mit Eiweiß zu verwechselnde Trübung, **lösen sich sofort bei Zusatz von Säure.**

Normaler Harn enthält nicht oder nur in schwer nachweisbaren Spuren die Vertreter der organischen Hauptnährstoffe resp. Körperbestandteile: ***kein Eiweiß, keinen Zucker, kein Fett.***

Die Dichte richtet sich natürlich je nach den physiologischen Bedingungen; **frühmorgens** und **nach den Mahlzeiten,** sowie **bei starkem Schwitzen konzentrierter, nach reichlichem Trinken verdünnter Harn.** Ebenso die ***Gesamttagesmenge,*** welche **für den Erwachsenen zu $1^1/_2$ Liter in 24 Stunden** angegeben wird.

Der **quantitative Hauptbestandteil** des Harns ist ***Wasser,***

außerdem unterscheiden wir:

1. ***Anorganische Bestandteile:***

Chloride, **als Chlornatrium** berechnet **rund 1 bis $1^1/_2$ %, somit in 24 Stunden 15 bis 22 Gramm (Chlorbilanz!).**

Sulfate und Phosphate in wechselnden Mengen, **zum Teil als saure Salze;** diese, **vor allem die „sauren Phosphate“** (Monometallphosphate) **geben dem Harn die saure Reaktion, *nicht* die Harnsäure, welche, resp. deren sauren Salze enorm schwerlöslich sind!**

Die zu diesen Mineralsäuren gehörigen **mineralischen Basen** werden **in wechselndem Verhältnis ausgeschieden,** je nachdem die Zufuhr von *Na*, *K*, *Ca* und *Mg* sich gestaltet. **Erst in neuer Zeit hat man begonnen, dem Mineralstoffwechsel und dessen Bilanzwerten mehr Aufmerksamkeit zuzuwenden.**

Ammoniak wird im Harn in geringer Menge, **meist unter 1 Gramm täglich** ausgeschieden.

2. ***Organische Bestandteile:***

Harnstoff **rund $1^1/_2$ bis $2^0/_0$, also in 24 Stunden 22 bis 30 Gramm.**

Harnsäure, **rund 0,08 bis $0{,}2^0/_0$.**

Die **Harnsäure** ist im Harn **gelöst** als ***Di-*Alkaliurat (neutrales** Natriumurat), welches die **Tendenz** hat, **sich mit saurem Phosphat** (siehe oben) **umzusetzen zu neutralem Phosphat und saurem Urat, welches [eventuell mit noch einem** (zweibasischen) **Molekül Harnsäure zusammen als** sog. **Quadriurat] schwer löslich ist,** in der Wärme noch leichter als in der Kälte, daher **beim Erkalten harnsäurereichen Harns ausfällt** und, **gefärbt durch Urochrom,** das rötliche ***Ziegelmehlsediment*** („Sedimentum lateritium") bildet. Harne z. B. von Fieberkranken, welche solches sehr reichlich abgesetzt haben, nennt man wohl **„hochgestellt". Geringe Mengen sauren Urats** bilden, in beigemischten **Schleim** gehüllt, die **„Nubecula".**

An weiteren stickstoffhaltigen Auswürflingen enthält der Harn geringe Mengen von **Hypoxanthin** und **Kreatinin,** eventuell von **Guanin** und einigen **Aminosäuren.**

Über Indol und Skatol siehe gleich weiter unten. Auch bei reiner Fleischkost enthält der Harn kleine Mengen **Hippursäure,** deren **viel** (als hippursaure Salze) **beim Pflanzenfresser,** der dafür **weniger Harnsäure** enthält, die aber **nie ganz fehlt.** Letztere **wiegt dagegen vor,** selbst bedeutend über den Harnstoff im **Vogelharn;** der Harn der **Amphibien, Reptilien und Wirbellosen** besteht **größtenteils aus ihr** (z. B. beim Schlangenharn in fast reiner Form).

Weitere ***aromatische Verbindungen*** sind **normaliter** beim Menschen auch **nur in geringen Mengen** vorhanden, nämlich **Indoxyl** und **Skatoxyl,** die im Stoffwechsel entstandenen **Oxydationsprodukte aus dem Darm resorbierten Indols und Skatols,** an Schwefelsäure gebunden.

Bei Verstärkung der Fäulnisvorgänge im Darm, dem Darmverschluß, **steigt die Menge** der im Harn enthaltenen Indoxylschwefelsäure (als **Harnindikan** bezeichnet mit der Jafféschen, bzw. Obermayerschen Probe nachweisbar). Bei gewissen Störungen enthält der Harn **Homogentisinsäure** und **Uroleuzinsäure** und dunkelt besonders bei Alkalizusatz an der Luft durch Bildung farbiger Oxydationsprodukte, wie Phenolharn (s. unten): **„Alkaptonurie".**

§ 92.

Was das ***Schicksal,*** abgesehen von den eigentlichen organischen und mineralischen Nährstoffen (siehe oben), ***in den Organismus eingebrachter chemischer Verbindungen*** betrifft, so ist zu unterscheiden:

1. **Sie werden vollständig oxydiert** (Alkohol); hierher gehören die meisten **organischen Säuren des Pflanzenkörpers:** Weinsäure, Zitronensäure usw. erscheinen als **Kohlensäure** an Alkali gebunden im Harn, der durch ihre Einnahme „weniger sauer" bzw. „stärker alkalisch" wird.

2. **Sie passieren den Körper unverändert,** wie es ja auch die **Halogene,** resp. **Haloidsalze** (Chlor- und Jod- und Bromalkalien) tun; so z. B. **Antipyrin ganz** und **Salizylsäure großenteils.**

3. **Benzolderivate** werden teils **auf höhere Oxydationsstufen gebracht,** z. B. Benzol zu Phenol, Phenol zu Hydrochinon oxydiert, jedenfalls werden sie **im Harn *gebunden* ausgeschieden,** d. h. als **Ätherschwefelsäuren** (z. B. Phenolätherschwefelsäure $C_6H_5OSO_2OH$, resp. Mono- und Dihydrochinonätherschwefelsäure) **resp. deren Salze** und als **gepaarte Glukuronsäuren** (Entgiftung durch Paarung). Hierher gehört auch die schon erwähnte Indoxyl- und Skatoxylschwefelsäure. **Von der Schwefelsäure des Harns** (im Stoffwechsel oxydierter Eiweißschwefel) ist daher **stets ein Teil „frei", ein Teil „gebunden",** das **Verhältnis beider** (a:b, Baumann) wird **durch Vermehrung der Darmfäulnis,** siehe oben, **sowie Intoxikation mit Aromaticis** verschoben: **Karbol-** und **Lysolvergiftung.** Bei letzteren **Dunkelfärbung des Harns,** eventuell **Nachdunkeln an der Luft** durch oxydative Bildung von „Chinonfarbstoffen".

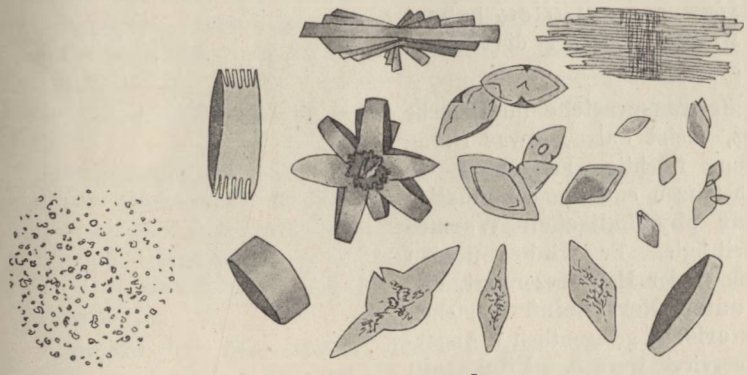
Der hauptsächliche normale **Farbstoff** des Harnes ist das in seiner Zusammensetzung und seinen chemischen Eigenschaften übrigens kaum untersuchte **Urochrom. Andere,** wie das Uroerythrin und das schon genannte Urobilin sind von **sekundärer Bedeutung.** Vom Alkaptonharn war schon die Rede. Schwarz gefärbte, **melaninhaltige** Harne kommen **pathologisch** bei Trägern von sog. melanotischen Geschwülsten vor. Die „Melanine" scheinen aus Eiweiß herzustammen.

§ 93.

Harnsedimente können sein:

1. Im **sauren** Harn: **Saures Natriumurat,** Ziegelmehlsediment, körnig, siehe oben; — **freie Harnsäure,** wie man sie besonders auch nach Zusatz von *HCl* und ein- bis zweitägigem Stehen erhält, meist stark gefärbt, verstümmelte Rhomben, Wetzsteine, Kamm- und Bartformen.

Beide **lösen sich in Lauge.**

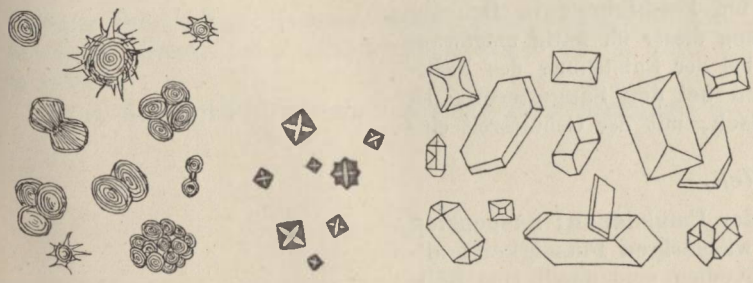


a Urat (Ziegelmehlsediment).

b Harnsäurekristalle (Kamm-, Bart und Wetzsteinformen).

Fig. 74.
Sedimente aus saurem Harn.

2. Im **alkalischen** Harn: **Kalk**phosphat und Karbonat, körnig, **in Säure löslich;** — **Ammoniumurat, „Keulen- und Morgensternformen"; Magnesiumammoniumphosphat** (Tripelphosphat); **„Sargdeckelkristalle".** Bei Oxalurie ferner **oxalsaurer Kalk** (in Essigsäure unlöslich!); **„Briefkuvertformen".**



a Harnsaurer Ammoniak.

b Oxalsaurer Kalk.

c Magnesium-Ammoniumphosphat.

Fig. 75.
Sedimente aus alkalischem Harn.

Außerdem natürlich alle hier nicht zu besprechenden **organisierten Gebilde** („Zylinder", Epithelien der Harnwege, Bakterien).

Harnsteine sind **meistens Uratsteine** oder **Kalk**karbonat- und -Phosphatsteine, **selten Xanthin-** oder **Zystin**steine.

§ 94.

***Exkrete* des menschlichen und Säugetierorganismus, die noch eine *Funktion zu erfüllen* haben,** sind der **Schweiß** und der **Hauttalg,** ferner die **Keimdrüsensekrete** und die **Milch.**

Der ***Schweiß*** ist eine **sehr wasserreiche** (nicht mehr als etwa 1% Trockensubstanz, meist Salze, etwas Harnstoff, sowie bei der Zersetzung flüchtige Fettsäuren — Schweißgeruch — bildende Substanzen enthaltende) Flüssigkeit, **deren Verdunstung zur physikalischen Wärmeregulierung** (siehe unten) beiträgt. Er wird von den **Schweißdrüsen** oder Knäueldrüsen der Haut sezerniert, die, wie experimentell erwiesen, **unter Nerveneinfluß** stehen und bei Hitzeeinwirkung **reflektorisch,** gelegentlich („Angstschweiß") auch **psychisch** innerviert werden. **Pilokarpin erregt, Atropin hemmt** die Schweißsekretion.

Die Haut wird **gegen Durchtränkung** mit **wässerigen** Flüssigkeiten **und Resorption** darin gelöster Körper, soweit sie nicht ätzend wirken, **geschützt** durch den **von den Talgdrüsen** (zusammengesetzt azinöse Drüsen, deren Ausführungsgänge in die Haarbälge münden), **sezernierten *Hauttalg.*** In **Fetten** oder **fettlösenden** Substanzen gelöste Arzneimittel **können** durch die Haut **resorbiert** werden **(Salben,** alkoholische Lösungen, Balsame).

Dem **Hauttalg analog** ist das **Sekret der Meibomschen Drüsen** der Augenlider und das **Ohrenschmalz.**

§ 95.

Ferner handelt es sich um **Fettbildung in Drüsenzellen** (ob gänzliche Ausstoßung dieser im fettig umgewandelten Zustande, ist streitig) bei der Entstehung des **Nährexkrets für die Nachkommen bei den Säugetieren,** der **von der Brustdrüse periodisch,** mit der Geburtszeit einsetzend, **gelieferten**

Milch.

Diese ist das **Prototyp der Emulsionen; Suspension von *Fettropfen* in einer wässerigen Flüssigkeit;** allmählich „aufrahmend". Die Tropfen sind durch eine Hülle aus dem „Emulgens" vor dem Zusammenfließen geschützt. Bei der Milch ist die „Haptogenmembran" vielleicht Kasein.

Sie wird zerstört bei der Isolierung des Milchfetts als **Butter;** das übrigbleibende **„Milchplasma“** heißt **Buttermilch.** In der **unreifen Milch** — **Colostrum** — finden sich statt der Fettropfen noch vielfach **fettröpfchenhaltige Drüsenzellen.**

Die **Frauenmilch** resp. **Kuhmilch enthalten:**

A. ***Organische Bestandteile:***

1. ***Eiweißkörper,*** bis 2 resp. 3 %, **Milchalbumin, Milchglobulin** und (besonders reichlich in der Kuhmilch)

Kasein. Dieses ist eine **Verbindung von Eiweiß und Paranuklein,** und zwar **gelöst durch Bindung an Kalzium** (Kalziumkasein), weshalb es wie Alkaliprotein **beim Kochen nicht gerinnt** (die Haut bilden das Albumin und Globulin).

Das Kasein läßt sich **ausfällen durch Säurezusatz,** eventuell **Milchsäure,** die sich unter Bakterienwirkung aus dem Milchzucker entwickelt: **Sauerwerden oder Dickwerden der Milch.** Das wässerige Filtrat heißt Serum lactis acidum. Das Kasein läßt sich **in Alkalien wieder lösen:** Natriumkasein.

Anders bei Einwirkung des als Lab (Chymosin, Rennin) **bezeichneten Enzyms** (ob identisch mit dem Pepsin oder nicht, ist umstritten): Hier wird das Kasein **umgewandelt in lösliches Parakasein und eine Laktoproteose;** das **erstere** wird **bei Gegenwart von Kalksalzen** in **unlösliches Parakasein** oder **Käsestoff** umgewandelt (Käsebereitung durch Kälbermagen); Oxalatzusatz verhindert die Labgerinnung der Milch: Analogie der Blutgerinnung. Das Filtrat (ausgepreßte Flüssigkeit) von der Labgerinnung heißt **Molke** (Serum lactis).

2. ***Kohlenhydrat:*** **Milchzucker,** Laktose, bis 6 resp. $4^1/_2$ %.

3. ***Fett,*** geringe Mengen Lezithin, Cholesterin und gelben **Farbstoff** (Lutein).

B. ***Anorganische Bestandteile***

— Salze **(bis** $^1/_2$ %**),** Kalzium, Kali, Natron, Chlor, Phosphorsäure, **Gase,** hauptsächlich Kohlensäure wie in der Lymphe.

Von den Keimdrüsensekreten siehe unter Zeugung.

§ 96.

Beim

Stoffwechsel

haben wir, wie früher ausgeführt, zu unterscheiden **Stoffwechselgleichgewicht, Wachstum** und **Schwund.** Alle drei Zustände können **wir am Körpergewicht des erwachsenen Menschen und Tieres** beobachten, **je nachdem die Ernährung „genügend", „ungenügend"** oder **„mehr als genügend"** ist. Der **äußerste Fall ungenügender** Nahrung ist das ***Hungern,*** **die Inanition.** In derselben wird die **Körpersubstanz aufgezehrt** und zwar **zuerst die Reservestoffe** Fett und Glykogen, danach auch das Körpereiweiß in gegen die Norm erhöhtem Maße. Der **Tod** tritt beim Warmblüter **eventuell erst nach 30 bis 40 Tagen ein** (menschliche Hungerexperimente); durch gleichzeitige Entziehung des Trinkwassers mit der Nahrung wird er etwas beschleunigt, indessen wird **in der letzten Zeit** des Hungerns die **Wasseraufnahme freiwillig eingestellt,** worin eine **Ersparungstendenz** zu sehen ist, da die Wiederausscheidung von Wasser mit vermehrter Zersetzung von Körpersubstanz Hand in Hand gehen würde. In der Tat **nimmt zuletzt die *N*-Ausfuhr stark ab.**

Reine Kohlenhydrat- oder reine Fettnahrung wirkt **wie ein verlangsamtes Verhungernlassen,** da das zerfallende **Körpereiweiß** durch die genannten Nährstoffe **nicht ersetzt werden kann.** Auch stickstoffhaltige eiweißähnliche Stoffe (Proteinoide) wie der Leim und Abbauprodukte des Eiweiß (Aminosäuren) scheinen Eiweiß **nicht** ersetzen zu können, obwohl **neuerdings positive** Angaben vorliegen und der Körper aus ihnen Eiweiß synthetisch bildet (siehe Verdauung und Resorption, insbesondere Wirkung des Erepsins im Darm).

§ 97.

Mit **Eiweiß allein** können **Fleischfresser,** deren Darm genügende Fleischmengen verdauen kann, **recht wohl erhalten** und zu kräftigster Muskeltätigkeit befähigt werden. Der **Bedarf richtet sich** dann **nach ihrem Körpergewicht;** wird **zu wenig** gegeben, so geben sie anfangs mehr Stickstoff ab, als sie aufnehmen, und **verlieren an Körpergewicht, bis diesem** die gereichte Eiweißnahrung **entspricht** und sie **auf „*N*-Gleichgewicht" angelangt** sind. Erhalten sie **mehr** Fleisch, als ihrem Körpergewicht entspricht, so **zersetzen sie anfangs mehr („Luxuskonsumption"),** jedoch in abnehmendem Maße, **bis sie soviel** an Eiweißbestand in ihrem Körper **zugenommen** haben, daß ihrem **nunmehrigen** Körpergewicht das gereichte Eiweiß **entspricht,** sie also **wieder auf „*N*-Gleichgewicht"** sind.

Der Mensch **kann nicht genügend Eiweiß verdauen, um davon allein sein Stoff- und Energiebedürfnis zu bestreiten;** er bedient sich **aus Eiweiß und Kohlenhydrat oder Eiweiß und Fett oder allen dreien zusammengesetzter Nahrung, entweder aus tierischen und pflanzlichen Stoffen „gemischter" oder rein pflanzlicher Nahrung.** Jedenfalls ***muß*** **dieselbe aber ein gewisses Quantum Eiweiß enthalten** — das sog. ***Erhaltungseiweiß*** —, dessen Wert **neuerdings** als **viel kleiner erkannt** wird, **als man früher annahm.** Soll *N*-Gleichgewicht herrschen, so wird **ebensoviel Eiweiß-*N* gereicht werden** müssen, **wie *N* in Harn und Fäzes ausgeschieden wird.** Nimmt man diesen *N* als entsprechend 30 bis 35 g Harnstoff in 24 Stunden an (siehe oben) und bedenkt, daß 60 g Harnstoff 28 g Stickstoff enthalten, so würden **14 bis 16 g *N*** ausgeschieden und bei stimmender **„*N*-Bilanz"** aufgenommen werden müssen, die in **etwa 100 g Eiweiß** enthalten sind. Die ***„Kost"*** (Tagesration) vieler Menschen (weibliche Arbeiter, Angehörige vegetarisch lebender Völker) enthält aber **entschieden weniger** und dieselben kommen damit aus. Anderseits brauchen **große und kräftige, schwer körperlich arbeitende Menschen** (Soldaten im Felde usw.) **oft viel mehr Eiweiß;** ihre *N*-Bilanz kann **selbst 20 g *N* weit überschreiten.** Jedenfalls ***muß*** **außer dem Erhaltungseiweiß noch *das Energiebedürfnis* durch verbrennbare Nährstoffe *gedeckt werden;*** diese **können** zum Teil (siehe oben) **Eiweiß sein** (Luxuskonsumption eventuell Fleischansatz, siehe oben), **sind aber gewöhnlich Kohlenhydrat und Fett; in bezug auf den Energiebedarf vertreten sich die drei Nährstoffe nach ihren Verbrennungswerten (*Isodynamiegesetz,*** siehe später). **Fett ist *teurer,*** **weshalb es bei den Reicheren vorwiegt, neben reichlichem Eiweiß, wogegen Ärmere neben weniger Eiweiß und Fett mehr von dem billigen Kohlenhydrat aufnehmen** werden.

§ 98.

Als ***Durchschnittskostmaß*** nehme man:

100 g Eiweiß	**60 g Fett**	**400 g Kohlenhydrat**
(50 bis 150)	(20 bis 80)	(300 bis 600)

Siehe vor allem später die Energiebilanz!

Das zu resorbierende (auszunützende, siehe unten) **Kohlenhydrat** muß **löslich** sein. **Beschwerung mit zuviel** unlöslichem **(Zellulose)** im Verhältnis zur Menge des löslichen sowie besonders des vorhandenen geringen Eiweiß- und Fettgehalts ist angesichts der Eigenschaften des menschlichen Darms der **Hauptnachteil der rein vegetarischen Kost** (ohne Milch, Eier, Butter usw.).

Von den einzelnen Posten des ***Mineralstoffwechsels*** (Chlor, Kalk, Eisen usw.) war schon gelegentlich die Rede, so daß seine **prinzipielle Wichtigkeit** (von der Osmose und dem Ionenaustausch im allgemeinen abgesehn) kaum mehr betont zu werden braucht: **Mit ausgelaugtem Fibrin gefütterte Fleischfresser sterben am „Salz-** (Mineral-) **hunger“.**

§ 99.

Die Kost muß **nicht nur quantitativ genügend und entsprechend „ausnützbar“** sein, d. h. das meiste resorbiert werden und ihre Menge nicht durch Zurückbleiben von zu viel unresorbiertem ungenügend werden, sie **muß auch „bekömmlich“ sein,** indem sie **nicht die Innervation der Verdauungswege und -Drüsen schädigende Stoffe** enthält, anderseits **nicht ohne genügende Reizwirkung** auf diese Innervation bleibt — **auch rein psychisch:** dazu gehört für die höhern Tiere und den Menschen die nötige **Abwechselung,** für letzteren im Kulturzustande die **„Aufmachung“,** vor allem aber die **Würzung,** erstens durch die **beim Kochen und Braten neu entstehenden** riechenden und schmeckenden **Stoffe,** dann aber auch durch die **zugesetzten *Gewürze.* Letztere sind teils gleichzeitig auch Nährstoffe (Kochsalz, Zucker), teils nur**

Genußmittel,

d. h. **nervenanregende Stoffe.** Als solche werden ferner **in Getränken auch andersgeartete,** vor allem **reizende** und **narkotische Stoffe** genommen; so das **Koffein in Kaffee und Thee,** der **Alkohol in den spirituösen Getränken. Letzterer** wird im Körper verbrannt, **ist** also **„Nahrungsstoff“,** aber **zugleich Gift,** welche Wirkung die ernährende weit überkompensiert und illusorisch macht. Hierher gehören auch das **Nikotin im Tabakrauch, Opium, Haschisch usw.**

VI. Tierische Wärme.

§ 100.

Die **Abgabe von Energie durch den Organismus,** als dessen Charakteristik seit alters die lebhafte, insbesondere lokomotorische **Bewegung** gilt, erfolgt **daneben** anscheinend stets noch **in Gestalt** von ***Wärme.*** Die Wärmeproduktion kann indessen relativ so gering sein und die Wärmeabgabe ihr derart entsprechen, daß die **Eigentemperatur des Organismus gar nicht** oder nur wenig **die Außentemperatur übersteigt, und mit ihr wechselt,** daher die Bezeichnung:

wechselwarme Tiere, **Poikilothermen,**
vulgo **Kaltblüter;**

bei anderen Tieren ist die Wärmeproduktion bedeutend und der **Organismus wärmer als die Umgebung,** und zwar **zeigt** er **unabhängig von dieser eine annähernd konstante Eigentemperatur,** daher die Bezeichnung:

gleichwarme Tiere, **Homoiothermen,**
vulgo **Warmblüter.**

Die

Eigentemperatur des Menschen

(gemessen mit einem — am besten **Maximum- — Thermometer)** — Achselhöhle, Rektum, Vagina, event. Harnstrahl — schwankt um rund 37 bis 37,5° +. Die ***normalen Tagesschwankungen*** zeigen eine Periodizität, derart, daß **frühmorgens ein Minimum, am Spätnachmittage ein Maximum** liegt; ob Umkehrung der Lebensgewohnheiten (bei Nacht wachen und tagsüber schlafen) den Typus ändert oder nicht, ist streitig. Von **physiologischen Bedingungen** bewirken die **Mahlzeiten** („Verdauungsarbeit"), **sowie Muskelanstrengungen** leichte **Steigerung.**

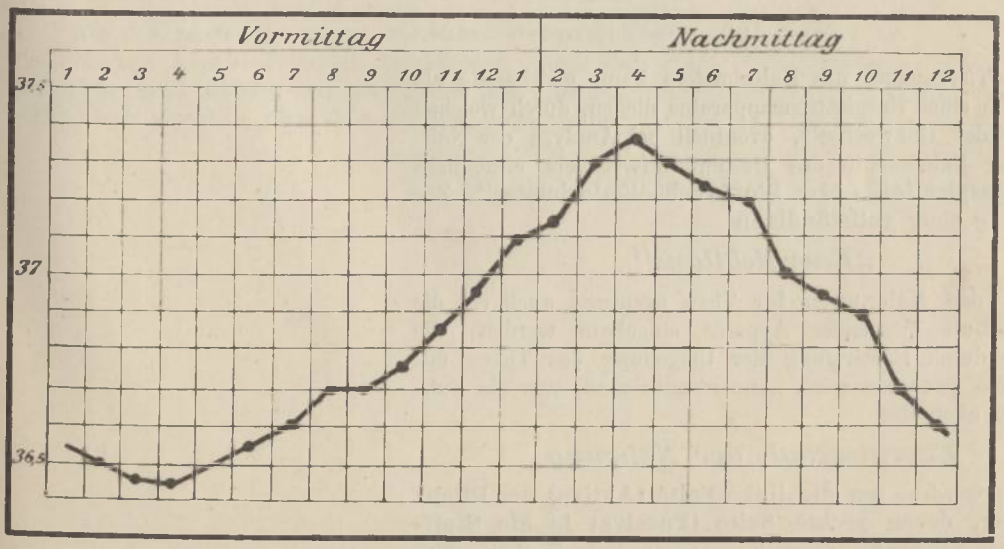


Fig. 76.

§ 101.

Bei solcher relativ bedeutenden **Konstanz der Temperatur** muß für einen längeren Zeitraum die **Wärmeabgabe** der

Produktion von Wärme

als solcher **entsprechen, diese** also für das Tier so gut wie für eine andere Wärmequelle (Flamme usw.) **durch** einen Meßapparat für Wärmemengen, **ein *Kalorimeter*, meßbar** sein. Dasselbe beruht bekanntlich auf dem **Prinzip der spezifischen Wärme** oder **Wärmekapazität** der Substanzen; als **Einheitssubstanz** gilt **das Wasser** und die **Einheit der Wärmemenge** oder **Kalorie** (kleine oder große) ist diejenige, welche die Einheitsmasse Wasser (Gramm oder Kilogramm) durchschnittlich um einen Grad wärmer macht ($^1/_{100}$ derjenigen, welche die Temperatur der betreffenden Wassermasse von 0^0 auf $+100^0$ bringt).

Man unterscheidet **für physiologische Zwecke Wasserkalorimeter** und **Luftkalorimeter,** die meist empirisch geaicht werden (durch Hineinbringen von Wärmequellen bekannter Abgabe), auch als **„Differentialapparate“** und **registrierend** eingerichtet werden.

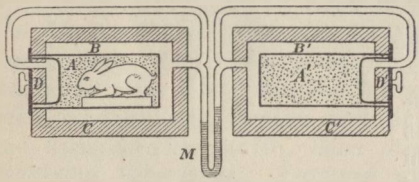


Fig. 77.
Differentialkalorimeter. *A* Tierraum, *A'* leerer Raum; *CC'* schlecht wärmeleitender Mantel, *DD'* Verschlußdeckel; *BB'* Luftraume, durch das Manometer *M* verbunden.

§ 102.

Die Tierkammer des Kalorimeters kann gleichzeitig als ebensolche eines Respirationsapparates dienen, durch welchen Messung des Gaswechsels, eventuell bei Analyse der Nahrung und Exkremente des Gesamtstoffwechsels ermöglicht wird: **„Respirations-** bzw. **Stoffwechselkalorimeter“.** Zur Gewinnung einer **vollständigen**

„Energiebilanz“

kann in das Kalorimeter für Tiere eventuell auch ein die **Muskelarbeit** messender Apparat eingebaut werden, die übrigens durch Erwärmung der Umgebung des Tieres mit als Wärme gemessen wird. Andererseits muß, wie die Substanz, so auch der

Energiegehalt der Nahrung

gemessen werden, **um die linke Seite (Aktiva) der Bilanz zu haben, deren rechte Seite (Passiva) ja die Stoff- und Energieabgabe** darstellt. Dieser Energiegehalt wird dargestellt durch die

Verbrennungswärme **der organischen Nährstoffe,** d. h. also die **Wärme, welche bei deren Oxydation zu Kohlensäure und Wasser frei wird** (die Verbrennungswärme von 1 g Wasserstoff beträgt 36, von 1 g reinem Kohlenstoff 8,8 große Kalorien); die Verbrennungswärme organischer Verbindungen (auf das „Grammmolekül" berechnet) ist kleiner als die Summe der Verbrennungswärmen der sie zusammensetzenden *C*- und *H*-Mengen, da die „Haftwärme der Atome" oder Verbindungswärme davon in Abzug zu bringen ist. Bei den **Nährstoffen** und **Nahrungsmitteln** ist zu bedenken, daß dieselben **nicht vollständig verbrannt** werden, insbesondere **bei den *N*-haltigen Eiweißkörpern in Harn und Fäzes *N*-haltige Verbindungen von noch relativ hoher Verbrennungswärme wie z. B. der Harnstoff erscheinen.** Die **Verbrennungswärme der Exkremente muß also von den kalorimetrisch** (wozu auch Eiskalorimeter dienen könnten, Prinzip die „Schmelzwärme", resp. Verdampfungskalorimeter, Prinzip die „Verdampfungswärme") **bestimmten „Bruttowärmen"** ***subtrahiert*** **werden,** um die ***„Nettowärmen"*** oder sog. **physiologischen Verbrennungswärmen** zu erhalten.

Letztere betragen im Durchschnitt:

für **Eiweiß** 4,1 große Kalorien pro Gramm,
für **Kohlenhydrat** ebensoviel,
für **Fett** 9,3—9,7 große Kalorien pro Gramm.

Eine bestimmte Menge Fett ist also mehr als dem doppelten Gewichte Eiweiß oder Kohlenhydrat **„isodynamisch"** usw., d. h. **die Nährstoffe können sich *in* nach Maßgabe obiger Ziffern in bezug auf Produktion von Wärme und Muskelarbeit „äquivalenten" *(„isodynamischen")* *Mengen* beliebig in der Kost *vertreten,* vorausgesetzt, daß das „Erhaltungseiweiß" gereicht wird.**

§ 103.

Die *Messung der Gesamtenergieabgabe* (Wärme und eventuell Arbeit als Wärme, siehe oben) **in Kalorien muß daher den energetischen** („kalorischen") ***Maßstab*** **abgeben *für die* zu fordernde *Kost.***

Für den Menschen kann die **Energieabgabe** ***in der Ruhe zu 2400*** (in pathologischen Starrezuständen eventuell weniger) **Kalorien** angenommen werden und steigt **bei Muskelarbeit** für jedes geleistete Meterkilogramm Arbeit um $^1/_{425}$ Kalorie, sowie eventuell dabei mehrproduzierte Wärme (siehe später) an, **bis zu** ***3000 Kalorien und darüber*** als **Gesamtdurchschnittswert für den erwachsenen Menschen.**

Da nun die **100 g Erhaltungseiweiß** (siehe oben) **410 Kalorien** darstellen, **so bleiben von den 3000 2590 Kalorien durch Fett oder Kohlenhydrat oder beides zu bestreiten;** es erhellt die schon erwähnte Tatsache, daß der Reservestoff **Fett** die als Energiespender **konzentrierteste,** daher auch **teuerste Nahrung** ist.

§ 104.

Von den erwähnten **2400 Kalorien,** welche in Form von **Wärme** abgegeben werden, kommt der **größte Teil auf die** ***von der Haut ausgestrahlte,*** **eventuell** unter Vermittlung von Sitz-, Liegeflächen usw. **abgeleitete Wärme;** der Rest fällt auf die **Erwärmung der Lungenluft,** der **Speisen** und **Getränke** (die Exspirationsluft und die Exkremente gehen körperwarm heraus), sowie auf die **Verdunstung von der Lunge und von der Haut aus.**

§ 105.

Diese sämtlichen Vorgänge der Wärmeabgabe dienen auch beim erwachsenen Menschen **ganz vorwiegend** der

„Regulierung der Körpertemperatur“,

wie man die **Gesamtheit der Vorgänge** nennt, durch **welche unsere Temperatur trotz der Schwankungen der Temperatur des umgebenden Mediums konstant und hoch erhalten** wird.

Man unterscheidet **Regulierung** durch Veränderung der **Wärmeproduktion** oder

chemische **Wärmeregulierung**

und solche durch Veränderung der **Wärmeabgabe** oder

physikalische **Wärmeregulierung.**

Die **erstere** wird bei unserem Klima kaum, wohl aber beim Wechsel zwischen **extremen Klimaten** merkbar: In **Polarländern** finden wir vergrößerten Bedarf an energiespendender Nahrung (**reichlicher Fettgenuß; Energiebilanz bei Nordpolexpeditionen bis weit über 5000 Kalorien** gefunden); in den **Tropen** ist das **Nahrungsbedürfnis vermindert.** Anderseits ist an die **unwillkürlich verstärkten Muskelbewegungen** (Zittern usw.) **in der Kälte,** an die **Schlaffheit** und Unlust zur Muskeltätigkeit **in der Hitze** zu erinnern, mit deren Vermehrung ja auch vermehrte Wärmeproduktion verbunden ist.

Die **chemische Wärmeregulierung**

ist im **Tierversuch** am Warmblüter kenntlich durch die schon erwähnten **Modifikationen des Gaswechsels: Steigerung bei Abkühlung, Verminderung bei Erwärmung** des das Tier einschließenden Raumes. **Kaltblüter** verhalten sich **umgekehrt;** ihr **Stoffwechsel** wird im allgemeinen, **wie jede chemische Reaktion** durch Temperatur**steigerung intensiver,** durch Temperatur**absinken weniger intensiv.** Indessen **entbehren** insbesondere die größeren Reptilien wohl **nicht ganz** regulierender Vorrichtungen im Sinne der

physikalischen Wärmeregulierung.

Dieselbe kann durch **Veränderung der Wärmestrahlung und Leitung von der Haut** insofern verändert werden, indem diese sich **mit einem mehr oder weniger schlechten Wärmeleiter bedeckt** in Gestalt des **Haar-** oder **Federkleids,** welches von den Tieren ja mit den Jahreszeiten gewechselt wird, insofern es im Winter dichter, im Sommer weniger dicht ist. Der Mensch ersetzt **das ihm in dieser Hinsicht fehlende durch die *Kleidung*** und, in weit höherem Maße als die Tiere durch geschlossene **Wohnräume** sowie deren **Heizung.**

Die Veränderung der Wärmeabgabe gegenüber plötzlichen und auf bestimmten Körperstellungen lokalisierten Temperatureinflüssen erfolgt durch die **Regulierung des Grades der *Füllung der Hautgefäße mit Blut,* welches ja das Vehikel der Wärme von den Stätten ihrer Produktion** (Muskeln und Drüsen) **an die Peripherie darstellt;** auf **Wärme**einfluß erfolgt reflektorische **Gefäßerweiterung,** damit vermehrtes Loswerden der Wärme und Verhinderung des Steigens der Eigentemperatur, — auf **Kälte**einfluß reflektorische **Gefäßverengerung** (auch Kontraktion der Arrectores pilorum usw. — Gänsehaut —), womit der Wärmeverlust eingeschränkt, somit dem Sinken der Eigentemperatur vorgebeugt wird.

§ 106.

Bei **großer Hitze**, sowie bei durch **Muskelanstrengung** stark vermehrter Wärmeproduktion wird das Loswerden der Wärme noch unterstützt durch ***Verdunstung*** auf der Haut, nämlich des dann reflektorisch von den **Schweißdrüsen** gelieferten Sekretes. Bei Tieren, welche **keine** Schweißdrüsen besitzen, tritt an die Stelle der Verdunstung des Schweißes **vermehrte Verdunstung von der Lunge** durch die früher besprochene beschleunigte und abgeflachte Atmung **(Wärmetachypnoe).**

Die **Wärmeregulierung** ist schon nach dem Gesagten **abhängig vom *Nervensystem;*** ja man hat von wärmeregulierenden Zentren im Gehirn gesprochen, — Stellen, deren experimentelle Läsion die Temperaturregulierung stört. Auf **Affektion** solcher **durch Toxine,** insbesondere bakterielle, führt man auch die ***fieberhaften* Temperatursteigerungen** zurück, bei denen sowohl die Wärmeproduktion, als auch die Wärmeabgabe beteiligt ist; der Mechanismus ist im einzelnen noch streitig.

Die Temperaturregulierung *versagt* gegenüber extremen Temperaturen. Bei **niedrigen** tritt Gefahr des **Erfrierens („Kältetod“,** nicht zu verwechseln mit der Zirkulationsstörung und Nekrose in einzelnen Körperteilen!) ein, sobald die Eigentemperatur bis einige $+20^0$ sinkt; **empfindlicher** ist die Modifikation **nach oben,** durch Wärmeansammlung im Organismus. **Erhöhung der Eigentemperatur auf $+40^0$** bis **41^0 ist gefährlich,** darüber hinaus absolut tödlich (Wärmestarre der Muskeln, physikalisch-chemische Veränderungen der Nervensubstanz). Ausnahmen beweisen die Regel. **„Tod durch Hitzschlag, Sonnenstich, Hyperpyrexie.“**

Im **Tierversuch** kann ein auf zirka $+20^0$ abgekühlter Warmblüter gerettet werden durch Wiedererwärmen, während ein auf $+43^0$ gebrachter unrettbar verloren ist.

§ 107.

Die ***Stätten der Wärmeproduktion*** sind die **Muskeln** und **großen Drüsen. Über der Leber** ist am nackten Menschen die **Haut wärmer als über der Lunge, über dem rechten Herzen wärmer als über dem linken** usw. **(„Temperaturtopographie.“)**

VII. Allgemeine Muskelphysiologie.

§ 108.

Die ***Motoren*** für die Bewegungen der **Organe** wie für die **Lokomotion des Gesamt**organismus sind die ***Muskeln.*** Nach ihrem **histologischen Bau** unterscheidet man bekanntlich die aus **quergestreiften** Muskel**fasern** aufgebauten **willkürlichen** Muskeln, die aus **„Muskelzellen“** zusammengesetzten **glatten, unwillkürlichen** oder **organischen** Muskeln, endlich den in mancher Hinsicht **zwischen beiden** stehenden, aus kürzeren, aber quergestreiften, trotzdem der Willkür so gut wie entzogenen Muskelzellen bestehenden **Herzmuskel,** dessen Elemente mit ihren **„Verbindungsbrücken“** ein sog. **„Syncytium“** bilden.

Die **Muskelelemente und damit der Gesamtmuskel geraten auf einen *„Reiz“* hin in Tätigkeit,** indem sie **sich *„zusammenziehen“*** oder **kontrahieren;** dabei werden sie **„kürzer“** und **„dicker“, ohne** jedoch, wie durch besondere Versuche sichergestellt ist, **ihr Volumen zu ändern.**

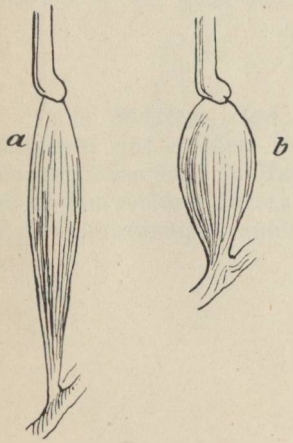


Fig. 78.
a erschlaffter (ruhender), *b* kontrahierter Muskel.

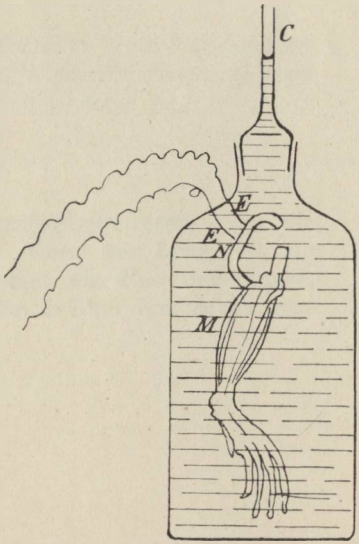


Fig. 79.
Der Froschschenkel *M* befindet sich in einem pyknometerartigen Glase voller Kochsalzwasser, derart, daß sein Nerv *N* den eingeschmolzenen Platin-Reizelektroden *EE* aufliegt. Bei der Kontraktion bleibt das Wasserniveau in der Kapillare *C* gleich hoch.

§ 109.

Als ***Muskelreize*** können die Muskelsubstanz direkt treffende **„künstliche“ Reize** wirken, nämlich **mechanische, chemische** und **elektrische;** der **natürliche** Muskelreiz indessen ist **der vom motorischen Nerven,** resp. dessen Endapparat („Zwischensubstanz“) aus den Nerven treffende, über dessen Natur wir nichts bestimmtes wissen.

Die **Verkürzung ist bedingt durch sich im Muskel entwickelnde *verkürzende* Kräfte. Sobald diese *aufhören* zu wirken,** redet man von ***Erschlaffung*** des Muskels, womit indessen **nicht aktive,** d. h. durch neue, der Verkürzungskraft entgegenwirkende Kräfte bedingte **Wiederverlängerung oder Streckung** verstanden ist, etwa wie die „Expansion“ oder Pseudopodienbildung von Amöben; vielmehr **wird der Eintritt in die frühere Form** beim Muskelelement **nur bis zu einem gewissen Grade durch die Elastizität des Sarkolemms** und Bindegewebes **gefördert,** für das ganze Organ aber durch die **Kontraktion und Elastizität der „Antagonisten“** im Leben hergestellt. Im **Versuch** kann bei der Erschlaffung die **Wiederverlängerung** des ausgeschnittenen Muskels erreicht werden, dadurch, daß man ihn vertikal aufhängt und er **durch sein eigenes, sowie ein** etwa **angehängtes Gewicht gedehnt** wird. Läßt man sein unteres Ende ferner an einem **„Schreibhebel“** angreifen, so kann man den **Betrag und zeitlichen Verlauf seiner Verkürzung graphisch verzeichnen:**

Myographie

(Helmholtz).

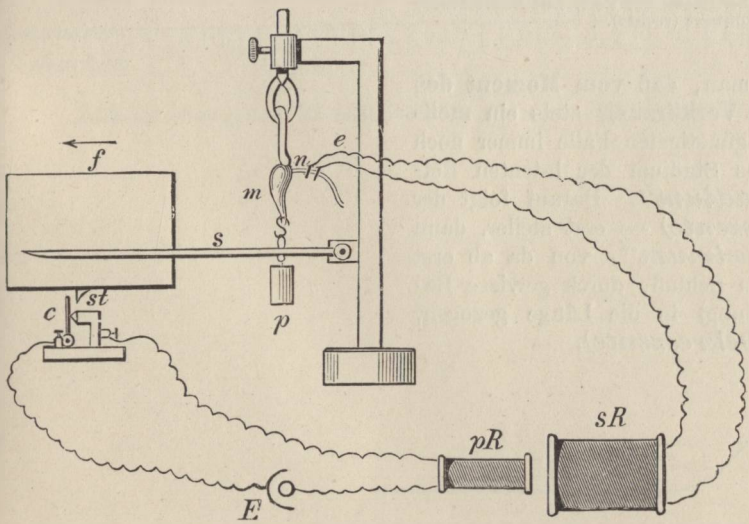


Fig. 80.

Schema eines Myographion. — Die Schreibfläche *f* öffnet bei Bewegung in der Pfeilrichtung mittels des Stiftes *st* den Kontakt *c*, so daß durch die Öffnung des von *E* gelieferten, durch die primäre Rolle gehenden Stromes in der sekundären Rolle *sR* ein Öffnungs-Induktionsschlag entsteht, welcher durch die Elektroden *e* dem Nerven *n* zugeführt wird und bewirkt, daß der Muskel *m* eine Zuckung ausführt, welche durch den Schreibhebel *s* auf *f* registriert wird.

§ 110.

Der **quergestreifte Muskel** tritt **auf einen kurz dauernden Reiz (z. B. einen elektrischen „Induktionsstrom“)** hin in **Verkürzung** ein, auf welche **alsbald die Erschlaffung** folgt, **das ganze** wird als

***„Zuckung“* des Muskels**

bezeichnet; die **„Zuckungskurve“** kann, wie oben angegeben, „myographisch“ verzeichnet werden, wobei man noch durch ein **„elektromagnetisches Reizsignal“** oder durch nochmalige langsame Verschiebung der den „Reizkontakt“ selbst öffnenden Schreibfläche den **„Reizmoment“** kann **aufschreiben lassen;** außerdem durch eine **Stimmgabel** oder ein durch eine solche angetriebenes Signal eine **„chronographische“** (d. h. Zeitteile, etwa fünfzigstel, hundertel oder zweihundertel Sekunden angebende) **Kurve.**

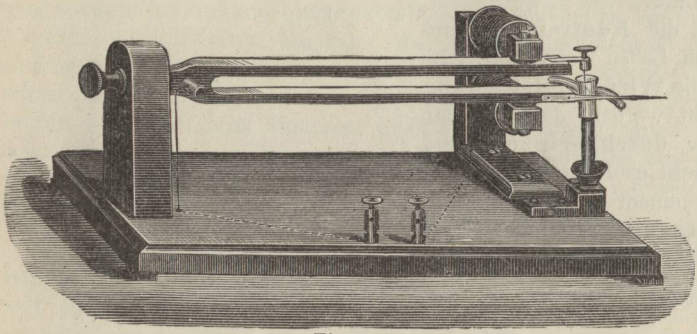


Fig. 81.
Elektromagnetische Stimmgabel zum Schreiben der Zeit, mit Schreibfeder und Quecksilberkontakt (rechts).

Auf diese Weise erkennt man, daß **vom Moment des Reizes bis zum Beginn der Verkürzung** stets ein **meßbarer Zeitraum** vergeht (im günstigsten Falle immer noch mehr als 0,002 Sekunden), das Stadium der latenten Reizung oder kurz ***„Latenzstadium“***. Darauf folgt der **ansteigende Schenkel *(Kreszente)*** — erst steiler, dann weniger steil, bis zum ***„Maximum“***, von da ab erst minder steil, dann steiler, zum Schluß, durch gewisse Bedingungen (Abkühlung, Ermüdung) in die Länge gezogen, der **absteigende Schenkel *(Dekreszente).***

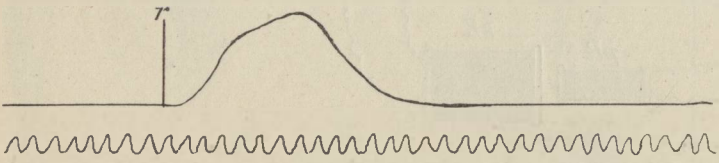


Fig. 82.
Zuckungskurve des Froschgastroknemius. — *r* Reizmoment. Unten chronographische Kurve, jede Zacke = $^1/_{100}$ Sekunde.

Die **Dauer** dieser Einzelabschnitte ebenso wie der ganzen Zuckungskurve hängt vor allem ab von der **Art des Tieres: Warmblütermuskeln** „zucken **schneller**“ **als Kaltblütermuskeln, Froschmuskeln schneller als Kröten- und Schildkrötenmuskeln.** Aber **bei der nämlichen Tierart** und **in einem und demselben Muskel** gibt es **verschiedene Arten von Muskelfasern: blasse,** sarkoplasmaarme, **schnell**zuckende, und trübe, **rote,** sarkoplasmareiche, **träg**zuckende Fasern. Aus der Zusammensetzung der Muskeln aus verschiedenen Faserarten, ja verschiedenen „Substanzen“ hat man neuerdings allerlei Details der Zuckungsform, der insonderheit elektrischen Erregbarkeitsverhältnisse, speziell auch in pathologischen Zuständen zu erklären versucht.

Der **glatte** Muskel zieht sich **viel träger** zusammen, als der quergestreifte, so daß man kaum von einer Zuckung reden kann. Von seinen Erregbarkeitsverhältnissen wird noch die Rede sein. Der **Herzmuskel** nimmt etwa die **Mitte** zwischen quergestreiftem und glattem Muskel ein. Die **„Systole“** des Herzens wird **einer „Zuckung“ seiner Muskelelemente gleichgesetzt,** kann auch durch Einzelreiz wie eine solche hervorgerufen werden.

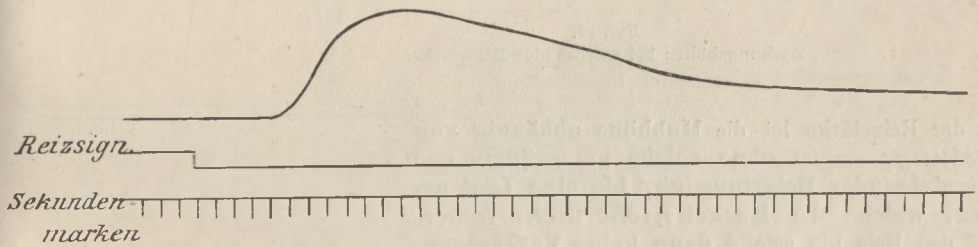


Fig. 83.
„Zuckung“ eines glatten Muskelstreifens (Froschmagen) auf eineu Einzelinduktionsschlag.

Während aber beim Herzen die Systole, wenn sie überhaupt erfolgt, stets ihre volle Größe hat (Alles- oder Nichts-Gesetz), ist die ***Zuckungshöhe*** („Hubhöhe") beim quergestreiften Muskel bei gleichbleibender (z. B. ganz fehlender) Belastung ***von der Reizstärke abhängig.*** Das heißt, man findet **stets eine Reizstärke** (großer „Rollenabstand" am Schlitteninduktorium), **bei welcher noch keine, resp.** eine **ebenmerkliche Zusammenziehung** des Muskels **stattfindet:**

„Reizschwelle" **(limen excitationis); bei weiter steigender Reizstärke nimmt auch die Hubhöhe zu bis** zu einem ***„Maximum"***. Darüber hinaus kann man den **Reiz steigern, ohne daß die Hubhöhe weiter zunimmt;** sog. supramaximale Reize.

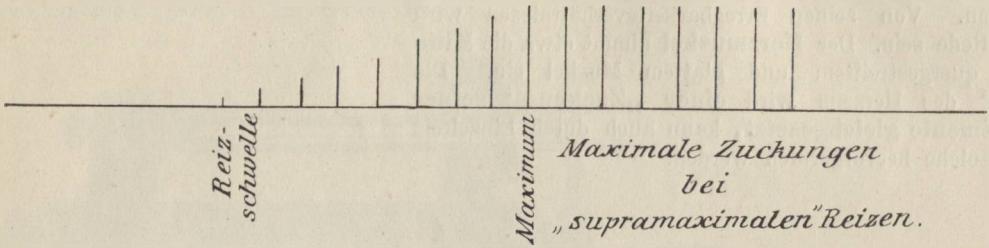


Fig. 84.
Zuckungshöhen bei wachsender Reizstärke.

Außer der Reizstärke ist die **Hubhöhe abhängig von der *Belastung;*** sie ist **ohne solche am größten** und **nimmt mit steigender Belastung ab, bis eine Last erreicht wird, welche der Muskel *nicht mehr heben* kann.** Auf den Reiz hin erfolgt **dann keine Verkürzung,** sondern **nur eine Vermehrung der Spannung,** welche zunimmt bis zu einem Maximum, um dann wieder abzunehmen.

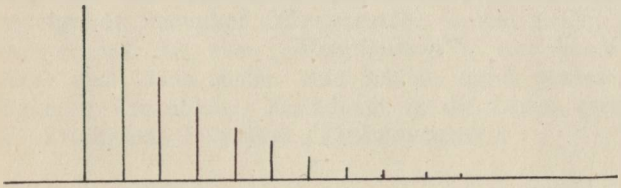
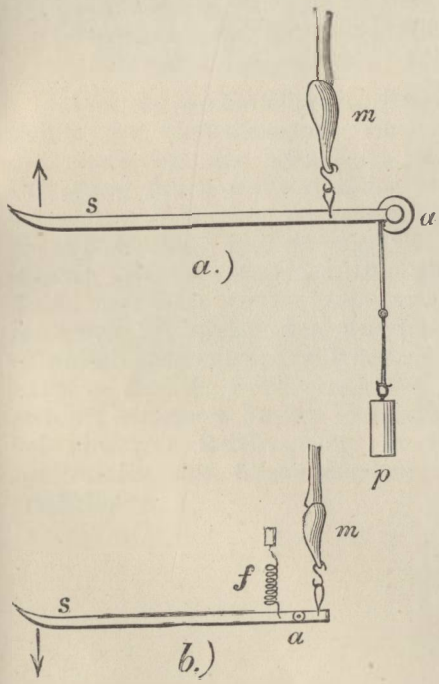


Fig. 85.
Abnehmende Zuckungshöhen bei wachsender Belastung.

Der **Verlauf der Spannungsänderung** bei einer solchen Zuckung **mit verhinderter Verkürzung** oder „isometrischen" Muskelzuckung läßt sich **verzeichnen,** indem man den Muskel **an einer recht kräftigen Feder ziehen** läßt, deren nur geringe Verbiegung durch den Schreibhebel stark vergrößert dargestellt wird: ***„isometrische" Myographie;*** das Gegenstück dazu, nämlich **Längenänderung bei gleichbleibender Spannung** läßt sich auch nur annähernd erreichen, indem man den **Muskel an einer schwachen Feder ziehen** läßt oder das **Gewicht unter Zwischenschaltung eines Gummifadens** anhängt, und zwar, um Schleuderung zu vermeiden, nicht direkt unter den Muskel, sondern **an einen um die Achse des Hebels geschlungenen Faden,** also einen viel kleineren Hebelarm: ***„isotonische Myographie".*** Der **Herzmuskel** arbeitet während der **„Anspannungszeit"** unter wachsender Spannung, mit sehr gehinderter Verkürzung, also **annähernd isometrisch,** während der **Austreibungszeit annähernd isotonisch.**



a.) Isotonische Myographie: Indem der Muskel *m* an dem Schreibhebel *s* zieht, hebt er das Gewicht *p*, welches ihm eine konstante Spannung erteilt, indem es durch einen um die Achse *a* geschlungenen Faden (der zum Teil elastisch ist) an einem kurzen Hebelarm wirkt.

b.) Isometrische Myographie: Der Muskel *m* zieht an einem sehr kurzen Hebelarm und dehnt die ebenfalls nahe der Achse *a* angreifende Feder *f* nur wenig; es ist der Ausschlag des Hebels *s* dem der Spannungsänderung entsprechend.

Fig. 86.

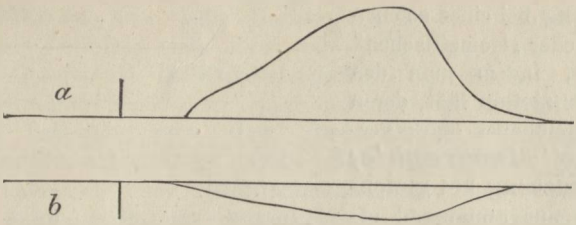


Fig. 87.
Mit den Vorrichtungen Fig. 86 gleichzeitig aufgenommen: *a* isotonische, *b* isometrische Zuckungskurve des Froschgastroknemius.

§ 111.

Summation und Tetanus.

Die **quergestreiften Muskeln machen unter *physiologischen* Bedingungen *nie einzelne Zuckungen*; ihre Zusammenziehung ist stets von längerer Dauer, so wie sie durch *Aufeinanderfolgen mehrerer Reize* zustande kommt.** Fällt ein **zweiter Reiz** (z. B. Induktionsschlag) **in den Verlauf der durch einen ersten erzeugten Zuckung,** so entspricht ihm eine auf den jeweiligen Kontraktionszustand des ersteren **sich** gewissermaßen aufsetzende **(superponierende) Zuckung.**

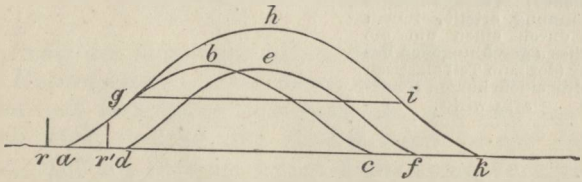
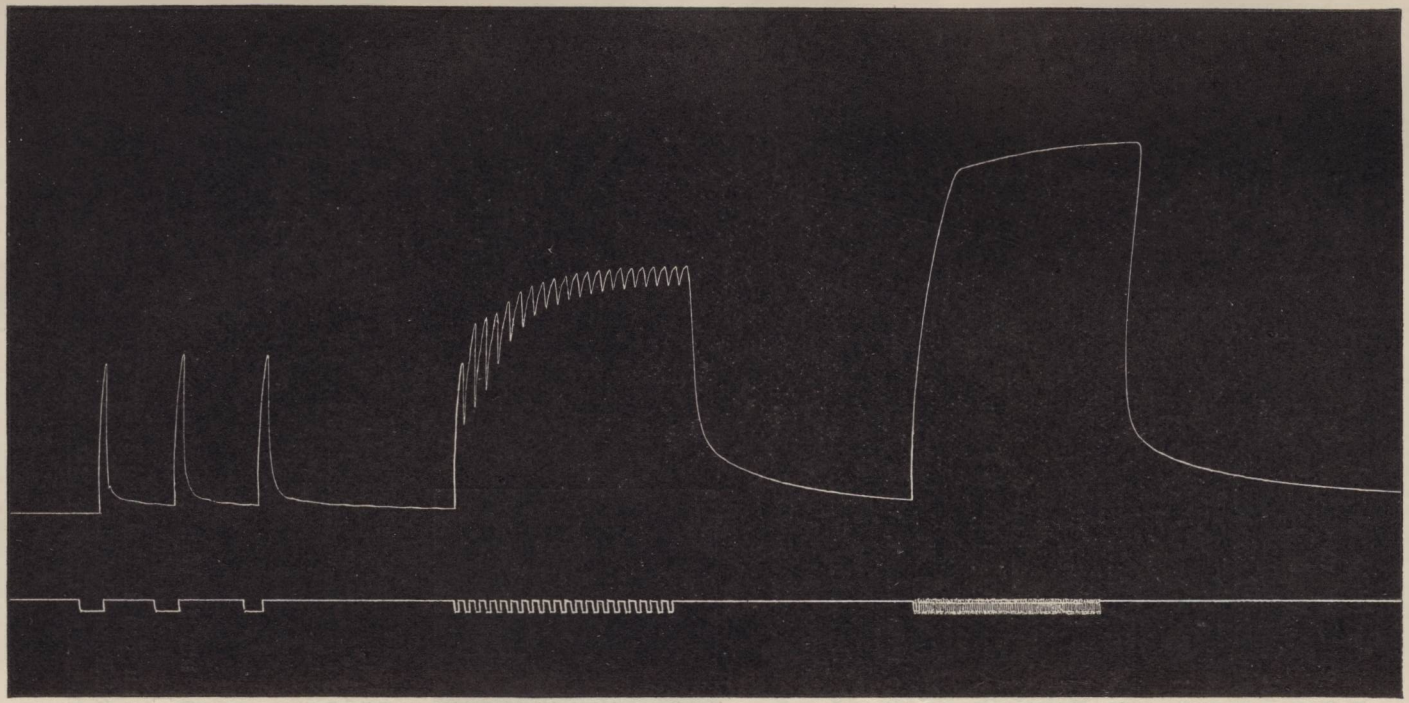


Fig. 88.
Der Reiz *r* würde für sich allein die Zuckung *abc*, der Reiz *r'* diejenige *def* hervorrufen. Letztere superponiert sich auf erstere in *ghi*, so daß beide aufeinander folgende Reize die Summationszuckung *ahk* hervorrufen.

Solche *„Summation“* von Zuckungen findet **auch auf weitere Reize,** natürlich mit abnehmendem Höhenzuwachs statt, und **bei größeren Reizreihen tritt ein Zustand der Verkürzung ein,** welcher **bei geringerer Reizfrequenz** dieser „isochronisch“ **hin- und heroszilliert** — ***„unvollkommener Tetanus“*** mit Zacken —, **bei größerer Reizfrequenz** dagegen den **Eindruck einer gleichmäßigen Dauerkontraktion** macht: ***„vollkommener Tetanus“;*** daß hier **trotzdem ein *diskontinuierlicher oszillierender Vorgang*** statthat, **läßt sich erweisen:**

1. Durch die von sehr feinen dem Muskel angelegten Plättchen oder Federn **direkt verzeichneten Schwingungen;**
2. akustisch durch das **„Muskelgeräusch“** oder den **Muskelton,** dessen Schwingungszahl der (künstlichen) Reizfrequenz entspricht, solange diese in mittleren Grenzen sich hält;
3. durch die **Diskontinuität** der an dem „tetanisch“ kontrahierten Muskel nachweisbaren **elektrischen Potentialänderungen,** resp. durch die hervorgerufenen „sekundären Kontraktionen“ (siehe später).

Auch die ***natürlichen,*** **physiologischen Kontraktionen der Skelettmuskeln sind *stets „tetanisch“,*** d. h. **auch bei der schnellsten und kürzestdauernden Bewegung durch mehrere Reize bedingt.** Die **Frequenz,** mit welcher diese vom Zentralorgan durch die motorischen Nervenfasern den Muskeln zugeführt werden, ist ziemlich **streitig** (für den Menschen **10—80** angegeben); mit der Frage nach ihrer Größe hängt auch diejenige zusammen, **inwieweit die Reize den einzelnen Muskelfasern synchronisch oder nicht zufließen,** was jedenfalls für verschiedene Muskeln etwas verschieden sich verhält. **Abwechseln der einzelnen Fasern** im Kontraktionszustande **würde bei niedriger Reizfrequenz** eine **ziemlich gleichmäßige Kontraktion des Gesamtmuskels** in ökonomischer Weise **ermöglichen.**



Einzelzuckungen. Unvollkommener Tetanus. Vollkommener Tetanus.

Fig. 89.
(Nach Verworn.)

§ 112.

Die **Arbeitsleistung** des Muskels (siehe unten), der eine Last hebt, kann durch Tetanisierung weit über diejenige bei einfacher Zuckung gesteigert werden; **mit steigender Belastung wächst** sie erst **und nimmt dann bis Null ab, wenn der Muskel die Last nicht mehr heben kann.** Dieses Verhalten kann **zur Ermittlung seiner „Verkürzungskraft“** verwendet werden; dabei darf **nicht vergessen werden, daß**

der Muskel „elastisch“ ist,

d. h. bei Formänderung durch äußere Kräfte, nach deren Aufhören die ursprüngliche Gestalt wieder anzunehmen trachtet, indem während der Deformation ein Teil der angewendeten Energie in ihm aufgespeichert wurde, die er dann wieder freigibt.

Charakteristisch für sein elastisches Verhalten ist die ***„Dehnungskurve“***, welche man erhält, wenn man **seine Länge bei allmählich zunehmender Belastung verzeichnet;** tut man das gleiche bei allmählicher Entlastung, so erhält man die **„Entlastungskurve“**, welche mit ersterer **nicht identisch** ist **(elastische Nachwirkung!).**

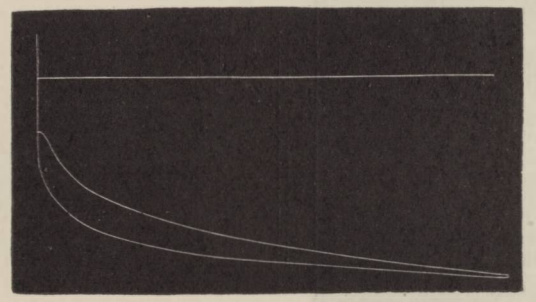


Fig. 90.
Oben Abzissenachse, entspricht der natürlichen Länge eines Muskels. In der Mitte Dehnungskurve, von links nach rechts durch allmählich zunehmende Belastung geschrieben. Unten Entlastungskurve, von rechts nach links geschrieben, indem die Belastung allmählich wieder vermindert wurde. Nach Tigerstedt.

§ 113.

Beide Kurven lassen sich nicht nur für den ruhenden, sondern **auch für den tätigen Muskel** gewinnen. Hängt man ein Gewicht ohne weiteres an den Muskel und reizt ihn, so äußern sich gleichzeitig Verkürzungs- und **elastische** Kraft; **um letztere bei der Kraftmessung auszuschließen,**

muß man die Dehnung des Muskels durch **die Last** ausschließen, indem man diese **unterstützt, derartig, daß der nichtgereizte Muskel auch nicht gedehnt wird; das größte Gewicht, welches der maximal tetanisierte Muskel in diesem Falle von der Unterlage noch *eben grade abheben* kann, mißt seine *„absolute Kraft“*.**

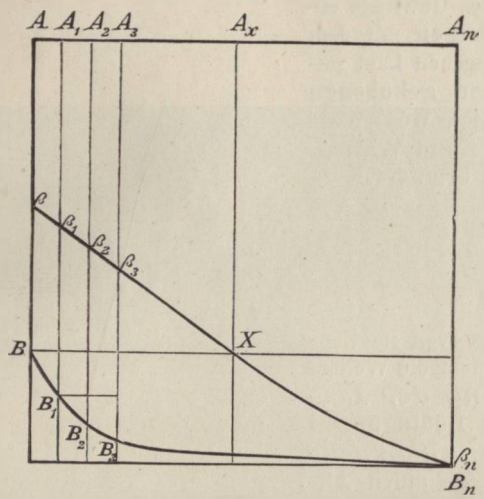


Fig. 91.

Dehnungskurven des ruhenden und tätigen Muskels. — AB ist die natürliche Länge eines ruhenden Muskels; derselbe wird durch gleiche Gewichtszuwachse AA_1, AA_2, AA_3 . . . bis auf die Längen A_1B_1, A_2B_2, A_3B_3 . . . A_nB_n gedehnt. $A\beta$, $A_1\beta_1$ usw. bis $A_n\beta_n$ sind die entsprechenden Längen des tetanisierten Muskels. BX ist die „absolute Kraft“.

Beim **Vergleiche verschiedener Muskeln** muß diese **auf die Einheit** des Querschnitts bezogen werden, und zwar auf diejenige des **physiologischen Querschnitts,** welcher **senkrecht zur Faserrichtung** gelegt gedacht ist, nicht senkrecht zur Verbindungsgrade zwischen Ursprung und Ansatz — wichtig für unregelmäßig gebaute Muskeln —, denn die **Kraft hängt** natürlich **von der Faserzahl** ab. Sie kann selbst bei kleinen Muskeln (Froschgastroknemius, menschliche Kaumuskeln) verhältnismäßig **sehr bedeutend** sein.

§ 114.

Der Muskel leistet *mechanische Arbeit*

= **Hubhöhe** × **gehobenes Gewicht** $p \times h$ während der Zusammenziehung, die **im myographischen Versuch bei der Erschlaffung** durch die an dem wiederausdehnenden Gewicht wirkende Schwerkraft wieder **annulliert,** d. h. in Wärme verwandelt wird. Durch geeignete **Sperrvorrichtungen** läßt sich aber Immer-höherheben eines Gewichts erreichen, wie es beim **Berg-** oder **Treppensteigen** mit dem Gewichte des eignen Körpers oder einer getragenen Last geschieht. **Während des Hochhaltens einer gehobenen Last** wird **keine mechanische** Arbeit geleistet, **wohl aber** (siehe unten) findet dabei **chemischer Umsatz und Wärmebildung** statt, weshalb das **„Halten" auch ermüdet.**

§ 115.

Unter ***„Ermüdung"***

versteht man **subjektiv** ein durch sensible Nerven im Zentralorgan hervorgerufenes **Unlustgefühl,** welchem die Weiterarbeit widerstrebt, **objektiv *Verminderung der Leistungsfähigkeit* unter sonst gleichen Bedingungen *infolge der länger dauernden Inanspruchnahme.*** Dieselbe äußert sich beim **Muskel** durch **Absinken der Hubhöhe** bei gleichbleibender Reizstärke und Belastung bei langen Reihen von Zuckungen oder länger dauerndem Tetanus. Gleichzeitig wird die **Zuckungsdauer** (siehe oben) **verlängert,** woran besonders die Dekreszente, jedoch merklich auch die Kreszente beteiligt ist. Dieser Erscheinung liegt eine **Verzögerung im Ablauf sowohl der Kontraktions- als auch der Erschlaffungsprozesse** zugrunde, welche **normal interferieren;** d. h. die ersteren sind noch lange nicht abgelaufen, wenn die letzteren beginnen. Auf der Verzögerung im Eintritt der letzteren beruht die dem Abfall der Ermüdungsreihe vorangehende sog. **Treppe,** d. h. **anfängliche Zunahme der Hubhöhe.**

Die objektive Ermüdung **endigt mit aufgehobener Leistungsfähigkeit *(Erschöpfung)***; aus der Erschlaffungsverzögerung kann ein **dauernder Verkürzungsrückstand** werden. Dieser **schwindet** indessen und es stellt sich **wieder (größere) Hubhöhe** ein, wenn dem sehr ermüdeten resp. ganz erschöpften Muskel **reizfreie Pausen** gewährt werden:

„Erholung".

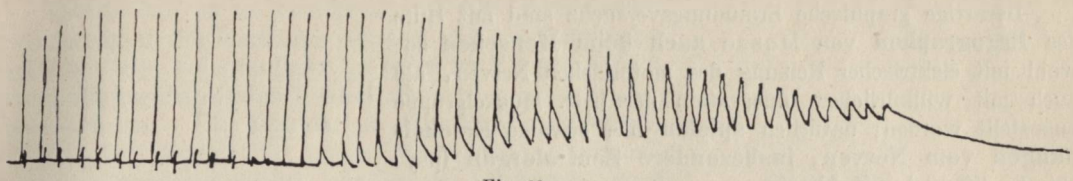


Fig. 92.
Ermüdungskurve eines Froschmuskels, zeigt schematisch (in etwas gedrängtem Ablauf): Treppe, Ermüdung, Verkürzungsrückstand und Erschöpfung.

Fig. 93.
Gruppen von Muskelzuckungen des Froschgastroknemius bei (von unten nach oben) zunehmender Ermüdung. Zwischen den Gruppen wurde oft gereizt, aber nicht geschrieben. Man beachte die Verlängerung des zeitlichen Ablaufs. Nach Rollet, resp. Tigerstedt.

Derartige graphische Ermüdungsversuche sind mit Hilfe des **Ergographen** von Mosso **auch beim Menschen** sowohl mit elektrischer Reizung des motorischen Nerven, als auch mit willkürlicher Innervation der betr. Muskelgruppe angestellt worden; natürlich **spielen** hier etwaige **Erscheinungen vom Nerven, insbesondere Zentralorgan** (psychische Effekte) **mit hinein.**

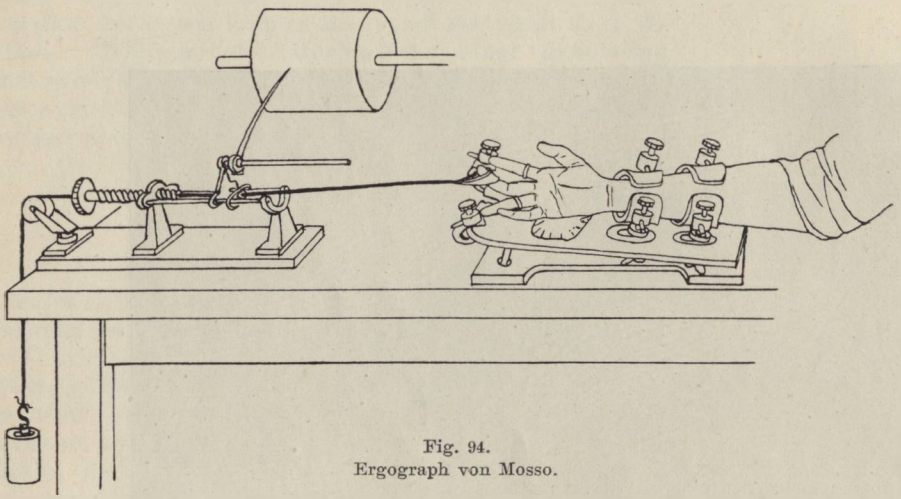


Fig. 94.
Ergograph von Mosso.

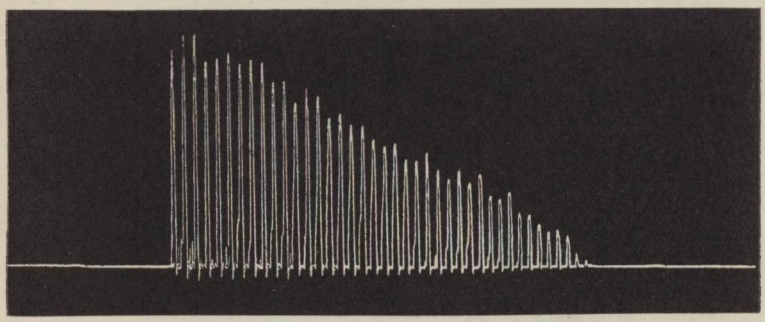


Fig. 95.
Ermüdungskurve des Menschen, mit dem Ergographen geschrieben.
Nach Verworn.

Insbesondere ist zu erwähnen, daß **alle Ermüdungserscheinungen** viel langsamer eintreten und die **Erholungsmöglichkeit viel vollständiger** ist **beim im Körper befindlichen, blutdurchströmten Muskel,** als beim ausgeschnittenen (Frosch-)Muskel. Die **Zirkulation schafft** eben nicht nur stets **frisches Material** für den der Muskeltätigkeit zugrunde liegenden Chemismus herbei, sondern sie **schwemmt auch die Schlacken weg,** auf deren Gegenwart man die Ermüdungserscheinungen zurückführt: ***Ermüdungsstoffe,*** „Autonarkose".

§ 116.

Daß die **Muskelsubstanz als solche *„direkt"* reizbar** ist, wird bewiesen durch die Fähigkeit nervenloser Muskelteile, auf einen nur sie treffenden Reiz hin sich zusammenzuziehen, sowie durch die „direkte Erregbarkeit" des Muskels nach **Lähmung der motorischen Nervenendapparate durch das Pfeilgift *Curare.*** Daß dieses (in nicht zu großen Dosen) wirklich **nur die intramuskulären Nervenenden lähmt,** wird bewiesen durch den **„Unterbindungsversuch":** Man unterbindet an dem einen Bein eines Frosches die Schenkelarterie sowie die übrigen Weichteile en bloc mit Ausnahme des N. ischiadicus, so daß nur der Unterschenkel von der Blutversorgung ausgeschlossen wird, und injiziert Curare in einen Lymphsack. Wenn Bewegungslosigkeit eingetreten ist, konstatiert man, daß der abgebundene Unterschenkel reflektorisch (auf Hautreize) sowie bei Anlegung der Elektroden noch Bewegungen ausführt, der andere dagegen nur bei direkter Anlegung derselben an die Muskeln; da also die letzteren nicht gelähmt sind, der Nervenstamm, trotzdem er von den zentralen Ästen der unterbundenen Schenkelarterie aus Gift erhielt, gleichfalls noch reagiert, so bleibt nur die intramuskuläre Endigung als Angriffspunkt des Giftes übrig, vor dem man sie an dem unterbundenen Bein geschützt hat.

Verwendet man das Curare zur **Immobilisierung von Warmblütern** (neben einem Narkotikum zur Lähmung des Bewußtseins!), so muß **künstliche Atmung an die Stelle der gelähmten natürlichen** treten.

§ 117.

Von den eingangs erwähnten verschiedenen Reizarten ist die

elektrische Reizung

besonders bemerkenswert.

1. Allgemeines Erregungsgesetz.

Für den quergestreiften Muskel knüpft sich der Eintritt einer **Zuckung** des Gesamtmuskels an die Strom**schwankung,** — Schließung und Öffnung eines konstanten Stromes oder **„Induktionsschlag“,** auftretend im sekundären Kreise eines **Induktoriums** bei Schließung (Verstärkung) resp. Öffnung (Schwächung) des primären Stromes (der Schließungsschlag ist dem primären entgegengesetzt, der **Öffnungsschlag** ihm gleichgerichtet, letzterer **steiler verlaufend und ein höheres Maximum erreichend** als der durch den im primären Kreise selbst entstehenden Extrastrom geschwächte Schließungsschlag, daher physiologisch wirksamer):

Während des Fließens eines Stromes durch den **Muskel** hat man **nur lokale Wirkungen.**

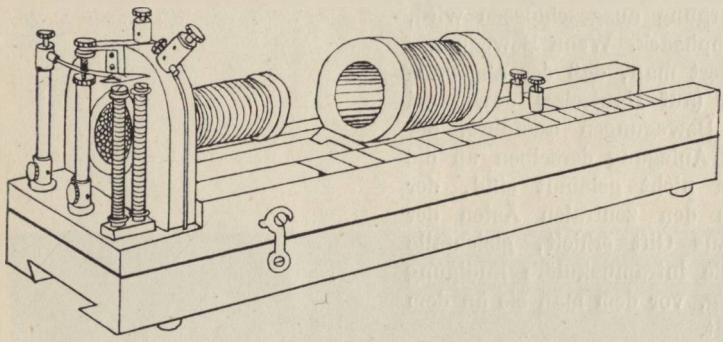


Fig. 96.
Schlitteninduktorium von du Bois-Reymond.

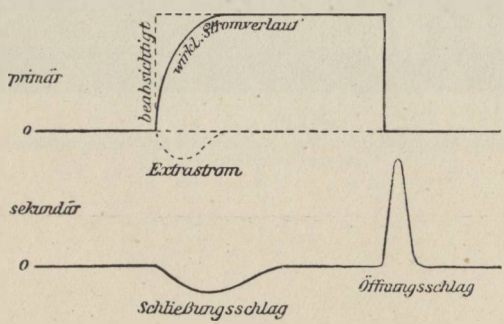


Fig. 97.
Zeitlicher Verlauf der elektrischen Induktion.

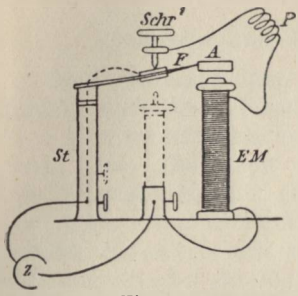


Fig. 98.

Anordnung des Wagnerschen Hammers am Schlitteninduktorium in gewöhnlicher Weise: Wie bei jeder elektrischen Klingel läuft der Strom vom Element (Kohlepol) durch Säule *St*, Feder *F*, Kontaktplatte und Schraube *Schr*[1] zur primären Rolle *P*, zum Elektromagnet *EM* und zum Zinkpol des Elements zurück.

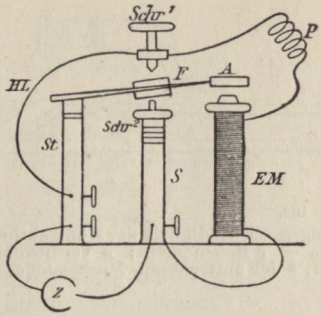


Fig. 99.

Anordnung des Wagnerschen Hammers nach Helmholtz. Der Strom geht durch die Hilfsleitung *HL* direkt zur primären Rolle *P*, von da zum Elektromagneten *EM* und zum Zinkpol zurück. Zieht nun *EM* den Anker *A* an, so wird der Strom nicht unterbrochen, sondern die Platte an der Feder *F* bekommt Kontakt mit der Schraube *Schr*[2] auf der „Helmholtzsäule" *S*, und der Strom bekommt so „Kurzschluß", durch welchen sich auch der Extrastrom der primären Rolle *P* ausgleichen kann. Hierdurch wird der Unterschied zwischen beiden Induktionsschlägen (siehe Fig. 97) aufgehoben.

2. *Polares Erregungsgesetz.*

Die Erregung geht bei der *Schließung* aus von der *Kathode* — Stromaustrittsstelle oder negative Elektrode — und bei der *Öffnung* von der *Anode* — Stromeintrittsstelle oder positive Elektrode.

Von diesen Stellen (beim Induktionsschlag nur von dessen Kathode) pflanzt sich die Erregung resp. Kontraktion **wellenförmig** über die Muskelfaser hin — Kontraktionswelle — beim normalen menschlichen Muskel mit 10 bis 13 Meter in der Sekunde Geschwindigkeit. Messung nach dem Differenzprinzip.

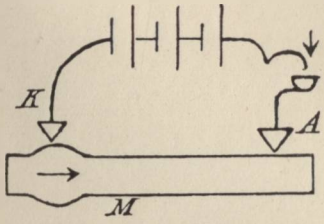


Fig. 100.

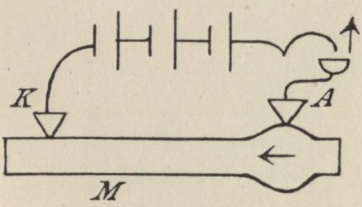


Fig. 101.

Die Erregung geht aus beim Schließen (↓) von der Kathode, beim Öffnen (↑) von der Anode und pflanzt sich von da wellenförmig über den Muskel fort.

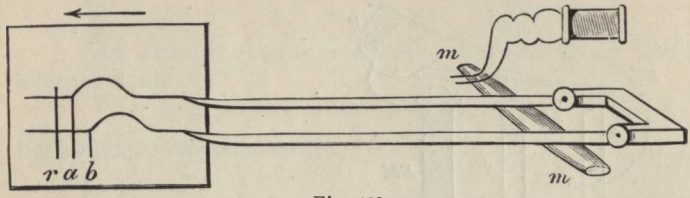


Fig. 102.
Prinzip der Messung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktionswelle im parallelfaserigen Muskel *mm*. — *r* Reizmoment; *a* Verdickungsbeginn der der Reizstelle näheren, *b* der entfernteren Muskelstelle.

Während der **Dauer** des Stromes kann man **lokale Kontraktion an der Kathode** beobachten; an der **Anode bisweilen Erschlaffung,** besonders günstig am **Herzen** und gewissen **glatten Muskeln,** — welche Gebilde **durchaus dem polaren Erregungsgesetz folgen,** und nicht etwa von der Anode bei der Schließung erregt werden usw., wie man wohl bisweilen angenommen hat.

Auch beim Absterben des Muskels findet solche „Umkehr des Zuckungsgesetzes" **nicht** statt, wohl aber hört die Fähigkeit als ganzes zu zucken auf, infolge Verlustes der Leitfähigkeit für die Erregung; man hat nur noch den lokalen Kontraktions**wulst** an der Kathode, besonders schön bei mechanischer Reizung am Warmblütermuskel (Messerstiel). Beim **langsamen Absterben** wird die **Kontraktion** zunächst **träge** und ähnelt immer mehr derjenigen der glatten Muskeln, welche auf einzelne Induktionsschläge gar nicht, auf die Schließung eines Stromes oder eine Reizreihe mit einer träge zu- und abnehmenden Kontraktion reagieren.

§ 118.

Absterben und Entartung des Muskels.

Man unterscheidet das **schnelle** ***Absterben*** des Muskels **nach dem Herausschneiden oder** dem **Tode** des Tieres **von der allmählichen** ***„Entartung“*** **im lebenden Tiere.** Das **Absterben** vollzieht sich, besonders deutlich beim Warmblütermuskel mit Eintreten der ***Starre,*** d. h. er wird **trübe, undurchsichtig** und **vermehrt seine Konsistenz,** indem er sich **dabei verkürzt unter Kraftentwicklung** wie bei der Kontraktion. **„Rigor musculorum“,** die **Grundlage der Totenstarre, Rigor mortis,** bei welcher der Reihe nach einander bestimmte Muskelgruppen starr werden. Dies Eintreten der Starre ist nachweisbar beeinflußt vom Nervensystem. In gleicher Reihenfolge **löst sich** auch die Starre, in den wieder weniger konsistent gewordenen Muskeln setzt dann die Fäulnis ein. Auch durch **Erwärmen auf 43 Grad und darüber (Wärmestarre),** sowie durch gasförmige **Narkotika,** auch durch Einspritzung von **destilliertem Wasser** in die Gefäße werden **Muskeln starr** (in letzteren Fällen mit Wiederkehr der Erregbarkeit lösbar).

Als **Absterben** muß man auch den Funktionsverlust der Muskeln **bei Aufhebung ihrer Blutversorgung** bezeichnen; wird dagegen der zum Muskel führende **motorische Nerv durchschnitten,** so **verliert der Muskel langsam und allmählich seine Funktionsfähigkeit,** zugleich mit dem **Schwund der Muskelfasern,** so daß er **schließlich zum Bindegewebstrange wird: Entartung durch Lähmung,** paralytische Degeneration; größtenteils darauf zurückzuführen, daß er nicht funktioniert (siehe indessen die allgemeine Nervenlehre).

Dem steht gegenüber die **Zunahme der Fasergröße und Zahl durch „Übung“** — ***Arbeitshypertrophie*** —, welche freilich von der Möglichkeit **stärkerer Ernährung** abhängt und bei dazu **nicht fähigen** Organen (Herz, Alles- oder Nichtsgesetz!) zur **sekundären Entartung** führt.

§ 119.

Bei der Tätigkeit erwärmt sich der Muskel, was am leichtesten und sichersten am ausgeschnittenen Froschmuskel durch die **thermoelektrische Meßmethode** zu

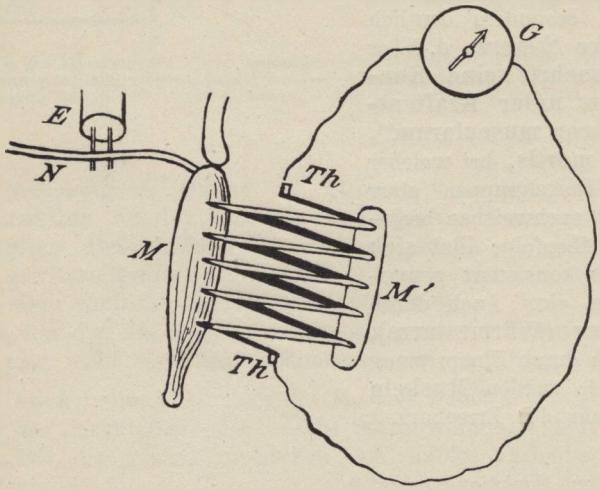


Fig. 103.
Thermoelektrischer Muskelversuch. — Der zu untersuchende Muskel *M*, welcher vom Nerven *N* aus gereizt wird (Elektroden *E*), bedeckt die eine Lötstellenreihe der Thermosäule *Th Th*, während die andere Reihe in untätiger Muskelsubstanz *M'* eingebettet ist. *G* Galvanometer.

konstatieren ist. Mit derselben läßt sich auch die **bei der Zusammenziehung entwickelte Wärmemenge messen;** da man auch die **dabei geleistete mechanische Arbeit** $p \times h$ messen kann und sie durch Division mit dem mechanischen Wärmeäquivalent (425) **als Wärme ausdrücken** (in Kalorien) kann, so erhält man durch Addition beider Posten den **Gesamtenergieumsatz** im Muskel; der Bruch: **Arbeit (als Wärme ausgedrückt) dividiert durch die Gesamtenergie** heißt wie bei jedem Motor der

Wirkungsgrad.

Derselbe beträgt **für den Muskel mindestens ein Fünftel bis ein Viertel;** nach neuerdings auf respirometrischem Wege (Zuntz) gemachten Bestimmungen für den gesamten tierischen und menschlichen Muskelmechanismus sogar ein Drittel; d. h. er ist im Vergleich zu den meisten von uns konstruierten Motoren **vortrefflich.**

Wärmeentwicklung findet **auch bei Eintritt der Muskelstarre** statt.

§ 120.

Die **Ermüdung**, die **Wärmeentwicklung** bei der Zusammenziehung, das **Absterben nach Aufhebung der Blutversorgung** usw. weist alles auf

chemische Vorgänge als Grundlage der Muskeltätigkeit

hin.

Die Muskelsubstanz **enthält charakteristische Eiweißkörper**, vor allem Globuline, das **Myosin**, welches bei der Starre zu Myosinfibrin gerinnt und das **Myogen**, aus welchem durch Gerinnung Myogenfibrin wird, welches aber im **Wasserauszug** starren Muskelfleisches noch reichlich vorhanden ist, — in letzterem daneben **Myoalbumin** und **Myoglobulin** und die Extraktivstoffe **Kreatin, Hypoxanthin, wenig** aber nachgewiesenermaßen **Harnstoff, Fleischmilchsäure, Kohlensäure.**

Gut genährte und **geruhte** Muskeln enthalten stets eine bedeutende Menge von **Glykogen**, welches bei andauernder **Arbeit abnimmt.** Die im Muskel enthaltene Milchsäure ist aber wohl nicht, wie man angenommen hat, Spaltungsprodukt der Kohlenhydrate, sondern der Eiweißkörper. Sie nimmt insbesondere beim Starrwerden zu. **Bei der Tätigkeit** produziert der Muskel **Kohlensäure**, ein **überlebender Froschmuskel sogar im Vakuum und bei Abwesenheit von aus ihm auspumpbarem Sauerstoff.**

Der der Muskeltätigkeit zugrunde liegende Chemismus muß also ein **Spaltungsprozeß**, — Zerfall einer labilen organischen Verbindung — sein, wobei **Kohlensäure frei** wird. Von der in diesem Stoffe aufgespeicherten Energie wird ein Teil als Arbeit, ein größerer als Wärme frei. Ob die mechanische Arbeit im Muskel aus Wärme entsteht, — der Muskel eine thermodynamische Maschine, ein **„Wärmemotor“** ist, ist mindestens streitig.

§ 121.

Theorien der Muskelkontraktion

müssen an die **mikroskopisch wahrnehmbaren Vorgänge bei der Kontraktion** anschließen, von denen bis jetzt nur bei den **quergestreiften Muskelfasern** die Rede ist, bei welchen **abwechselnd geschichtet doppeltbrechende** (anisotrope) **und einfachbrechende** (isotrope) **Schichten** liegen; manches spricht dafür, daß **die eine dieser Substanzen vielleicht auf Kosten der andern oder des sie umgeben-**

den sog. Sarkoplasma an Volum zunimmt (quillt); es ist auf diesem Wege das **Zustandekommen der Kontraktion durch *Veränderung der Oberflächenspannung* der die Faser zusammensetzenden kontraktilen Elemente denkbar,** und diese osmotisch-mechanischen Vorgänge könnten **unmittelbar auf dem chemischen Spaltungsvorgange beruhen;** mit der Wegschwemmung der Schlacken würde Restitution der ursprünglichen mechanischen Verhältnisse denkbar. Der Muskel wäre so ein Motor, in welchem chemische Spannkraft zum Teil direkt in mechanische Arbeit verwandelt wird.

§ 122.

Veränderungen der Oberflächenspannung auf Grund chemischer und osmotischer Vorgänge sind die **wahrscheinlichste Grundlage auch der *primitiveren tierischen Bewegungsvorgänge*,** aus welchen sich die Muskelbewegung „herausdifferenziert" hat. Hierher gehört die ***Flimmerbewegung.*** Die Schlagbewegung der Zilien der Zylinderzellen der **Flimmerepithelien** ist bekanntlich nach einer bestimmten Seite hin gerichtet und pflanzt sich **ohne Beteiligung nervöser Elemente von** Zelle zu Zelle wellenartig fort. Sie erfolgt zum Teil mit großer **Kraft,** welche man, ebenso wie die **Geschwindigkeit** der Fortpflanzung („Flimmeruhren") gemessen hat. Sie ist, ebenso wie die lokomotorisch wirksame Peitschen- oder Schiffsschraubenbewegung einzelner Flimmerzellen — **Spermatozoen, Bakterien — von der Reaktion des Mediums abhängig;** bei aeroben Organismen außerdem von der Gegenwart von **Sauerstoff.**

Die ***Amöboidbewegung*** zeigen bekanntlich auch die **Leukozyten,** deren Durchwanderung durch die Kapillaren bei der Entzündung **(Diapedesis)** das Grundphänomen der Eiterbildung darstellt, und welche wie eine echte Amöbe Nahrungspartikel, Bakterien usw. „fressen" **(Phagozytismus).**

VIII. Spezielle Muskelphysiologie, Lokomotion.

§ 123.

Die **Tätigkeit der Skelettmuskeln dient nicht nur der Lokomotion** und den verschiedenen **„Hantierungen“, sondern auch schon der Innehaltung der *„Ruhestellungen“* des Körpers. Am geringsten** ist die Muskelspannung **beim Liegen, größer schon beim** aufrechten **Sitzen,** da hier das Vornüberfallen des Kopfes um die Achse der Atlantookzipitalgelenke durch Anspannung der Nackenmuskeln verhindert werden muß. **Anstrengender noch** wird das Sitzen, **wenn die Möglichkeit zum Anlehnen des Oberkörpers fehlt; beim Aufrechtstehen erst recht** ist die zur Erhaltung des Gleichgewichtes der aufeinander beweglichen Körperabschnitte erforderliche **Muskelanstrengung recht beträchtlich;** ältere Anschauungen, wonach die Anordnung der Gelenke mit ihren Hemmungsapparaten diese Anstrengung auf ein Minimum reduzieren sollte, sind als nicht zutreffend anerkannt.

§ 124.

Bei den ***Bewegungen*** ist die Beweglichkeit der Skeletteile durch die Gelenkanordnungen die Grundlage. **Je nach der Achsenzahl — einachsig, Scharniergelenk; zweiachsig, Knopf- und Sattelgelenk; vielachsig, Kugelgelenk — ist die Freiheit der Bewegung geringer oder größer.**

Die **Muskeln wirken an den gegeneinander gelenkig beweglichen Knochen als an „Hebeln“** oder **„kinematischen Elementen“.** Die **Grundlagen der Lokomotionsmechanik** sind somit die ***Hebelgesetze*** (Drehmoment oder „statisches Moment“ jeder Kraft am respektiven Hebelarm) und der ***Satz vom Parallelogramm der Kräfte*** **resp.** ***Bewegungen;*** die **Wirkung der** Muskeln ist dadurch kompliziert, daß sie **oft anscheinend eine Bewegung in einem Gelenke hervorrufen, welches sie gar nicht überspannen;** ferner setzen **manche Muskeln über zwei Gelenke hinweg.** Um indessen bei den vielen an der Lokomotion usw. beteiligten Muskeln den **Arbeitsaufwand** und die Beteiligung der einzelnen Muskeln an demselben festzustellen, ist vor allem genaue **Kenntnis der Bahnen** nötig, **welche von den wichtigsten bewegten Punkten im Raume beschrieben werden** („Phoronomie“).

Diese lassen sich heutzutage sehr genau durch die **Serienphotographie** gewinnen, ihre rechnerische Verwertung ist aber äußerst mühsam und daher eine exakte Dynamik noch nicht einmal vollendet für die **allgemeinste menschliche Lokomotionsform,** das

§ 125.

gewöhnliche Gehen.

Dasselbe **erfolgt durch ein abwechselndes „Vorwärtsstemmen" des Oberkörpers** durch die beiden Beine; die **Phasen** heißen **Schritte.** Bei jedem erhält der Körper durch die Strecker des einen Beines eine **Beschleunigung horizontal vorwärts;** da aber die **Erdschwere ihn zu Falle zu bringen droht,** muß das „andere Bein" ihn rechtzeitig **stützen** und übernimmt dann die **aktive** Rolle, während das andere mit dem Fuß vom Boden **abgehoben** („abgewickelt") nach **vorwärts schwingt** (Stützbein und Hangbein). Die **Haupttätigkeit fällt den Extensoren** (Quadriceps femoris) **zu.** Indessen wird die **Muskelkraft** beim Gehen **schlecht ausgenützt,** da **für die vertikalen und seitlichen Schwankungen des Körpers** sehr viel **„Kraft verschwendet"** ist. Beim Laufen, Springen, Radfahren, Schwimmen und anderen **sportlich angewendeten Lokomotionsformen** liegt das ökonomische Verhalten teils viel günstiger, teils noch ungünstiger als beim Gehen.

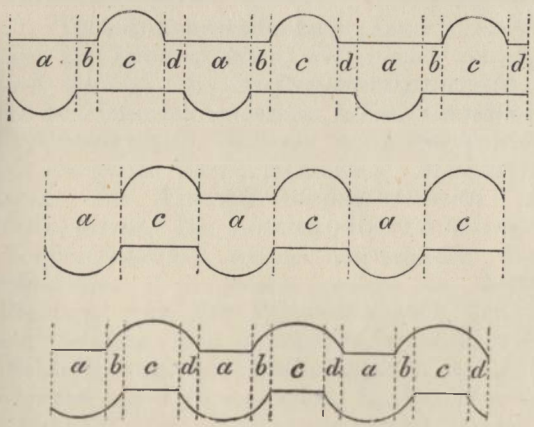


Fig. 104.
Takt der Schritte beim langsamen Gehen (obere Reihe), beim schnellen Gehen (mittlere Reihe) und beim Laufen (untere Reihe). Die geraden Linien deuten die Dauer des Ruhens des betr. Fußes auf dem Boden, die Bogen die Dauer des Schwingens an.

IX. Allgemeine Nervenphysiologie und Elektrophysiologie.

§ 126.

Das ***Nervensystem,*** als solches nur verwickelten organisierten Tierarten eigentümlich, den Protozoen z. B. fehlend, **dient einer Vermittlung zwischen den Organen,** insbesondere auch zwischen **der Außenwelt und dem Tiere,** welche **prompter** erfolgen kann, **als dies auf dem Wege der rein chemischen Ernährungs- und Stoffwechselvorgänge, auch durch die** jetzt oft als **„Hormone“** bezeichneten Produkte innerer Sekretion **sowie die rein mechanischen Säftebewegungen möglich wäre.** Da dabei das Prinzip der „Auslösung“ größerer Energieumsätze durch kleine Anstöße vielfach Verwendung findet, so spricht man auch vom **Nervensystem im ganzen** als einem ***„Auslösungssystem“.*** Man hat es auch **mit einem Telegraphen- oder Telephonnetz verglichen,** und zwar auch im einzelnen mit weitergehenden Analogien, insofern wir dort **Aufnahmeapparate** („Geber“), Erfolgsorgane („Empfänger“), **Vermittlungsstationen** („Ämter“) endlich Einrichtungen zur **Leitung** haben, welche auch als **„Bahnen“** bezeichnet werden. Die ***Aufnahmeapparate,*** welche die Reize der Außenwelt aufnehmen, heißen ***Sinnesorgane;*** die ***Erfolgsorgane*** sind die durch Nervenwirkung in Tätigkeit versetzten oder „gehemmten“ ***Muskeln und Drüsen.*** Die ***Vermittlungsstationen*** sind die ***Zentralorgane.*** Die ***Leitungsvorrichtungen*** sind die ***Nervenfasern,*** welche unterschieden werden in ***zentripetale,*** d. h. solche, welche die **Leitung in der Richtung von der Peripherie nach den Zentralorganen** besorgen und in ***zentrifugale,*** **welche in der Richtung von den Zentralorganen nach den Erfolgsorganen** die Erregung leiten. (**„Afferente und efferente Bahnen“,** wenn man von einem Bündel solcher Fasern spricht.) Beiderlei Elemente verlaufen **teils in den „Zentralorganen“ selbst (interzentrale Fasern),** teils in den ausschließlich der Leitung dienenden Strängen **(peripherische Nervenfasern);** denn außer den letzteren, ***den peripherischen Nerven,*** welche als funktionierende Elemente **nur Nervenfasern** enthalten, haben wir das ***Zentralnervensystem,*** welches **außer Nervenfasern vor allem Ganglienzellen** enthält. **Ganglienzellen (unipolare, bipolare** und **multipolare) stehen stets mit Nervenfasern in anatomischem und funktionellem Zusammenhange; wie weit** dieser geht, darüber wird indessen heftig gestritten. Nach der ***„Neuronenlehre“*** bildet **je eine Ganglienzelle** mit ihren **Ausläufern,** insbesondere dem Achsenzylinderfortsatz (eventuell zwei bei bipolaren

Ganglienzellen, welche indessen beim Menschen zu unipolaren mit T-förmig gegabeltem Achsenzylinderfortsatz geworden sind) und dessen sämtlichen Verzweigungen (bei der multipolaren heißt dieser auch **Neurit,** die anderen **„Dendriten“**) zusammen eine **genetische, morphotische, trophische und funktionelle Einheit,** das „Nervenbäumchen“ oder **Neuron** (Neurodendron); die dem **diametral entgegengesetzte Anschauung** nimmt als **funktionierende Elemente des gesamten Nervensystems nur die** im Achsenzylinder aller Nervenfasern nachzuweisenden ***„Neurofibrillen“*** an, welche überall Anastomosen, speziell in den Zentralorganen **Geflechte** oder **Körbe** bilden, die **teils ins Innere der Ganglienzellen** hinein, **teils um sie herum gelagert** sind. Dem Zellkörper der Ganglienzellen kommen nach dieser Anschauung lediglich ernährende Funktionen zu. Daß **bei der Genese** der peripherischen Nerven **peripherische Zellen,** deren Kerne wir teils noch in den Ranvierschen Segmenten vorfinden, **beteiligt** sind, kann wohl als **gesichert** gelten; wieviel sie und wieviel die Ganglienzellen zur normalen Erhaltung der Nervenfasern beitragen, ist noch nicht ausgemacht.

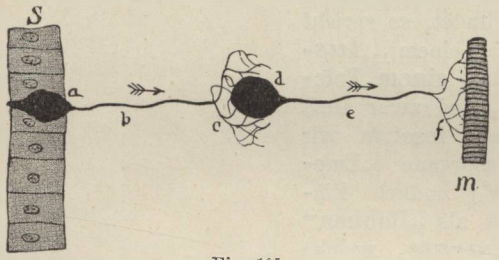


Fig. 105.
„Einfachstes Nervensystem“ oder Schema der Reflexübertragung. *S* Sinnesepithel, *a* Sinneszelle, *b* zentripetale Nervenfaser, *c* „Endbäumchen“, *d* Ganglienzelle, *e* zentrifugale Nervenfaser, *f* „Endbäumchen“, *m* Muskelfaser.

§ 127.

Die peripherischen Nervenfasern werden bekanntlich **histologisch unterschieden als markhaltige** (myelinführende) **und marklose** (myelinarme) Nervenfasern. Die „Zerebrospinalfasern“ sind innerhalb der Zentralorgane teils markhaltig, teils marklos, zum Teil so, daß sie die Markscheide erst in ihrem Verlaufe erhalten. Innerhalb der peripherischen Nervenstämme gehören marklose Nervenfasern fast ausnahmslos dem sympathischen Systeme an.

Nach der zu übernehmenden ***Funktion*** teilt man die **zentrifugalen** Nervenfasern wohl ein in **motorische, bewegunghemmende** — letzteres insbesondere beim Herzen und den organischen Muskeln der Eingeweide: **Viszeroinhibitoren** im Gegensatz zu den **Viszeromotoren;** — **vasomotorische** (Vasokonstriktoren) und **vasoinhibitorische** (Vasodilatatoren); **sekretorische** und **sekretionshemmende. Ob es besondere,** nur dem Chemismus im Sinne der Ernährung der Organe dienende, **„rein trophische"** Nervenfasern **gibt, ist umstritten** (Ernährungsstörungen, vor allem am Kopfe nach Durchschneidung des Trigeminus).

Die **zentripetalen Nervenfasern** nennt man allgemein **sensibel** und nennt die **den höheren Sinnen,** resp. den ins **Bewußtsein** übergehenden Sinnesempfindungen dienenden wohl **sensorisch.**

Die einzelnen **Reizerfolge kommen** offenbar **zustande durch die anatomische Verknüpfung der Nervenfasern mit entsprechenden Erfolgsorganen,** insbesondere bei den sensorischen mit entsprechenden Teilen des Großhirns: wir sehen die Lichterscheinungen, weil die vom Auge kommenden Nervenfasern mit bestimmten darauf eingerichteten Hirnpartien im Zusammenhang stehen: sogenannte ***spezifische Energie der Nervenfasern.*** Diese Anschauung setzt in ihrer strengsten Form voraus, daß **dasjenige, was geleitet wird, in den verschiedenen Arten von Nervenfasern immer das gleiche sei *(Identitätslehre);*** in der Tat scheinen **erfolgreiche Vernähungen verschiedenartiger Nerven** (Halsvagus und -sympathicus), **Sehnenüberpflanzungen** usw. in diesem Sinne zu sprechen. Anderseits werden Erfahrungen z. B. über **verschiedenes Verhalten motorischer und sensibler Nerven gegenüber denselben Reizen** vielfach auch im Sinne eines **qualitativen,** wenn auch nicht prinzipiellen **Unterschiedes des Nervenleitungsvorgangs in morphologisch verschieden disponierten Nervenfaserarten** neuerdings ins Feld geführt.

§ 128.

Sichere Tatsachen dagegen sind diejenige, daß die ***Funktion*** **der Nervenfasern *darin besteht, die Erregung zu leiten,* und daß diese *nur möglich ist bei erhaltener Kontinuität der Faser, insbesondere des Achsenzylinders.*** **Nervendurchschneidung** und **-unterbindung hebt die Nervenleitung auf** (über Regeneration im lebenden Körper siehe unten). Leichter Druck, Applikation von Narkoticis (Äther, Kokain) kann sie auch **vorübergehend** aufheben, d. h. die Leitfähigkeit kehrt nach Entfernung des Agens wieder.

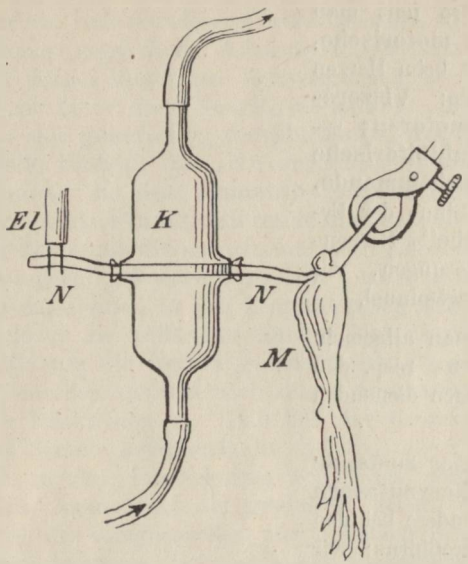


Fig. 106.
Narkosekammer zur „Blockierung" der Leitung im Nerven *NN* des Froschschenkels *M*. *El* zentral vom Block angelegte Elektroden. Durch die Kammer *K* wird in der Richtung der Pfeile ein Luftstrom geblasen, der nach Bedarf durch ein Gefäß mit Äther oder ähnlichem geleitet wurde.

Jede Nervenfaser besitzt *doppelsinniges Leitvermögen*, d. h. die Fähigkeit, die Erregung in beiden Richtungen zu leiten:

Beweise:

1. Kühnes **„Zweizipfelversuch"** am M. sartorius des Frosches und noch stringenter der analoge Versuch am elektrischen Organ des Zitterwelses;

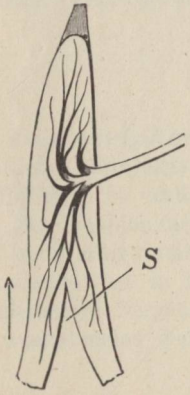


Fig. 107.
Zweizipfelversuch von Kühne. — Im Froschsartorius finden sich Nervenäste, die sich so gabeln, daß der eine Zweig nur in den einen (durch einen Spalt erzeugten) Zipfel geht, der andere nur in den anderen. Macht man bei *S* einen Schnitt, so zuckt der andere Zipfel: es ist also die Erregung im motorischen Nerven bis zur Verzweigungsstelle „rücklaufig" und erst von da ab „rechtlaufig" geleitet worden.

2. Bei Reizung in der Mitte ist der „Aktionsstrom“ an beiden Enden des Nerven zu beobachten.

An **peripherischen** Nerven kommt indessen **normal nur Leitung in *einer* Richtung („physiologische“)** zur Ausnutzung; innerhalb des Zentralorgans haben wir vielleicht schon normal doppelsinnige Leitung in gewissen Fällen.

Die ***Geschwindigkeit der Nervenleitung*** **kann gemessen werden nach dem Differenzprinzip,** wie es schon bei der Pulswelle erwähnt wurde, und wie es auch zu der schon erwähnten Messung der Kontraktionswelle im Muskel benutzt wird: **man reizt das eine Mal an einer vom Erfolgsorgan entfernteren („oberen“), das andere Mal an einer dem Erfolgsorgan näheren („unteren“) Nervenstelle und mißt beide Male die Zeit vom Reizmoment bis zum Beginn des Reizerfolgs (Latenzzeit** beim motorischen, **Reflexzeit** resp. **Reaktionszeit** beim sensiblen Nerven): Der **Quotient Differenz der Zeiten, dividiert durch die Entfernung der beiden Reizstellen** (Differenz der Wege) **ergibt die Geschwindigkeit.** Dieselbe wurde am motorischen Froschnerven zu 25 bis 30, am sensibeln Menschennerven bis zu 60 Meter in der Sekunde gefunden.

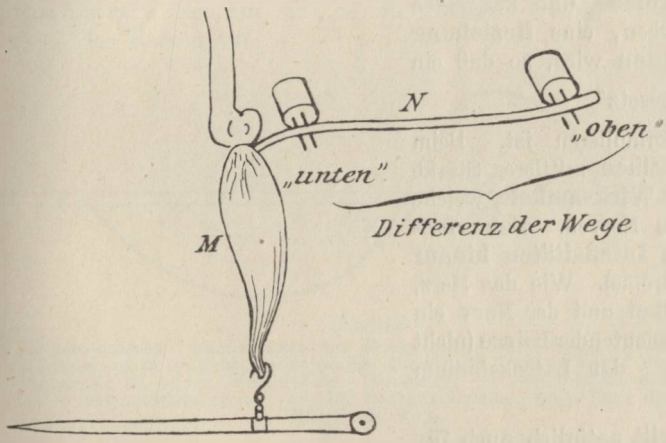


Fig. 108.
Messung der Leitungsgeschwindigkeit im motorischen Nerven nach dem Differenzprinzip.

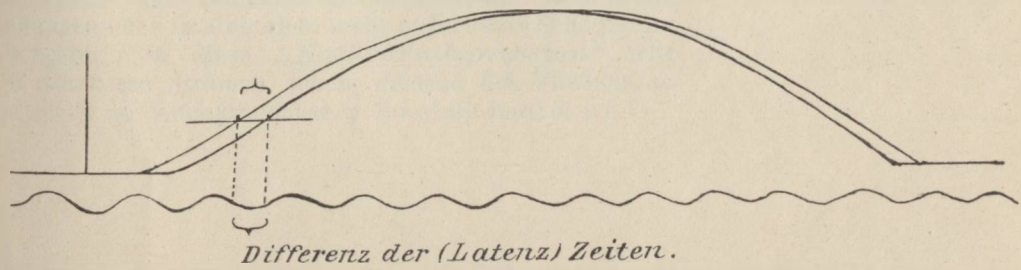


Fig. 109.
Muskelkurven zur Bestimmung der Nervenleitungsgeschwindigkeit.

Die **Latenzzeit des Muskels bei Reizung vom Nerven aus ist etwas länger** als die Zeit für die Leitung in der Nervenstrecke plus der Latenzzeit, wie man sie bei direkter Reizung erhält; das mehr deutet auf einen **Zeitverlust im motorischen Nervenendorgan.**

§ 129.

Der physiologische, *„adäquate“ Reiz* für jeden Nerven ist der ihm vom Sinnesorgan beim sensiblen, vom Zentralorgan beim motorischen usw. **übermittelte,** uns nicht näher bekannte Übertragungs- oder **Auslösungsvorgang.** Indessen läßt sich der **Nerv auch in seinem Verlaufe durch *„inadäquate“ Reize* in Erregung versetzen, und** zwar durch

mechanische, chemische, thermische und ***elektrische* Reize.**

Methodisch am wichtigsten, noch mehr als beim Muskel, sind die ***elektrischen.***

Auch für den Nerven scheint die **Stromschwankung** und nicht das Fließen des Stromes als Reiz zu wirken, obwohl letzteres die Sensibilität dauernd affiziert. Noch mehr als beim Muskel tritt indessen hervor, daß **zwischen der Bedeutung der Intensität des Stromes** und derjenigen des **Verlaufs** der Schwankung desselben, eine **Beziehung** herrscht, über deren Form sehr **gestritten** wird, so daß ein

„allgemeines Erregungsgesetz“

zur Zeit nicht allgemeingültig zu formulieren ist. Beim Muskel wie beim Nerven haben **Reizreihen** mittlerer Stärke eine obere **Grenze der tetanisierenden Wirksamkeit,** welche beim Muskel niedriger liegt, als beim Nerven. **Sehr frequente Reize sind bis zu enormen Intensitäten hinauf unwirksam** (die Arsonval-Tesla-Ströme). Wie das Herz, so haben auch der quergestreifte **Muskel** und der **Nerv** ein **„Refraktärstadium“** von allerdings bedeutender **Kürze** (nicht länger als unter gleichen Bedingungen das Latenzstadium des Muskels).

Das ***polare* Erregungsgesetz gilt** natürlich auch **für den Nerven:**

Bei der *Schließung* (Verstärkung) **eines Stromes *geht die Erregung aus von der Kathode,* bei der *Öffnung*** (Schwächung) ***von der Anode.*** Die ***Kathodenschließung*** ist **schon bei *geringerer***

Stromstärke ***wirksam;*** und es ist sehr **wahrscheinlich,** daß die **Öffnungserregung** auch nur **durch** eine **Kathode** entsteht, nämlich diejenige **des** dem Reizstrome entgegengesetzten **Polarisationsstromes,** welcher im Augenblick der Öffnung des Reizstromes entsteht. Induktionsströme erregen nur mit ihrer Kathode.

Wenn ein ***konstanter Strom*** durch eine Nervenstrecke fließt, so finden ***Veränderungen der Erregbarkeit*** **durch (Anspruchsfähigkeit für) währenddem angebrachte Reize** (Induktionsströme, mechanische Reize usw.) statt, welche **am ausgesprochensten** sind **unmittelbar an den Elektroden, sich** indessen **sowohl intrapolar wie auch extrapolar auf weitere Strecken in abnehmendem Maße ausbreiten. An der *Kathode* herrscht *erhöhte,* an der *Anode verminderte* Erregbarkeit: *„Katelektrotonus“ und „Anelektrotonus“.*** In der **intrapolaren** Strecke haben wir **zwischen** diesen beiden Zonen einen **Indifferenzpunkt** mit unveränderter Erregbarkeit, welcher der Kathode um so näher rückt, je stärker der Strom ist: aber **nicht nur Verminderung der Erregbarkeit** (Anspruchsfähigkeit gegen Reize), **sondern auch *Verminderung der Leitfähigkeit* haben wir *bei stärkerem Anelektrotonus,*** welche **schließlich die ganze vom Strome durchflossene Strecke ergreift und den *Nerven „blockiert“,*** **so gut** wie es die **Narkotisierung** einer Strecke des Nerven tut.

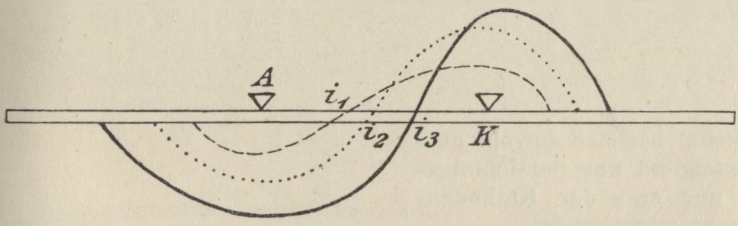


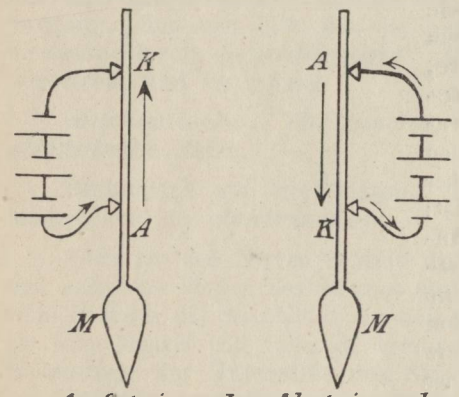
Fig. 110.
Elektrotonische Veränderungen der Erregbarkeit des Nerven. Dieser als Abszissenachse gedacht, bedeuten die Kurven die Veränderungen der Erregbarkeit an seinen verschiedenen Punkten; — — — — bei schwachem, ... bei mittelstarkem, ——— bei starkem Strome. i_1 i_2 i_3 Lage des Indifferenzpunktes.

Nach dem Öffnen **des Stromes *kehren sich* sämtliche beschriebenen elektrotonischen Zustände *um*** und **nehmen** in diesem Zustande **rasch ab;** nur **die an der vorherigen Kathode** als Nachwirkung auftretende Erregbarkeits- und Leitfähigkeits**verminderung kann lange andauern oder in eine nicht mehr aufhebbare Schädigung übergehn. Ja diese *„Kathodendepression“* tritt bei stärkeren Strömen schon** während **des Fließens** an die Stelle der katelektrotonischen Erregbarkeitserhöhung.

Aus dem polaren Erregungsgesetz und der Blockierung durch den Strom ergibt sich ohne weiteres das

Pflügersche Zuckungsgesetz

für das ausgeschnittene Nervmuskelpräparat, welches durch Schließung und Öffnung eines durch eine Strecke des Nerven geleiteten Stromes gereizt werden soll. Man nennt den Strom ***aufsteigend,*** wenn er in der Richtung vom Muskel zum Zentrum, und ***absteigend,*** wenn er in der Richtung vom Zentrum nach dem Muskel fließt.



Aufsteigender Absteigender

Strom im Nerven.

Fig. 111.

1. Bei **ganz schwachem Strom** hat man **sowohl aufsteigend, als auch absteigend nur Schließungszuckung, weil eben nur erst der Kathodenschließungsreiz überhaupt wirksam ist.**
2. Bei **mittelstarkem Strom** hat man **bei beiden Richtungen Schließungs- und Öffnungszuckung, weil jetzt auch der Anodenöffnungsreiz wirksam geworden ist.**
3. Erst bei **starkem Strom („dritter Fall")** tritt der ***Elektrotonus*** **in Wirkung,** und zwar insofern er die **Leitung *„blockiert"*;** diese Blockierung wird wirksam für den **bei der Schließung von der Kathode** ausgehenden Reiz, wenn die **Anode zwischen ihr und dem Muskel liegt,** für den **bei der Öffnung von der Anode** ausgehenden Reiz, wenn eine **Kathode,** welche bei der Öffnung wie eine Anode zu wirken beginnt, **zwischen ihr und dem Muskel** liegt; es fällt also **bei aufsteigendem Strome** die Schließungszuckung aus, und wir haben **nur Öffnungszuckung;** dagegen **bei absteigendem Strome** fällt die Öffnungszuckung aus, und wir haben **nur Schließungszuckung.**

Wichtiger als dieses ***Gesetz*** ist dasjenige ***der Elektrodiagnosten,*** welches die ***Reaktion der Muskeln beim lebenden Tier und Menschen*** betrifft. Hier werden die **Elektroden auf die Haut gesetzt,** und der **Strom tritt durch Vermittlung dieser und der zwischenliegenden Gewebe in den Muskel oder Nerven ein,** zumal, wenn man wie üblich, auf den sog. motorischen Punkt die wirksame **knopfförmige Elektrode** aufsetzt, während man der **anderen eine große Fläche** gibt und sie auf irgend eine gleichgültige Stelle der Körperoberfläche appliziert; die Stromfäden liegen hier am weitesten auseinander, **die „Stromdichte“** ist **am geringsten,** daher die Elektrode unwirksam **(„indifferente Elektrode“),** während sie an der knopfförmigen dicht zusammenliegen, die **„Stromdichte“ groß** ist. Die **Stromfäden verlaufen** von hier zur indifferenten Elektrode **fächerförmig; auf der Seite der letzteren** liegen deshalb **Elektroden von gegenteiligem Vorzeichen,** wie die knopfförmige (Anoden, wenn die differente Elektrode Kathode ist, Kathoden, wenn sie Anode ist), aber **weiter auseinander** und **werden bei größerer Stromstärke wirksam: *„virtuelle Elektroden“*.**

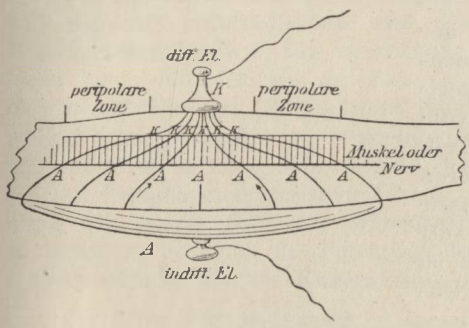


Fig. 112.
Polare Reizmethode; virtuelle Elektroden.

Man hat bei dieser ***„polaren Reizmethode“*** **bei zunehmender Verstärkung** des Stromes **der Reihe nach:**

Kathodenschließungszuckung,
Anodenöffnungszuckung,
Anodenschließungszuckung (Wirkung der „virtuellen Kathoden“ bei der Schließung) und
Kathodenöffnungszuckung (Wirkung der „virtuellen Anoden“ bei der Öffnung).

§ 130.

Die **Nervenfasern zeigen** ***praktisch keine Ermüdbarkeit,*** wie man sie beim Muskel so leicht konstatieren kann; man hat dies unter anderem auch durch **Blockierung und stundenlange Reizung oberhalb des Blocks** konstatiert: nach Aufhebung des Blocks trat prompter Erfolg des Erfolgsorgans ein, zum Zeichen, daß die Reizung die oberhalb des Blocks gelegene Strecke nicht ermüdet hatte.

Indessen läßt sich **unter besonderen Verhältnissen am markhaltigen, bei gewissen marklosen** Nerven sogar ziemlich **leicht** (am Aktionsstrome) **Ermüdung analog derjenigen des Muskels konstatieren.**

Durch **Hitze** und **Gifte** wird der **Nerv** ***rasch abgetötet,*** auch ***stirbt*** **er in der Leiche des** ***Warm*****blüters schnell ab, während er beim** ***Kalt*****blüter seine Funktionsfähigkeit** (wie übrigens **auch** der Kaltblütermuskel), besonders **bei niederer Temperatur** ***tagelang bewahren*** **kann.**

Wie der Muskel nach Durchschneidung des motorischen Nerven, so ***degeneriert*** auch **die durchschnittene Nervenfaser** selbst, und zwar nach der allgemeinen Erfahrung (Waller, Budge) **beim motorischen Nerven der von der Verbindung mit der „motorischen Vorderhornzelle des Rückenmarks“** (siehe später) **abgetrennte peripherische Abschnitt,** beim **sensibeln Nerven der vom Spinalganglion oder Zerebralganglion abgetrennte Teil,** also (siehe später) **bei Durchschneidung der hinteren** Rückenmarks**wurzel der** im Rückenmark **aufsteigende** Faserverlauf. Übrigens ist auch Degeneration des mit der Ganglienzelle zusammenhängenden Neuronenanteils, ja im Zentralnervensystem **weiter zentralwärts** belegener „Neuronen“ sicher konstatiert: **„retrograde Degeneration“.**

Bei der Degeneration tritt **Schwund der leitenden Achsenzylindersubstanz, sowie des Myelins** ein, so daß an Stelle des Nerven ein **grauer bindegewebiger Strang** tritt. **Nach Ablauf von Wochen und Monaten kann indessen ein durchschnittener Nerv** ***sich regenerieren*** (im Tierversuch selbst, wenn ein längeres Stück aus seinem Verlaufe ausgeschnitten war). Dabei wachsen im allgemeinen **neue Achsenzylinder von dem mit der Ganglienzelle zusammenhängenden Stumpf in den degenerierten hinein** und scheinen schließlich mit den Erfolgsorganen wieder in die richtigen anatomischen und funktionellen Beziehungen zu treten. Ob in dem von der Ganglienzelle abgetrennten Stumpfe etwa von den Zellen der Ranvierschen Segmente aus **„autogene“ Regeneration** stattfindet, ist eine jetzt **viel umstrittene** Frage.

§ 131.

Beim **Leitungsvorgange** des Nerven **findet meßbare *Wärmeentwicklung nicht* statt.** Dies und die praktische Unermüdlichkeit deutet auf eine **sehr geringe Steigerung des ohnehin geringen Stoffwechsels im peripherischen Nerven durch die Tätigkeit.** Daß beides indessen **vorhanden** ist, darauf weisen die schon erwähnten **Ermüdungs**erscheinungen, sowie die sicher konstatierte **Erstickbarkeit** des Nerven durch Sauerstoffmangel hin.

Das

„Nervenprinzip“

muß eine, wenn auch mit sehr geringem Stoffverbrauch verknüpfte **Veränderung des Nerven** sein (die Abhängigkeit ihrer Fortpflanzungsgeschwindigkeit von der Temperatur ist neuerlich dafür ins Feld geführt worden, daß sie **chemischer** und nicht rein physikalischer Art sei), **welche sich *wellenartig* längs der Nerven *fortpflanzt.***

§ 132.

Die Richtigkeit dieser Vorstellung ergibt sich daraus, daß sich **mit empfindlichen und schnell reagierenden Messinginstrumenten für elektrische Vorgänge** konstatieren läßt, daß sich mit der Erregung eine ***Änderung des elektrischen Potentials* längs der Nervenfaser wellenförmig fortpflanzt, ausgehend von der Reizstelle** und mit einer der myographisch ermittelten (siehe oben) genau gleichen Fortpflanzungsgeschwindigkeit. **Dieselbe Erscheinung gilt *auch für die Muskelfaser,*** bei welcher zu bemerken ist, daß die Potentialänderung an jedem Orte **früher beginnt als die Kontraktion.**

Der **Sinn der Änderung** ist derart, daß **die jeweilen erregte oder „tätige“ Stelle** der Muskel- oder Nervenfaser **sich gegen ihre ruhende Umgebung verhält wie der *Zink*pol im galvanischen Element zum Kupferpol;** d. h. **elektropositiv in bezug** auf die **Berührungsfläche, „negativ“** in bezug auf den in einem zwischen beiden Stellen oder Polen angelegten **„äußeren Schließungsbogen“. Den** in einem solchen **zwischen ruhendem und tätigem „Protoplasma“ sich abgleichenden Strom** nennt man ***„Aktionsstrom“.***

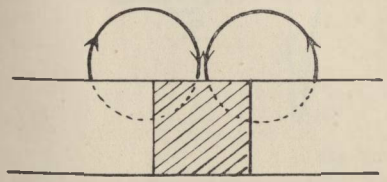


Fig. 113.
Das negative Aktions- (Alterations-) Potential.

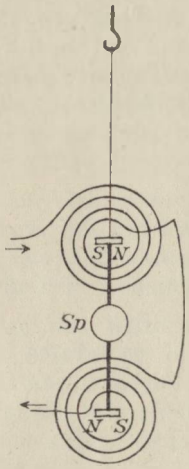


Fig. 114.
Schema des Drehmagnet- (Thomson) Galvanometers.

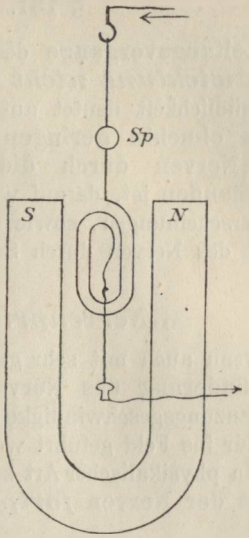


Fig. 115.
Schema des Drehspulgalvanometers. (Diesem verwandt ist das neue Saitengalvanometer.)

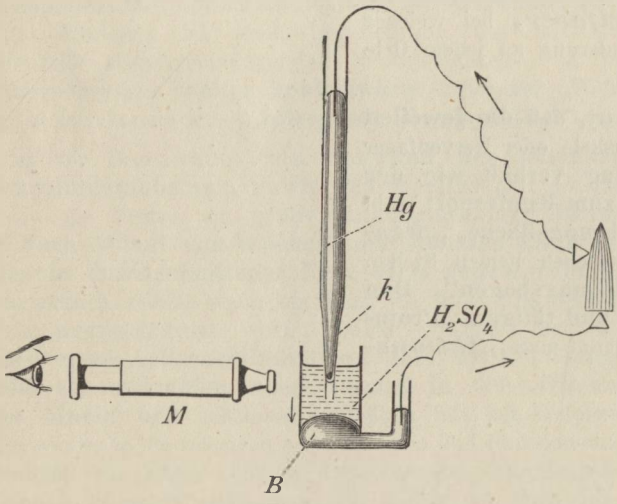


Fig. 116.
Beobachtung des Muskel-Demarkationsstromes mit dem Kapillar-Elektrometer. — *k* Kapillare; *B* Quecksilber am Boden des Schwefelsäuregefäßes; *M* Mikroskop.

Leitet man **zwischen zwei** Stellen eines **unversehrten** Muskels oder Nerven ab, so erscheint der **Aktionsstrom** im allgemeinen **„zweiphasisch“**, weil bei der Fortpflanzung der „Erregungswelle“ erst die der Reiz- oder Nerveneintrittsstelle nähere Ableitungsstelle „negativ“ wird gegen die entferntere, dann umgekehrt die letztere „negativ“ gegen die erstere.

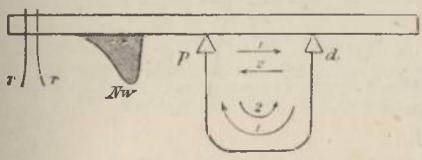


Fig. 117.
Schema des zweiphasischen Aktionsstroms. Die Negativitätswelle *Nw* bewegt sich in der Faser von den Reizelektroden *rr* erst über *p*, dann über *d* weg, so daß im Schließungsbogen erst ein Strom in der Richtung *1*, dann in 2 fließt.

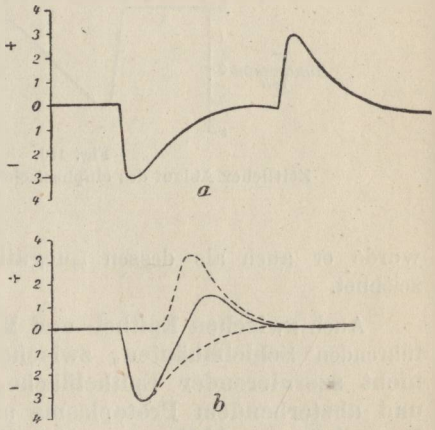


Fig. 118.
Zweiphasischer Aktionsstrom, *a* ohne, *b* mit Superposition der Phasen. Die Zahlen bedeuten die Spannung in Hundertel Volt, nach unten „negativ“ —; nach oben „positiv“ +.

Auch die Aktionsströme des **Herzens** — ausgeschnitten wie im unversehrten Körper befindlich — lassen sich ableiten und graphisch registrieren: das **menschliche „Elektrokardiogramm“** zeigt einen **zweiphasischen** Aktionsstrom des **Vorhofs** und dann einen **dreiphasischen** des **Ventrikels**, letzteres infolge des früher besprochenen Hin- und Rücklaufs der Erregung.

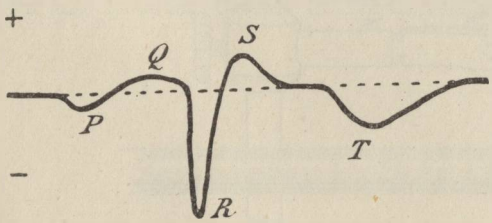


Fig. 119.
Menschliches „Elektrokardiogramm“ nach Einthoven. — *PQ* Zweiphasische Vorhof-, *RST* dreiphasische Ventrikelschwankung.

Tötet man an einem Muskel oder Nerven die von der Reizstelle **entferntere Ableitungsstelle ab,** so nimmt diese nicht an der Erregung teil; man erhält nur einen **„einphasischen“** Aktionsstrom; da dieser dem zwischen lebender und toter Stelle bereits fließenden Alterationsstrom (Demarkationsstrom, Ruhestrom) entgegengesetzt gerichtet ist,

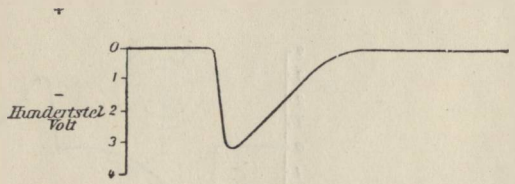


Fig. 120.
Zeitlicher Ablauf des einphasischen Aktionsstroms.

wurde er auch als dessen **„negative Schwankung“** bezeichnet.

Auch **zwischen Epithel- und Muskelseite** von drüsenführenden **Schleimhäuten, zwischen sezernierender und nicht szernierender Epithelfläche,** zwischen **lebendem und absterbendem Protoplasma** usw. hat man ähnliche **Potentialunterschiede,** deren Abgleichungen in einem äußeren Schließungsbogen **als *„Alterationsströme“ zusammengefaßt*** werden können.

Die Aktionsströme eines Muskels können **den Nerven eines andern Präparats,** welcher ihm aufliegt, reizen, ebenso wie ein Induktionsstrom oder ähnliches: **sekundäre Zuckung,** bzw. **Tetanus.**

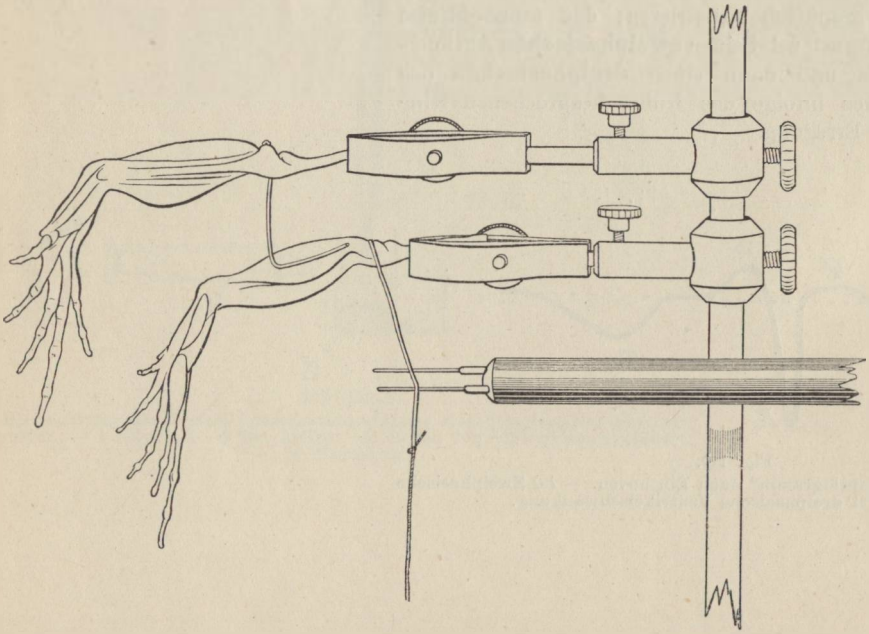


Fig. 121.
Versuchsanordnung zur Erzeugung der „sekundären Zuckung“. Nach Verworn.

Durch besondere **kettenartige Hintereinanderschaltung** der aktiven Elemente besonders wirksam gewordene Aktionsströme sind die **Schläge der elektrischen Organe der Zitterfische,** welche diesen als Verteidigungs- und Angriffs**waffe** dienen.

Bei dem von einem **konstanten Strome durchflossenen Nerven** lassen sich **extrapolar** (entsprechend der dort herrschenden Erregbarkeitsänderung) auch **Ströme** ableiten, welche **dem sog. polarisierenden Strome gleichgerichtet** sind und teils auch als Alterationsfolgen, teils als eigenartige Stromschleifen infolge „innerer" oder Grenzpolarisation (richtiger Ionenverschiebung) im Nerven gedeutet werden: ***elektrotonische Ströme.***

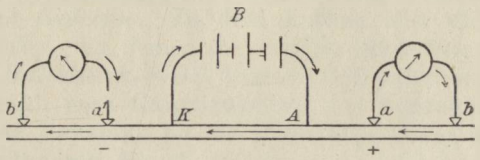


Fig. 122.
Die elektrotonischen Ströme des Nerven zwischen *ab* resp. $a^1 b^1$ sind dem durch die Batterie *B* durch ihn geschickten „polarisierenden Strome" (*A* Anode, *K* Kathode) gleichgerichtet.

Aber auch die übrigen **„bioelektrischen Erscheinungen"** können nach dem jetzigen Stande der Kenntnisse **nur auf dem Prinzip der *Konzentrationsketten*** (Flüssigkeitsketten) **verstanden werden,** indem offenbar durch die Stoffwechselvorgänge infolge der Erregung **Verschiedenheiten in der Ionenkonzentration** auftreten, **bei denen Diffusionsunterschiede infolge der Wirkung der protoplasmatischen Grenzschichten** der Elemente als sog. **„halbdurchlässige Membranen" eine große Rolle spielen.** Aber auch die **elektrische Erregung** kommt offenbar nur zustande durch ***Ionenverschiebung,*** und der Zusammenhang offenbart sich darin, daß das **Gesetz vom „negativen Aktionspotential" gewissermaßen das Spiegelbild ist vom „polaren Erregungsgesetz",** nach welchem die Erregung von der Kathode = negativen Elektrode ausgeht. Freilich fehlt es nicht an Stimmen, welche dessen Allgemeingültigkeit für alle lebenden Gebilde in Abrede stellen.

X. Nervöse Zentralorgane und spezielle Nervenphysiologie.

§ 133.

Die aus dem Medullarrohr entwickelten ***Teile des Zentralnervensystems*** unterscheiden wir als ***Rückenmark, Kopfmark*** (verlängertes Mark, medulla oblongata) und ***Gehirn.*** **In dem Aufbau** aller **dieser Teile** unterscheiden wir ferner die ***weiße Substanz*** und die ***graue Substanz,*** welch letztere allein **außer den Nervenfasern** auch noch **Ganglienzellen** und **Neuroglia** enthält. Die **graue Substanz** ist **im Rückenmark** und **Kopfmark um den inneren Kanal** (Hohlraum des Medullarrohrs) **angeordnet:** ***zentrales Höhlengrau;*** **beim Gehirn** finden wir außerdem die Bildung des ***Rindengraus.***

Die Zentralorgane sind, wie schon ausgeführt, **Orte der Übertragung und Entstehung von Nervenerregung** und in der **Verwickelung** dieser Vorgänge mit Rücksicht auf den **Übergang von Bahnen zu Bahnen** mit den **Schaltapparaten der Telephonzentralen** oder den **Stellwerken großer Bahnhöfe** verglichen worden. Das ***Funktionieren der Zentralorgane,*** d. h. die **Innervation der vom Nervensystem abhängigen „Akte“** muskulärer, sekretorischer usw. Natur **kann *auf drei verschiedene Arten* erfolgen:**

1. ***Automatische Innervation:*** Es ist **kein** Vorgang **in der Außenwelt** die Veranlassung zu diesem Vorgang; er vollzieht sich **aus „innerer Ursache“,** anscheinend von selbst, wie ein „Automat“.

Als **einziger** (immerhin sogar noch von einzelnen bestrittener) **Fall** muß die **Innervation der Atmung vom bulbären „Atemzentrum“** aus gelten; hier **bildet die Venosität des** dasselbe durchströmenden **Blutes** die Kohlensäureüberladung resp. der Sauerstoffmangel (s. früher) seiner nervösen Elemente **den „autochthonen“** (an Ort und Stelle entstehenden) **Reiz.** Die in vielen Punkten (Rhythmik!) analoge Automatie des Herzschlages wird von der myogenen Herztheorie der Muskelsubstanz des Herzens (Venenmündungen in die Vorhöfe) zugeschrieben; jedenfalls rührt sie nicht vom Zentralnervensystem her, von welchem man das Herz völlig isolieren kann, ohne daß seine Funktion aufhört.

2. ***Reflektorische Innervation:*** **Auf den äußeren Reiz folgt der** wenn auch verwickelte **Akt mit maschinenmäßiger Regelmäßigkeit in** nach der Erfahrung **stets voraussagbarer Weise;** man hat den Eindruck, als ob **die zum Zentralnervensystem gelangte Erregung von diesem zurückgeworfen wird, wie der** von einer spiegelnden Fläche **reflektierte Lichtstrahl.**

3. ***Willkürliche Innervation:*** Auf den äußeren Reiz sehen wir (bei einem anderen Menschen oder beim Tier) den Akt **manchmal** folgen, **manchmal nicht;** manchmal **in der einen Gestalt** und Stärke, manchmal **in der anderen;** wir sehen vom Nervensystem aus in Gang gesetzte Akte, welche wir mit äußeren Reizen oft gar nicht in Zusammenhang zu bringen vermögen, oder wenigstens nicht in unmittelbaren, sondern sie **antworten auf lange zurückliegende Einwirkungen** —, derart, daß wir, kurz gesagt, nach den Erfahrungen unseres eigenen Seelenlebens, insofern dasselbe uns den Eindruck des Handelns nach freier Wahl gibt, von Wollen, **Willkür** sprechen.

§ 134.

An den von den Zentralorganen aus in irgend einer der besprochenen drei Arten **innervierten *Muskelakten*** beobachten wir regelmäßig, daß normalerweise **kaum je ein einzelner Muskel, sondern *stets mehrere Muskeln* in bestimmtem,** für die betreffende Bewegung zweckmäßigem ***Zusammenarbeiten*** („Synergie") **in Tätigkeit versetzt werden,** daß die ***Intensität*** ihrer Kontraktion **in** dem zu erreichenden Zwecke, den vorhandenen äußeren Widerständen **entsprechender Stärke *abgestuft*** wird. **Ersteres** bezeichnet man als **Ordnung *(Koordination),* letzteres** als **Regelung *(Regulation)*** der Bewegungen. Wir haben ferner schon erwähnt, daß **willkürliche Handlungen** vielfach die **Antwort auf zeitlich lange zurückliegende Reize** bilden ***(Gedächtnis),*** sowie daß die **Koordination und Regulation von Bewegungen** usw. **mit der häufigen Wiederholung eine immer vollkommenere wird,** daß **überflüssige „Mitbewegungen" dabei unterdrückt werden *(Übung, Erziehung).***

§ 135.

Alle diese Tatsachen sind nur verständlich, wenn wir **im Zentralnervensystem** ***verwickeltere*** **aus Nervenfasern und Ganglienzellen** (resp. **Fibrillennetzen) zusammengesetzte** ***Apparate*** (eben den Schalt- oder Stellwerksvorrichtungen analog, siehe oben) **annehmen, welchen,** beziehentlich schon **deren Elementen, ganz besondere**

allgemeine Eigenschaften

zukommen.

1. Sie müssen **durch einen Reiz für später passierende Reize leichter zugänglich** werden: sog. ***Bahnung;*** dieselbe ist auch für die Korrelate **rein psychischer** Tatsachen unumgänglich anzunehmen: **Gedächtnis, Lernen.**

2. Der **Erfolg eines Reizes** muß **durch einen anderen** eventuell stärkeren, ebendahin gelangenden **Reiz vermindert oder ganz unterdrückt werden können:** ***zentrale Hemmung*** — **ebensogut wie zwei oder mehrere aufeinander folgende, auch gleichzeitig von verschiedener Seite kommende Reize, sich in ihrem Erfolge „summieren" können:** ***zentrale Summation.***

Daß Hemmung und Summierung auch **durch von zwei verschiedenen Bahnen an dieselbe Stelle gelangende Reize** zustande kommt, setzt natürlich das **Zusammenkommen mehrerer Bahnen an derselben Stelle** voraus, was **anatomische Tatsache** ist (in der Sprache der Neuronenlehre: **Herantreten der Endbäumchen mehrerer Neuronen niederer an eines höherer Ordnung).** Anderseits ist **Verzweigung der Bahnen** (in der Neuronenterminologie **Kollateralenbildung)** ebenfalls **anatomische Tatsache,** welche für das Verständnis der Synergien, Koordinationen und Willkürakte unabweislich ist.

Sehr starke intrazentrale Hemmung liegt den als ***Chokwirkungen*** insbesondere den Chirurgen wohl bekannten Hemmungen lebenswichtiger Funktionen durch starke sensible Reize bei schweren Verletzungen oder chirurgischen Eingriffen zugrunde.

§ 136.

Die **Zentralorgane** ***ermüden*** **viel** ***leichter*** **als die peripherischen Nerven.** Ihre leichte **Erstickbarkeit** (Empfindlichkeit gegen Sauerstoffmangel) und ihr **schnelles Absterben** nach dem Tode ($^1/_2$ bis 1 Stunde selbst beim Kaltblüter) haben weiterhin dazu beigetragen, ihnen einen sehr intensiven **Stoffwechsel** zuzuschreiben, der aber nach seinem absoluten Werte noch wenig untersucht, und gar in seinen Beziehungen zur geistigen Arbeit absolut unermittelt ist.

§ 137.

Das Rückenmark

ist **nicht,** wie die Alten dachten, **bloß nervöse Leitungsbahn** zum und vom Gehirn, — sondern das allerdings auch, daneben aber, worauf sein **zentrales Höhlengrau,** die grauen Säulen, deren Querschnitt die bekannte Schmetterlingsform zeigt, hinweist, ***selbständiges Zentralorgan.*** Als solches funktioniert es **ausschließlich *reflektorisch.*** Die durch seine Vermittlung zustande kommenden **Bewegungen geköpfter Tiere,** insbesondere Kaltblüter (Wischreflex des geköpften Froschs; wird mit der gekreuzten Pfote ausgeführt, wenn die gleichseitige amputiert wurde) sind zwar so **vollkommen koordiniert, verwickelt** und **weitgehend zweckmäßig,** daß man an ihre Willkürlichkeit resp. Bewußtheit geglaubt hat („Rückenmarksseele"), aber es handelt sich eben nur um

normale Reflexe,

welche ***stets koordiniert*** sind, während

pathologische Reflexe

unkoordiniert sein können und dann **Reflexkrämpfe** heißen (***Krämpfe*** können **auch autochthon,** so bei der Erstickung resp. Verblutung, **ausgelöst** sein). Man unterscheidet ***klonische,*** d. h. **zuckungsartige Krämpfe** von ***tonischen,*** welche in tetanischen Muskelkontraktionen sich äußern. Werden bei Aufhebung der Koordination **Antagonisten gleichzeitig innerviert,** so kommt es zum partiellen oder **allgemeinen Streckkrampf** oder **Starrkrampf** — ***Tetanus*** —, so beim **Wundstarrkrampf** und der **Strychninvergiftung,** welche mit erhöhter Reflexerregbarkeit einsetzt. (**Phenole** erzeugen dagegen vorwiegend **klonische** Krämpfe).

Der schließliche ***Strychnintetanus*** entspricht eben einer **allgemeinen Ausbreitung der Reflexe.**

Man unterscheidet nämlich weiterhin ***lokalisierte*** und ***ausgebreitete Reflexe.*** Bei lokalisierten antworten nur Muskeln in der Gegend (**„Niveau"**) und besonders auf der Seite des Reizes. Bei Steigerung der Reizstärke resp. der Reflexerregbarkeit findet **„Übergreifen"** des Reflexes insbesondere auf **höhere** (dem Kopfe nähere) **Niveaus,** sowie auf die **andere Körperhälfte** statt.

Als **Maß der Reflexerregbarkeit** hat man vielfach die **Dauer der** ***„Reflexzeit“*** genommen, d. h. der **Zeit vom Reiz bis zum Beginn der reflektorischen Muskelbewegung;** um den **Anteil des Zentralorgans selbst** an dieser Zeit, die **„reine Reflexzeit“** zu erhalten, muß man die **Leitungszeit** für den sensiblen und motorischen Nerven, sowie die **Latenzzeit** des Muskels und motorischen Nervenendapparats **von der gesamten** Reflexzeit **abziehen.** Man erhält so Werte von **höherer Größenordnung** als die genannten Zeiten, die aber mit der Stärke des Reizes und Erfolges (daher auch Maß der Erregbarkeit), sowie mit dem Umstande sehr wechseln, wie weit der Reflex sich ausbreitet; bei Übergreifen auf die andere Körperhälfte ist die Reflexzeit stets länger (**Querleitungszeit** durch die Kommissuren). **Mit der Ausbreitung wächst nämlich die Länge des**

Reflexbogens,

wie man die **Gesamtheit: afferente Bahn, Zentralapparat und efferente Bahn** nennt: ***lange*** **und** ***kurze*** Reflexbögen. **Erstere** werden vielfach **durch kurze,** in der grauen Substanz selbst liegende ***„Schaltneuronen“*** (Golgische Zellen dritter Ordnung) vermittelt, während die **langen Reflexbögen** sich der ***Kollateralbildung,*** insbesondere der in den weißen Seitensträngen verlaufenden **langen Schaltneuronen,** der **„Spinospinalfasern“** bedienen.

Die **durch das Rückenmark vermittelten Reflexe** sind **motorische** (Muskelbewegungen der Extremitäten und des Rumpfes), **vasomotorische** (Gefäßweiteänderungen ebendaselbst), endlich **sekretorische** (Schweißsekretion).

Die **letzteren beiden** Arten haben sowohl in den afferenten wie in den efferenten Bahnen **reichlich sympathische Neuronen mit den in den peripherischen sympathischen Ganglien und Nervennetzen eingeschalteten Ganglienzellen zu Vermittlern außer** denjenigen des **Rückenmarks** (autonome Innervation). Ein gleiches gilt für die **reflektorischen Funktionen der** Brust-, Bauch- und Beckeneingeweide. Insbesondere für die ***Defäkation,*** ***Urinentleerung*** und die ***männlichen*** und ***weiblichen Geschlechtsfunktionen*** liegen ***„Zentren“*** **im Lenden-** und **Sakralmark,** welche man **genauer** hat **„lokalisieren“** können, als es für die muskulären und vasomotorischen „Niveauzentren“ bislang möglich ist.

§ 138.

Wurzeln und Bahnen des Rückenmarks.

Die **motorischen,** zum Teil auch **vaso-** und **viszeromotorischen Nervenfasern verlassen das Rückenmark durch die „vorderen Wurzeln“,** deren **Durchschneidung motorische Lähmung** im betreffenden Niveau erzeugt. Die **sensibeln Nervenfasern treten in den hinteren Wurzeln ein** (mit ihnen verlaufen wohl auch etliche Vaso- und Viszeromotoren); **wo letztere das Spinalganglion trägt, ist die Vereinigungsstelle der beiden Wurzeln zum „gemischten“ Nervenstamm. Durchschneidung der Hinterwurzeln macht sensible Lähmung und,** dadurch bedingt, **Erschwerung der Koordination,** insbesondere **Regulierung der Bewegungen (Ataxie).** Die **Reizversuche** an den Wurzelstümpfen sind beim **Warmblüter** wegen der Mischung der Hinterwurzelfasern und dem Umbiegen sensibler für die Meningen bestimmter Nervenfasern in die vorderen Wurzeln **nicht eindeutig.** Der ***Satz*** von der ***zentripetalen Funktion der hinteren und zentrifugalen Funktion der vorderen Rückenmarkswurzeln*** **wurde entwickelt von *Ch. Bell*, Magendie und Joh. Müller.**

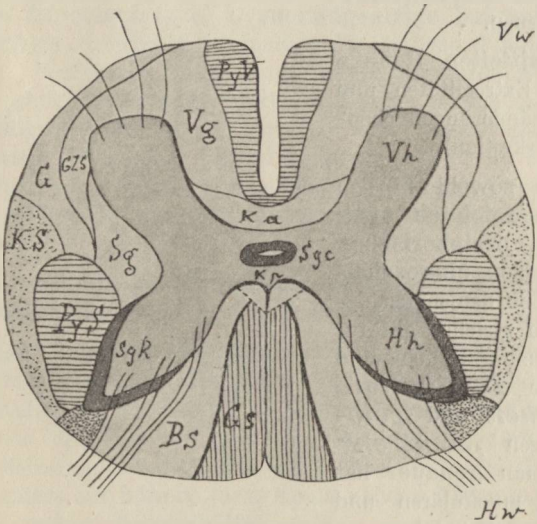


Fig. 123.

Rückenmarksquerschnitt, Leitungsbahnen. — *Vh* Vorderhorn, *Hh* Hinterhorn der grauen Säulen; *Sg R* Substantia gelatinosa Rolando; *Sgc* Substantia gelatinosa centralis; *Vw* vordere, *Hw* hintere Wurzelfasern; *Ka*, *Kp*, vordere, hintere Kommissur. *Py V* Pyramidenvorderstrangbahn, *Py S* Pyramidenseitenstrangbahn; *Vg* Vorderstranggrundbündel; *G* Gowersscher Strang, *GZS* Grenzzwischenschicht; *KS* Kleinhirnseitenstrangbahn, *Sg* Seitenstranggrundbündel; *Bs* Burdachscher Strang; *G* Gollscher Strang.

Die ***motorischen*** **Vorderwurzel*fasern*** nehmen ihren Ursprung als **Achsenzylinderfortsätze der großen multipolaren *Vorderhornzellen*** (Deiterssche Zellen), sowie **auch der Seitenhornzellen; die mit den Hinterwurzeln eintretenden *sensibeln Fasern* gelangen nicht direkt in die graue Substanz,** sondern **treten in die *weißen*** Hinter- und Seitenstränge ein, ***teilen sich*** **hier** jede Faser **in einen kürzeren absteigenden und längeren aufsteigenden Ast, deren horizontale** Zweige als sog. ***Kollateralen*** (siehe oben) **in die grauen Hintersäulen eintreten und dort teils** durch Vermittlung kurzer Schaltneuronen, welche die Verbindung zu gleich hochliegenden Vorderhornzellen darstellen, **Niveaureflexe vermitteln, teils an kleine Ganglienzellen der Hinterhörner herantreten, welche ihrerseits wieder horizontale Achsenzylinder in die Seitenstränge** (Gowerssches und Seitenstranggrundbündel) **schicken,** die hier genau wie die peripherische sensible Bahn **sich in einen längeren aufsteigenden und kürzeren absteigenden Ast teilen, deren Kollateralen,** wieder in die graue Substanz eintretend, mit viel höher gelegenen Vorderhornganglienzellen Verbindung herstellen, so also **die weitere Ausbreitung der Reflexe begünstigen durch Verbindung höherer und tieferer Rückenmarksabschnitte,** — daher der schon erwähnte Name ***Spinospinalfasern.***

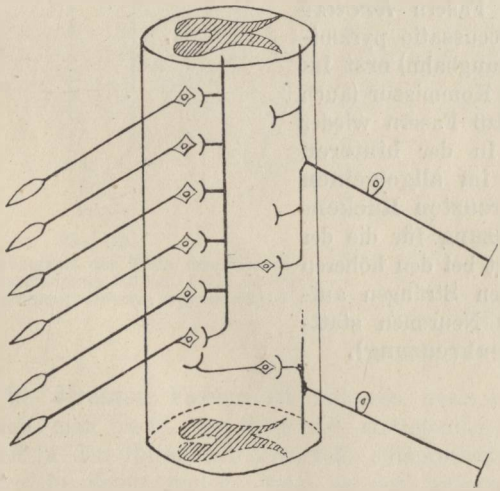


Fig. 124.

Schema der Reflexleitung im Rückenmark. Rechts oben eine eintretende sensible Faser mit Spinalganglienzelle, auf- u. absteigendem Ast und Kollateralen, deren eine an die Zelle einer „Spinospinalbahn“ herantritt, welche gleichfalls einen auf- und absteigenden Ast bildet, deren Kollateralen die Erregung auf zahlreiche motorische Vorderhornzellen (links) übertragen können. Im Gegensatz hierzu unten ein kurzer Reflexbogen mit Schaltzelle.

Drittens endlich treten die Kollateralen der ins Rückenmark eingetretenen peripherischen sensibeln Bahnen mit **Zellen** in Verbindung, welche die sog. **Stillingschen Kerne** oder Clarkeschen Säulen bilden, und deren **Achsenzylinder,** in den **weißen Seitenstrang eintretend** und darin **emporlaufend bis zum Kleinhirn,** die ***Kleinhirn-Seitenstrangbahn*** bilden, **eine der *direkten Bahnen vom Rückenmarksniveau bis zum Gehirn hinauf.*** Zum Teil bilden **auch die oberen Äste der peripherischen sensibeln Fasern derartige Bahnen,** sie verlaufen in den ***Gollschen Strängen und Burdachschen Keilsträngen,*** reichen aber (im Sinne der Neuronenlehre) **nicht über das Kopfmark** heraus, indem sich hier die **Nuclei des funiculus gracilis resp. cuneatus** befinden, **von welchen an neue** weiter empor zu den Basalganglien und der Hirnrinde steigende **„Neuronen“** zu rechnen sind.

Umgekehrt **finden an den motorischen Vorderhornganglienzellen ihr Ende** und gehen nicht etwa bis zu den Muskeln **Nervenfasern, welche von der grauen Hirnrinde bis zu jenen herabsteigen** und an der vordern untern Seite des Kopfmarks **in den als Pyramiden bekannten Hervorragungen verlaufen,** daher den Namen ***Pyramidenbahnen*** haben; ihr größerer und konstanter Anteil verläuft in den weißen Seitensträngen des Rückenmarks — **Pyramiden-Seitenstrangbahn** —, ein kleinerer weniger konstanter Teil in den Vordersträngen, **Pyramiden-Vorderstrangbahn.** Ein **Hauptteil** der Fasern ***kreuzt sich*** am untern Ende der **Pyramiden** (Decussatio pyramidum); ein anderer (die Pyramiden-Vorderstrangbahn) **erst im Rückenmark** in der vorderen oder weißen Kommissur (auch doppelte Kreuzung kann stattfinden, so daß Fasern wieder auf ihre Ausgangseite zurückgelangen). In der **hinteren oder grauen Kommissur kreuzen sich im allgemeinen „Schaltneuronen“,** welche also den **gekreuzten Rückenmarksreflexen** dienen, während die **Kreuzung** für die der **bewußten Sensibiltät** dienende Bahnen erst bei den höheren auf die in den Goll- und Burdachschen Strängen aufsteigenden peripherischen Fasern folgenden Neuronen statthat (wie wir sehn werden, in der **Schleifenkreuzung).**

Direkte Verbindungen der Peripherie und des Gehirns, durch welche das Rückenmark **Leitungsorgan** ist (vergleiche indessen unten), sind also die **Pyramidenbahnen,** die **Kleinhirnseitenstrangbahnen,** die **Fasern der Gollschen und Burdachschen Stränge** (Hinterstränge, **degenerieren bei der** als **Tabes** oder progressiven Ataxie, vulgo Rückenmarksschwindsucht bekannten „Systemerkrankung"); diese drei sind **in den obersten Rückenmarkspartien am dicksten und nehmen nach untenhin ab** bis zum Fehlen am Conus terminalis. Die ***graue Substanz*** ist **am stärksten dort, wo die meisten Fasern ein- und austreten,** die Wurzeln am stärksten sind; d. h. in der Höhe der **Extremitätengürtel:** Lumbal- und Zervikalanschwellung des eben dadurch daselbst auch verdickten Gesamtrückenmarks.

Die ***übrigbleibenden,*** wesentlich aus Spinospinalfasern zusammengesetzten Teile der Seiten- und Vorderstränge haben **in allen Niveaus annähernd gleiche Stärke.**

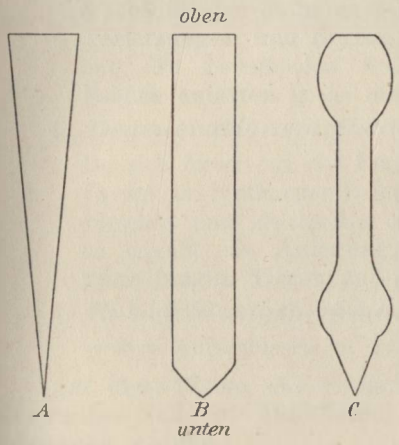


Fig. 125.
Relative Mächtigkeit der Teile des Rückenmarks in verschiedenen Höhen. — *A* direkte Bahnen, *B* Spinospinalfasern, *C* graue Säulen.

Für die **direkten Fasern** ist indessen noch zu bemerken, daß man nicht der Zahl der eintretenden, resp. austretenden in den Rückenmarkswurzeln entsprechend viele Nervenfasern in ihnen findet, was in den höheren Abschnitten zu einer enormen Fasermenge und Dicke des Organs führen würde, vielmehr findet offenbar durch die Verzweigung und Kollateralenbildung nach oben zu **„Reduktion der Leitungsbahnen"** auf einen geringen Teil statt.

Das **Funktionieren schon des einfachen Reflexbogens, erst recht aber der** schon in ihren allgemeinen Eigenschaften besprochenen und mit den letzten Ausführungen wenigstens für das Rückenmark anatomisch vorstellbar gemachten **„Koordinationsapparate“** ist nun aber **nur denkbar, wenn bei der *Verbindung* zwischen zwei Neuronen, resp. in den Fibrillenetzen der Ganglienzellen die *Erregung* nicht dem doppelsinnigen Leitvermögen der Fasern entsprechend in beiden Richtungen, sondern *nur in der einen Richtung,*** also z. B. **von den Spinalganglien her nur ins Rückenmark hinein** und in diesem aufwärts, dagegen **von den Pyramidenbahnen und Schaltneuronen nur in die Vorderhornganglienzellen** und motorischen Vorderwurzelfasen hinein, nicht umgekehrt ***laufen kann.*** Der **„spezifische Widerstand“**, welcher **in der einen Richtung viel größer sein sollte als in der anderen,** oder die **„ventilartige Einrichtung“**, welche die ***„Irreziprozität“*** der Leitung gewährleisten sollte, kann nur ein **Bild** sein für die morphotische und funktionelle Anordnung der Teile, über welche wir in dieser Hinsicht wenig wissen. Nicht einmal in der Frage nach dem **Zeitaufwand dort, wo die Erregung Ganglienzellen passiert** (nach Bethe nur deren Fibrillennetze), ist Übereinstimmung erzielt.

Nach den vorstehenden Ausführungen gilt für **Verletzungen des Rückenmarks,** daß **völlige quere Durchtrennung unterhalb** (bei Vierfüßlern „hinter“) **derselben völlige motorische und sensible Lähmung** bewirken muß. Durchschneidung **nur der vorderen Hälfte** bewirkt im allgemeinen **motorische,** Durchschneidung **der hinteren Hälfte sensible Lähmung,** während Durchschneidung nur der rechten oder linken symmetrischen Hälfte, wohl infolge der teilweise mehrmaligen Kreuzungen keine vollständigen Lähmungen einer Sphäre bewirkt.

§ 139.

Die **jetzige Kenntnis** von der Funktion der einzelnen Anteile des **Rückenmarks** ist darum auch **weniger durch die zwei**

Hauptmethoden

gewonnen worden, mit welchen im allgemeinen die Funktionen des Nervensystems untersucht werden, nämlich

1. ***Reizung und Beobachtung der Reizerfolge*** (Reizungen **am Rückenmark müssen sehr fein lokalisiert** und nicht zu stark erfolgen, weil sonst Hemmungen stattfinden) und
2. ***Durchschneidung und Beobachtung der Ausfallserscheinungen.***

   Vielmehr hat hier die
3. Methode, ***die histologische Untersuchung,*** insbesondere mit moderner Technik (Markscheidenfärbung), das meiste gezeigt, und zwar **unter Betrachtung der pathologischen Veränderungen bei Verletzungen und Erkrankungen,** bei welchen die mit der betreffenden Stelle zusammenhängenden **Fasern entarten** (siehe oben):
4. ***Degenerationsmethode.***

   Da sich ferner bei der **Embryonalentwicklung** die Fasern in bestimmter Reihenfolge mit Markscheiden versehen und gleichzeitig damit in Funktion treten, so erlaubt die **Anlegung von Verletzungen an ganz jungen Tieren** und das **Studium der**
5. ***Entwicklungshemmungen***

   weitere Aufschlüssen zu gewinne.

Auf diese Weise sind die **hauptsächlichen modernen Kenntnisse von den Funktionen des *Gesamtgehirns* gewonnen worden.**

§ 140.

Sein unterster Teil, das

***Kopfmark* (Medulla oblongata)**

ist die **obere Fortsetzung des Rückenmarks,** dessen **weiße Stränge** wir hier eine **etwas andere Anordnung** annehmen sehen, — derart, daß das beim Rückenmark vordere vorn unten zu beiden Seiten der Medianlinie tritt: Pyramidenfasern —, und das beim Rückenmark **hintere** — Kleinhirnseitenstrangbahnen, Burdachsche und Gollsche Stränge (letzterer als Funiculus gracilis) zusammen die **lateral** sitzenden **strangförmigen Körper** (Corpora restiformia, crura Cerebelli ad Medullam oblongatam) bildet. Der **Zentralkanal öffnet sich dabei** nach hinten oben **zur** flachen **„rautenförmigen Grube“,** welche durch Kleinhirn, Vela medullaria usw. zum vierten Hirnventrikel abgeschlossen wird.

Die im Rückenmark in Form kompakter Säulen aufgebaute Substanz des zentralen *Höhlengrau* (siehe oben) ***splittert sich* im Kopfmark *teils zu* einzelnen *„grauen Kernen“ auf*, teils geht sie mit ihren Ganglienzellen,** welche **zwischen** zahlreiche verwickelt durcheinanderlaufende **Nervenfasern eingestreut** erscheinen, **in den Aufbau der** unter dem Boden der Rautengrube liegenden ***„Formatio reticularis“* ein,** welche als **Substrat des Atemzentrums und übergeordneten Gefäßzentrums angesehen** werden darf.

§ 141.

Wie die Spinalnerven mit ihren motorischen und sensibeln Fasern **mit den** vordern und hinteren grauen **Rückenmarksäulen in Verbindung** stehen, **so mit den Kernen des Kopfmarks und weiter oben gelegener Hirnteile**

die Hirnnerven,

deren 4 letzte Paare an oberem Halsmark und Kopfmark, deren 5 vorhergehende Paare zwischen diesem und der Brücke, resp. zwischen dieser und den Hirnstielen ein-, bzw. austreten.

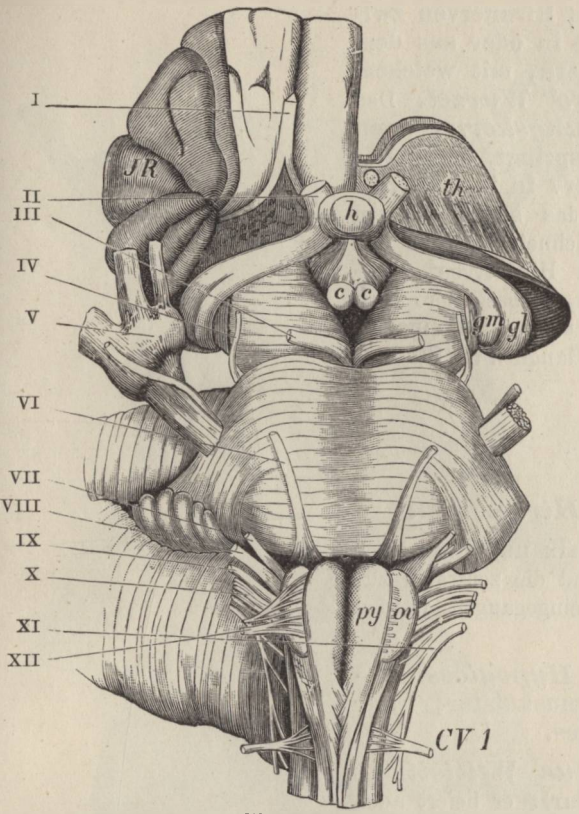


Fig. 126.
Der Austritt der Hirnnerven, nach Schwalbe. — *JR* Insula Reilii; *h* Hypophysis; *th* Thalamus opticus; *cc* corpora candicantia; *gm*, *gl* corpus geniculatum med. u. lat. *py* Pyramis; *ov* oliva inferior. *CV1* N. cervicalis I.

Während bei den Spinalnerven die **„Metamerie“** noch völlig gewahrt ist, und je eine motorische und sensible das Ganglion tragende ***(„äußere“)*** **Wurzel** zusammen einen **gemischten** Spinalnerven bilden, sind die **Hirnnerven** nach der üblichen Zählung **teils rein motorisch** oder **sensibel, teils gemischt,** der Differenzierung des oberen Teiles des Medullarrohrs zum Gehirn, wobei die Metamerie zurücktritt und der Aufsplitterung des zentralen Höhlengraus zu Kernen, entsprechend.

Man nennt den **Faserverlauf eines Hirnnerven zwischen seiner Ein-, resp. Austrittstelle in oder aus dem Gehirn und dem nächsten grauen Kern, mit welchem er in Verbindung steht,** seine ***„innere" Wurzel.*** Den **Kern unterscheidet man als *Ursprungskern*, wenn er als zentrifugaler Nerv von ihm entspringt, als *Endkern*, wenn er als zentripetaler Nerv in ihn eintritt. Letztere Art** Hirnnerven ist durch das seiner äußeren Wurzel anhängende **Ganglion** gekennzeichnet, welches den **Spinalganglien entspricht.** Wo den Hirnnerven **sympathische Fasern beigemischt werden,** insbesondere auch im **Schädelinneren** sind die **Ganglien** durchweg **sympathischer Natur,** ebenso wie **peripherische** Ganglien **im Stamm.**

§ 142.

Die

Funktionen der einzelnen Hirnnerven

können hier im Anschluß an das Kopfmark **nur ganz kurz angedeutet** werden. Auf ihre Kerne und die zentralen zugehörigen Bahnen kann nicht weiter eingegangen werden **(Histologie** des Zentralnervensystems!**).**

Das rein motorische zwölfte Paar — ***Hypoglossus*** — ist der **Bewegungsnerv der Zungenmuskulatur;** ferner des **M. geniohyoides** und **thyreohyoides.**

Das elfte Paar, der ***Accessorius Willisii*** ist motorisch **(Nacken- und Halsmuskulatur);** er liefert auch die **motorische Wurzel für** das zehnte Paar, **den N. vagus,** so daß dieser wichtige Nerv („pneumogastricus") **gemischt** wird.

Der **plexus nodosus** Vagi gehört zu seinen **sensibeln** Fasern, das **Ganglion iugulare** zu seiner **sympathischen** Beimischung.

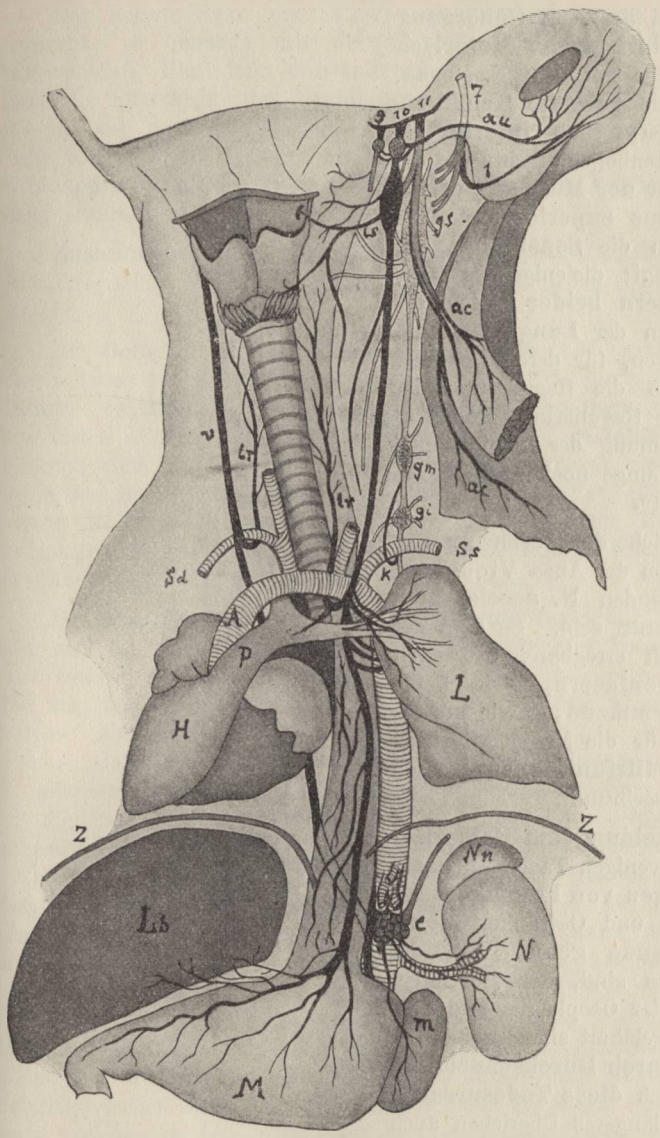


Fig. 127.

Verbreitungsgebiet des Vago-Accessorius nebst Verzweigungen des Sympathicus. *7* N. Facialis. *1* n. auricularis posterior profundus, *au* R. auricularis Vagi. *9, 10, 11* Wurzeln des *9, 10, 11* Hirnnerven. *Ls* Laryngeus superior, *Lr* Laryngeus recurrens, *gs*, *gm*, *gi* Ganglion cervicale supremum, medium, inferius. *K* Ansa Vieusseni. *V* Vagusstamm. *ac ac* Accessorius-Muskeläste. *A* Aorta; *Sd*, *Ss* Subclavia dextra, sinistra; *P* Pulmonalis; *H* Herz, *L* Lunge; *Lb* Leber; *M* Magen, *m* Milz, *N* Niere, *Nn* Nebenniere; *c* Ganglion coeliacum; *Z* Zwerchfell.

Der *Vagus* innerviert **sensibel äußeren Gehörgang** und **Trommelfell** durch den **Ramus auricularis. Motorisch** innerviert er den **Pharynx** zusammen mit dem N. glossopharyngeus, den **Ösophagus** und die **gesamte Kehlkopfmuskulatur** durch den **Ramus laryngeus inferior** s. recurrens, welcher links um den Aortenbogen, rechts um die Art. subclavia dextra herumbiegt. **Nur der Musculus cricothyreoideus** wird vom **N. laryngeus superior** motorisch innerviert, **welcher Ast** im übrigen die **Sensibilität** des **Kehlkopfs** und der **Trachea** bedingt; diejenige des **Ösophagus** beruht auf **sensibeln Fasern beider Laryngei.** Die **Rami pulmonales** N. vagi liefern der **Lunge sensible Fasern,** welche, wie wir schon sahen, für deren Dehnung besonders empfindlich sind und so die Regulierung der Atembewegungen (siehe oben über Regulierung von Bewegungen) hauptsächlich durch Hemmung der Inspirationen mit besorgen. Außerdem erhält die Lunge noch **motorische Fasern** für die **Bronchialmuskulatur.**

Die **Rami cardiaci N. vagi,** welche die **Herzhemmung** besorgen, dürften, ebenso wie die von der Ansa Vieusseni und dem Ganglion stellatum abgehenden **N. accelerantes** cordis eigentlich **sympathischer Natur** sein. Es sind der Willkür entzogene, aber reflektorisch erregbare, wie auch psychisch beeinflußbare **Viszeralnervenfasern,** — desgl. die **Magenfasern,** welche **bewegungshemmend,** sowie **sekretorisch und sekretionshemmend** für die Magensaftdrüsen sind. Auch **Darm-, Leber-** und **Milzfunktionen** werden durch **Viszeraläste des N. vagus** beeinflußt.

Beiderseitige Vagusdurchschneidung am Halse läßt im allgemeinen **Warmblüter** binnen wenigen Tagen **an einer Lungenentzündung durch Eindringen von Fremdkörpern** (Mundschleim, Speichel, Speisenteile und Getränke) in die Lunge („Schluckpneumonie") **zugrunde gehn,** weil der Kehlkopf und die Trachea gefühllos sind, der Hustreflex also nicht zustande kommt, ferner der Ösophagus und teilweise der Pharynx auch motorisch gelähmt sind, es also zu ständigem „Verschlucken" kommt. **Durch Durchschneidung unterhalb der Recurrentes** läßt sich **diese Todesursache vermeiden;** man beobachtet dann längeres Überleben auch mit allmählicher Frequenzzunahme der zuerst stark verlangsamten Atmung, aber stets mit großer **Labilität der Ernährung,** da die Funktionen des Magens und Darmes der Regulierung entbehren (Pawlow).

Das neunte Paar, der ***N. glossopharyngeus,*** ist gemischt, es **besorgt mit dem Vagus die motorische Innervation der Nn. constrictores pharyngis,** sowie auch der **Muskeln des weichen Gaumens** inkl. stylopharyngeus; außerdem beherrscht er die **Sensibilität des Pharynx** und ist **Geschmacksnerv,** indem er **mit den Sinnesapparaten der Zunge in nachgewiesener Verbindung steht.**

Zusammen einem gemischten Spinalnerven analog sind das achte Paar ***(Octavus)*** und das siebente ***(Facialis).***

Am **Octavus** unterscheidet man den lateralen **R. cochlearis** (von der Schnecke herkommend) und den medialen **Ramus vestibularis** (vom Vorhofsapparat herkommend). Von vielen wird **nur der erstere als „acusticus" gedeutet,** während **der andere dem** in den Vestibularapparat, insbesondere **in die Bogengänge verlegten „Sinn",** besser gesagt der unbewußten **Empfindung von passiven Bewegungen** resp. **Bewegungseinrichtungen und Winkelgeschwindigkeiten des Kopfes dienen soll.**

Der **Facialis** ist **motorisch und vasomotorisch.** Er gibt **auf seinem Wege durch den Fallopischen Kanal motorische und vasomotorische Äste** ab, welche zum Teil mit dem Trigeminus in Verbindung treten: den **N. petrosus superficialis maior** s. Vidianus, nach dem weichen Gaumen, den **N. stapedius** für den M. stapedius, **N. petrosus superficialis minor** mit sekretorischen Fasern für die Parotis, welche durch das Ggl. oticum am dritten Trigeminusast und dessen R. auriculotemporalis verlaufen. Er erhält diese Fasern erst selbst wieder durch Vermittlung des **N. tympanicus** Jacobsoni; endlich gibt er ab die **Chorda tympani,** welche sich dem Ramus lingualis des dritten Trigeminusastes anschließt und einerseits sekretorische und gefäßerweiternde Fasern für die Submaxillardrüse führt, anderseits auch sensorische (Geschmacks-) Fasern. Dieselben gehen zu dem einem Spinalganglion analogen Ganglion geniculi und von da als **Portio intermedia Wrisbergi** (zwischen siebentem und achtem Paar) zu einem Endkern, welcher als Teil desjenigen der Geschmacksfasern des N. glossopharyngeus angesehn werden kann. Die **Verzweigungen des Facialis im Gesicht dienen der mimischen Gesichtsmuskulatur,** dem **Schluß der Augen und des Mundes;** ferner innerviert er den hinteren Biventerbauch und M. stylohyoides (siehe unten).

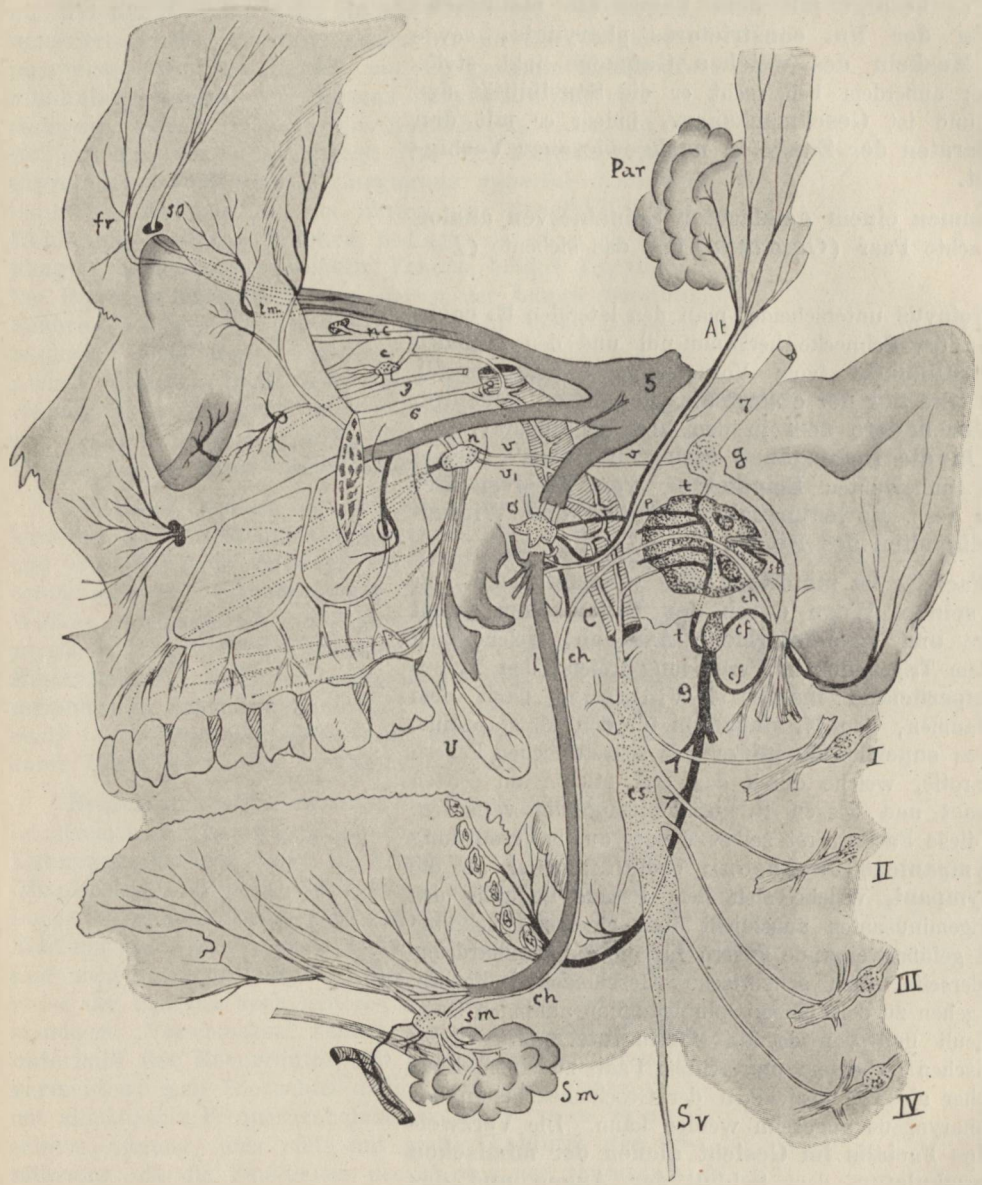


Fig. 128.

N. Trigeminus mit seinen Anastomosen, insbesondere zum Sympathicus. — *3* Oculomotoriusast zum M. obliquus inferior mit der kurzen Wurzel zum Ciliarganglion; *5* Trigeminus mit seinen drei Ästen; *6* Abducens; *7* Facialis; *9* Glossopharyngeus mit dem Ganglion petrosum. — *Sy* Halssympathicus mit dem Ganglion cervicale supremum *cs*; Ganglion geniculi *g*; Ganglion nasale s. sphenoplatinum *n*; Ganglion oticum *o*; Ganglion ciliare *c* mit langer Wurzel aus dem ramus nasociliaris des ersten Trigeminusastes und sympathischer Wurzel: Ganglion submaxillare *sm*. — R. frontalis *n* und supraorbitalis *so* des ersten Trigeminusastes. N. vidianus mit petrosus superficialis maior *v* und sympathischem Bündel v_1; Auriculotemporalis *At*. — *p* n. petrosus profundus; *t* n. tympanicus mit nervuli carotico-tympanici; *cf* comunicantes facialis; *st* n. stapedius; *ch* Chorda tympani; *l* n. Lingualis. *I, II, III, IV* Spinalnerven, *C* Arteria carotis interna; *Par* Gland. Parotis; *Sm* Submaxillardrüse; *U* weicher Gaumen.

Vom N. Quintus oder ***Trigeminus*** entspricht die **vordere, motorische Wurzel** der vorderen Wurzel und die **hintere sensible Wurzel** mit dem **Ganglion** semilunare Gasseri der hinteren Wurzel eines Spinalnerven. Er **beherrscht** durch die auf seine sämtlichen drei Äste sich verteilenden Fasern der letzteren **die Sensibilität am Kopfe** außer den in dieser Hinsicht vom N. vagus und glossopharyngeus versorgten Partien, er **erteilt durch die Gesichtsanastomosen dem Facialis „rückläufige Empfindlichkeit“.** Er bezieht **vom Sympathicus Gefäßnerven** für das Auge **(Ganglion ciliare,** die pupillenerweiternden Fasern sollen ohne „Neuronenwechsel“ vom Halssympathicus her bis zur Iris durchgehn). Sein **dritter Ast** erhält vom Sympathicus **Gefäß- und Sekretionsfasern** (Ganglion submaxillare) für die **Speicheldrüsen am Mundboden, vom Facialis** (Chorda) **sekretorische** (dünnflüssiger Chorda- und dickflüssiger Sympathicusspeichel). Er führt auch **Fasern für die Schweißdrüsen** des Gesichts; die **Äste für die Tränendrüsen** (ramus lacrymalis resp. communicans lacr.) des ersten und zweiten Hauptastes sollen auch vom **Facialis** herstammen.

Die **motorische Wurzel** beherrscht durch den dritten Hauptast die **Innervation der Kaumuskeln** (Mm. masseter, temporalis, pterygoidei, mylohyoides und vorderer Biventerbauch, während der hintere Biventerbauch und M. stylohyoides vom Facialis innerviert werden.

Die **Facialisdurchschneidung** oder **pathologische Leitungsstörung** liefert das **typische Bild einer rein motorischen Lähmung;** ist sie **nur auf einer Seite** vorhanden, so hat man das für die einseitige ***Facialislähmung*** charakteristische **„schiefe Gesicht“;** bei **beiderseitiger** ist es **maskenhaft starr.** Schließen des betreffenden Auges, Pfeifen, Lachen sind unmöglich, Sprechen und Kauen erschwert.

Rein sensible Lähmung ist experimentell zu bewirken und erfolgt jetzt öfter auch beim Menschen operativ durch die ***intrakranielle Durchschneidung der hinteren Trigeminuswurzel (Exstirpation des Ganglion Gasseri);*** Totalresektion beider Wurzeln macht natürlich auch Kaumuskellähmungen. Bei den neueren derartigen Operationen **beim Menschen** scheinen die **Ernährungsstörungen** zu fehlen oder **zurückzutreten,** welche früher beim Tier regelmäßig beobachtet wurden — **Hornhautentzündung** und Verschwärung mit Zugrundegehn des ganzen Auges; Wundreiben der Mund- und Wangenschleimhaut, abnormes Wachstum der Zähne und Kiefer — und

welche eifrig für die **Existenz rein trophischer,** d. h. nur der Ernährung dienender **Nervenfasern** ins Feld geführt wurden. Jedenfalls spielt die **Funktionsstörung,** insbesondere Fühllosigkeit, größere Schutzlosigkeit gegenüber Fremdkörpern und Infektionskeimen auch hier eine **ähnliche Rolle wie bei der** schon besprochenen **Lungenentzündung nach beiderseitiger Vagusdurchschneidung.**

Von den

Augenmuskelnerven

dient das sechste Paar, der ***N. abducens,*** der ausschließlichen motorischen Innervation der **Mm. recti laterales,** das vierte Paar, ***N. trochlearis,*** derjenigen des gleichnamigen, auch **obliquus superior** genannten Augenmuskels. **Alle übrigen Augenmuskeln** werden vom ***Oculomotorius*** (dritten Paar) innerviert, **ebenso** der **Levator palpebrae superioris,** ferner der **Ciliar-** (Akkommodations) **Muskel** und der **Sphincter iridis** (Nn. ciliares longi).

Das **sogenannte zweite und erste Hirnnervenpaar sind in Wirklichkeit Teile des Großhirns** und mit diesem zu besprechen.

§ 143.

Das ***Kopfmark*** **wird durch die in ihm stattfindenden Beziehungen zwischen zentripetalen und zentrifugalen Hirnnerven, welche lebenswichtige Funktionen innervieren und** (durch Sensibilität) **regulieren, zum** ***Sitz*** **der** ***lebenswichtigen*** **übergeordneten**

Zentra für die Atmung und die Gefäßinnervation.

Seine **Zerstörung** (insbesondere der Gegend des Calamus scriptorius — **„Lebensknoten“**) ist **tödlich** (Genickbruch). **Pathologische Veränderungen** in ihm bewirken **Erschwerung der** durch seine Vermittlung zustande kommenden willkürlichen und reflektorischen **Akte des Schluckens** (siehe früher) **und Sprechens** — **Hypoglossuszentrum** —, zu welchem letzteren in den unteren **Oliven ein Koordinationsapparat** vorzuliegen scheint, und **töten schließlich durch Lähmung der Atmung:** Symptome der **„Bulbärparalyse“.**

Natürlich ist das Kopfmark **vor allem auch Leitungsorgan** zu und von den übrigen Hirnteilen und bildet **mit der Brücke und den Hirnstielen zusammen den** ***„Hirnstamm“,*** auf welchem zunächst die **Basalganglien** aufsitzen, d. h. die graue Substanz um die Hirnventrikel herum **(zentrales Höhlengrau des Gehirns): Corpora quadrigemina, thalami optici** und **Corpora striata.**

Diese

„*Basalganglien*“

sind ebenso wie entsprechende Abschnitte der grauen Säulen des Rückenmarks, die Formatio reticularis, die Oliven u. a. **Koordinationsapparate für Reflexakte, teils einfacherer** — wie z. B. die **Vierhügel für die Pupillenverengerung auf Lichteinfall** —, **teils sehr komplizierter Art,** wie **Lokomotions-, Greifbewegungen** usw., von denen wir wissen, daß sie recht wohl auch ohne wirkliche Teilnahme des Bewußtseins, somit unabhängig von der Mitwirkung der grauen Hirnrinde **(„subkortikal“) ausgeführt werden können.** Sie stehen zu diesem Behufe **mit den im Gehirn weiterlaufenden spinalen Bahnen,** wie **auch mit denjenigen der Hirnnerven in Verbindung;** während **ein Teil derselben zwischen ihnen direkt bis zur, resp. von der Rinde läuft.**

§ 144.

Sowohl ein **Teil der** in den **Corpora restiformia** enthaltenen Bahnen (Crura cerebelli ad medullam oblongatam), als auch **von der Rinde und den Basalganglien herkommende Fasern** (Crura cerebelli ad corpora quadrigemina) **laufen zum**

Kleinhirn,

zwischen dessen beiden Hemisphären außerdem zahlreiche **transversal laufende Fasern** eine Kommissur bilden, welche mit anderen **horizontal umbiegenden** Fasern die **quere Masse der** zwischen Kopfmark und Hirnschenkeln vorragenden ***Brücke*** (Pons Varoli) bilden. Dem **Kleinhirn** werden so **Eindrücke der gesamten Sensibilität,** sämtlicher Sinnessphären, einschließlich des gesamten Hautsinnes, Muskelsinnes und Lagegefühls zugeleitet und werden von ihm **für die *Regulation der Bewegungen*** im obengedachten Sinne **verwendet. Verletzungen** und Schwund des Kleinhirns machen durchaus nicht psychische Störungen, auch nicht Aufhebung des subjektiven Orientiertseins, machen aber **kraftvolle** und ihrem **Zweck entsprechende Bewegungen** besonders der Körpermuskulatur wegen des Ausfalls der Regulierung **unmöglich. Einseitige Verletzungen können** im Tierversuch ebenso wirken, **wie überhaupt Eingriffe am Hirnstamm,** nämlich

Zwangsstellungen und Zwangsbewegungen

hervorrufen (**Reitbahnbewegung, Drehung** des Körpers **um seine Achse** usw.), welche jetzt wesentlich auf **einseitige Ausfälle der *Sensibilität*** bezogen werden, infolge deren der Eindruck abnormen Verhaltens der Außenwelt (halbseitiger Ausfall) resp. abnormer Körperstellungen hervorgerufen wird. Die dazukommenden **Affektzustände** resp. Antrieb zu **Fluchtbewegungen lösen dann die „Zwangsbewegungen“ aus.**

Beim *Menschen* gehört hierher das Gefühl des *Schwindels* bei raschem Rotieren (Tanzen, Karusselfahren), nach dessen Aufhören man den Eindruck hat, als rotiere die Außenwelt in entgegengesetztem Sinne. Als **Zwangsbewegung** ist **der bei solchem Rotieren auftretende**

„Nystagmus“

aufzufassen, d. h. **ruckweises Vorrücken der Augäpfel in der Drehrichtung und langsames Wiederzurückgehen.**

§ 145.

Sowohl direkte Bahnen, wie auch solche, welche irgendwo durch Verbindung mit Koordinations- oder Regulationsapparaten **unterbrochen** sind, **verlaufen oberhalb der Brücke in den**

Hirnschenkeln

— Pedunculi cerebri — und zwar

die ***motorischen*** Fasern wesentlich im **Hirnschenkel*fuß*** (Pes pedunculi),

die ***sensibeln*** wesentlich in der **Hirnschenkel*haube*** (Tegmentum pedunculi), **in letzterem** ein offenbar koordinatorischen Zwecken dienender **grauer Kern** (Nucleus tegmenti). **Außen an der Hirnschenkelhaube** ist bereits die als ***Schleife*** (Laqueus) bezeichnete **Spiraldrehung der Fasern** wahrnehmbar, an deren **hinterem Ende** die der Pyramidenkreuzung entsprechende zerebrale **Kreuzung** sensibler Bahnen stattfindet; **„Schleifenkreuzung“.**

Auch die oberen Bahnen der **Hirnnerven** erfahren **irgendwo im Gehirn eine Kreuzung,** aller oder eines Teils ihrer Fasern, **mit Ausnahme des N. abducens.**

Die **Kreuzung der Nn. optici,** welche oberhalb derselben Tractus optici heißen, und deren Wesen als Hirnteile bereits erwähnt wurde, ist als ***Chiasma opticum*** an der Hirnbasis bekannt. Über die sich kreuzenden und nichtkreuzenden Fasern derselben siehe später.

Die **Fortsetzungen der in den Großhirnschenkeln enthaltenen direkten Bahnen** finden sich zunächst wieder in der sog. ***inneren Kapsel*** des Corpus striatum, und zwar in deren **hinterem Drittel,** und wieder in dessen **vorderem** Teil die **motorischen,** im **hinteren** Teil die **sensiblen** Fasern. **(Blutung in die innere Kapsel häufiger Befund bei „Schlaganfällen"; gekreuzte motorische und sensible „Halbseitenlähmung" — „Hemiplegie").**

Weiterhin bilden die **direkten Bahnen zusammen mit den „Ausstrahlungen der großen Ganglien mantelwärts"** die sog. **Markstrahlung** oder ***„Stabkranzfaserung"*** (das ***letzte Projektionssystem*** des Zentralapparats nach der Meynertschen Terminologie); außerdem finden sich **in den weißen Markmassen des Großhirns, die die beiden gleichwertigen Seiten verbindenden *„Kommissurfasern"*,** — darunter **neben den verschiedenen kleinen** die **große Kommissur** oder der ***Balken,*** ferner **Fasern, welche in der nämlichen Hemisphäre verschiedene Rindenteile miteinander verbinden, die**

„Assoziationsfasern"

(Assoziation = Gedankenverbindung).

Der **histologische Zusammenhang der Markfasern mit den Elementen der Großhirnrinde** ist noch sehr im Dunkeln, die Hirnforschung in dieser Hinsicht noch in den **ersten Anfängen** begriffen.

§ 146.

Die

Großhirnrinde

ist der **Sitz von Erregungs- und Auslösungsvorgängen, an welche sich** wenigstens der **Hauptteil der psychischen Erscheinungen** — des ***„Seelenlebens"*** — **knüpft.** Die **Art** dieses Zusammenhangs ist Objekt teils der **„Erkenntnistheorie",** teils der physiologischen oder sog. **„experimentellen" Psychologie.**

Die **relative Größe und morphologische Entwicklung des Großhirns** in der Wirbeltierreihe **entspricht** so ziemlich **dem Grade der Intelligenz.** Auch **beim Menschen** (verschiedene Rassen, größeres Hirngewicht beim männlichen gegenüber dem weiblichen Geschlecht, große Hirngewichte bei hervorragenden Männern) ist die Bedeutung der Hirngröße für die Intelligenz betont worden; indessen spielt wohl eine **bedeutendere Rolle der**

Windungsreichtum,

welcher wieder **Oberflächenvergrößerung** und damit **relatives Überwiegen der Rindensubstanz** ermöglicht.

Anderseits: **Entwicklungshemmungen** der Hirnrinde **durch abnorme Schädelbildung; Mikrokephalie** stets mit **Blödsinn** verbunden.

Durchschnittliches Gewicht des Gesamtgehirns beim erwachsenen Menschen:

1200 bis 1400 Gramm.

Exstirpation der Großhirnhemisphären erzeugt bei Tieren einen **künstlichen Zustand des Stumpfsinns oder Blödsinns:** „Reflexmaschine"; über den Grad der Erhaltung des „Trieblebens" sind die Ansichten geteilt.

In der Großhirnrinde *treten* aus „Empfindungselementen" zusammengesetzte *„Empfindungskomplexe" ins Bewußtsein,* so daß wir uns die **Gegenstände der Außenwelt, durch welche sie erzeugt wurden, *„vorstellen"*** können.

Bei **pathologischen Zuständen gesteigerter Erregbarkeit der Elemente** der Großhirnrinde kann es zu **Empfindungen und Vorstellungen von gleicher Intensität kommen, wie sie durch äußere Objekte ausgelöst werden, ohne daß solche wirklich vorhanden** sind:

(„Zentrale") **Sinnestäuschungen** oder ***Halluzinationen*** (spielen bei Geisteskranken eine große Rolle). Die Träume des Schlafenden (siehe unten) sind eine Art physiologischer Halluzinationen.

Streng unterschieden werden müssen die Empfindungen **weit geringerer Intensität** resp. Vorstellungen weit **geringerer Deutlichkeit,** welche **an früher stattgehabte** von der Außenwelt ausgelöste **anknüpfen, auch willkürlich erzeugt werden** können und als

Erinnerungen, Gedächtnisbilder (wenn lebhaft!) bezeichnet werden.

§ 147.

Eine **strenge**

Lokalisierbarkeit

der Korrelate psychischer Vorgänge dürfte ***nicht*** anzunehmen sein, — nach dem durchaus **gleichartigen Aufbau** aller Rindenteile und den Erfahrungen über **große Rindendefekte ohne Störung der Geistestätigkeit** bzw. Intelligenz.

Indessen müssen die **Gegenden, wo die Fasern der Markstrahlung zu den Elementen der Rinde in Beziehung treten,** notwendigerweise **lokalisierte Bedeutung** haben sowohl **für die Innervation willkürlicher Bewegungen** usw., soweit es sich um efferente, als auch **für das Bewußtwerden von Empfindungen,** soweit es sich um afferente Bahnen handelt.

In der Tat haben **Reizversuche** (Fritsch und Hitzig) sowie **Exstirpationen** (H. Munk) in Übereinstimmung mit **klinischen Erfahrungen** eine **derartige Lokalisation** sichergestellt, so daß man von

motorischen und sensorischen Rindenfeldern

(weniger gut „Rindenzentren")

redet.

Elektrische Reizung der Hirnrinde in der **Gegend der Zentralwindungen** hat je nach dem Orte derselben synergische **Bewegungen der Muskulatur gewisser Körpergegenden** zur Folge — Arm, Bein, Nackenmuskulatur usw. —; bei Tieren Reizung entsprechender Rindengegenden, so beim **Hund** des **Gyrus cruciatus.**

Diese Reizerfolge haben ein **langes Latenzstadium** und werden **durch tiefe Narkose aufgehoben,** was dafür ins Feld geführt wird, daß sie durch Vermittlung von Rindenelementen zustande kommen. Sie erfolgen nämlich auch nach Abtragung der Rinde und Reizung der weißen darunterliegenden Markmasse, mit kürzerer Latenzdauer. **Zu starke** Reizung löst einen **epileptischen Anfall** aus (siehe die sog. Rindenepilepsie).

Läsionen oder Abtragung dieser **„*Parietalgegend*“** der Rinde haben **Lähmung resp. Parese der betreffenden Muskulatur** auf der **gekreuzten** Seite zur Folge, sowie **Unempfindlichkeit** der Haut, Aufhebung des Muskel-, Lagegefühls usw. in der nämlichen Körpergegend. Beim **Tiere bilden sich** diese Ausfallerscheinungen **schnell zurück** und können auch beim Menschen zurücktreten, offenbar durch **„vikariierendes“ Eintreten anderer Rindenteile.**

Zerstörung der Rinde des ***Occipitallappens*** macht **Ausfall des Bewußtwerdens der** halb von der betreffenden Seite, halb von der anderen Seite (siehe später) ausgelösten **Gesichtsempfindungen** — „Rinden- oder Seelenblindheit“; **Zerstörung des *Schläfenlappens* Ausfall der bewußtwerdenden Gehörsempfindungen** — Seelen- oder Rindentaubheit (Grundlage der „Worttaubheit“, akustischen oder **„amnestischen Aphasie“**). In der ***dritten linken Stirnwindung,*** insbesondere in der **Insula Reilii** ist ein bewußtes **Innervationsfeld** („Artikulationszentrum“) **für die Sprechorgane** enthalten. Auf Läsion dieses schon von Broca dem Älteren angegebenen **„*Sprachzentrums*“** beruht die **„motorische Aphasie“.**

Die **Rindenlokalisation für Geruch und Geschmack** ist neuerdings **unsicher** geworden.

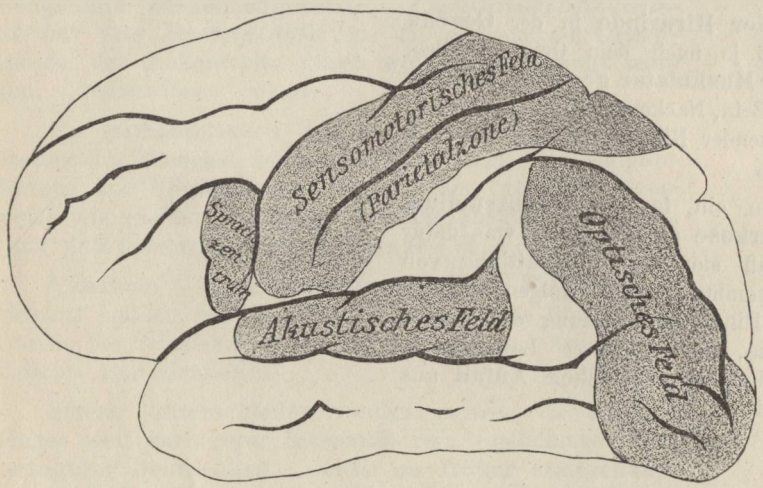


Fig. 129.
Hirnrindenfelder des Menschen.

§ 148.

Beim Menschen sind im allgemeinen die **Folgen rechtsseitiger Rindenläsionen weniger bedeutend als diejenigen linkseitiger,** indem der

„Rechtshändigkeit“

eine

„Linkshirnigkeit“,

d. h. bedeutendere Ausschleifung der Bahnen usw. in der linken Großhirnseite **entspricht. Umgekehrt** natürlich **bei**

„Linkshändern“.

§ 149.

Vielfach erforscht ist die

Zeitdauer einfachster psychischer Prozesse:

Die **Zeitdauer zwischen einem verabredeten Signal und einer verabredeten motorischen Antwort** (z. B. auf einen Taster drücken auf einen Schalleindruck hin usw.) wird als

Reaktionszeit

bezeichnet und kann durch ein genaues **Uhrwerk** (Hipps Chronoskop) oder mittels der **graphischen Methode** (zwei Signale und Zeitkurve) bestimmt werden. Sie **fällt verschieden lang aus,** je nach der **Art des Eindrucks** (optische, akustische, taktile R.), je nach dem **Grade der Ermüdung, Zerstreutheit** usw. (Begriff **der Aufmerksamkeit oder „Attention“**), wird verlängert, wenn auf verschiedene Reize verschieden zu reagieren ist usw. Auch hier müssen die Leitungs- und Latenzzeiten **subtrahiert** werden, um die **reine für die Vorgänge im Zentralnervensystem verbrauchte Zeit** zu haben.

§ 150.

Periodisch auf einen Anteil jeder 24 Stunden — physiologisch die **Nacht** (außer bei „Nachttieren“) — tritt ein **Ruhezustand der Großhirnrinde** und damit der von ihr innervierten Willkürbewegungen ein, welcher als

Schlaf

bezeichnet wird. Herztätigkeit, Atmung, Verdauungs- und Resorptionsvorgänge, Leber- und Nierensekretion usw. nehmen in ihm ihren Fortgang.

Vorstellungs- resp. Assoziationstätigkeit der **Hirnrinde** hat vielfach **während des Schlafes** statt (***Träume;*** siehe das oben über Sinnestäuschungen gesagte). **Eindrücke auf die Sinnesorgane** werden aber **nicht empfunden, wenn sie nicht eine weit höhere Intensität erreichen, als der Reizschwelle im „Wachzustande" entspricht, in welchem Falle sie den Schlaf unterbrechen, „*aufwecken*".** Durch die **dazu nötige Intensität** hat man die **„*Tiefe*" des Schlafs gemessen.** Sie erreicht im Laufe der Nacht ein Maximum, von welchem sie allmählich absinkt bis zum von Selbstaufwachen.

Der Schlaf soll zustande kommen durch ein Absinken der „dissimilatorischen Erregbarkeit" des Nervensystems, vielleicht durch physiologische Stoffwechselprodukte, und **während des Schlafs überwiegen** die „assimilatorischen Prozesse über die dissimilatorischen" **(Aufbauvorgänge über die Abbauvorgänge),** bis **mit neuem Vorrat die „Erquickung" eingetreten** ist. Die **„*Narkotika*"** und ***Schlafmittel*** sollen die Aufbauvorgänge zugleich mit den Abbauprozessen lähmen, aber zur Einleitung physiologischen Schlafs unter Umständen zweckmäßig sein, indem sie die **pathologisch gesteigerte Erregbarkeit des Gehirns vermindern.**

Hypnose und hypnotische Suggestion gehören in die **Psychopathologie.**

§ 151.

Das

sympathische Nervensystem

enthält, wie wir wissen, **Zentra und Bahnen, welche im Zerebrospinalsystem liegen,** resp. **mit den Spinal- und Zerebralnerven aus ihm heraustreten.**

In der **Peripherie** ist es vor dem Zerebrospinalsystem dadurch **ausgezeichnet,** daß es **zahlreiche Ganglienzellen** enthält, zum Teil in den peripherischen symphathischen **Ganglien,** welche zum Teil sogar die Auslösungsstationen für **selbständige** („autonome") **peripherische Reflexe** bilden können, und durch seine ***geflechtartige*** **Verbindung der peripherischen Bahnen,** welche **bis in die Muskellager der Eingeweide** (Meißnerscher und Auerbachscher Plexus des Darmes) hereinreicht. **Ob** solche Nervenplexus in sich peristaltisch kontrahierenden Schläuchen, wie Darm und Ureter die **Leitung** besorgen, oder ob diese von Muskelzelle zu Muskelzelle direkt erfolgt, ist teilweise noch **streitig,** ähnlich wie beim Herzen.

Hauptgebiete der sympathischen Innervation sind die ***Innervation der Eingeweide und Blutgefäße,*** insbesondere auch der ***Geschlechtsteile*** **(Plexus hypogastricus und sacralis, Nervus erigens** usw.), auch der **Hautmuskeln für die Haare (Pilomotoren)** usw. Was nicht schon behandelt wurde, ist mit dem bei Mensch und Tier zum Teil differierenden und noch lange nicht vollständig durchforschten **anatomischen** Bau zusammenhängendes **Detail.**

Bemerkenswert ist die schon erwähnte **Fähigkeit** gewisser Teile **des sympathischen Systems, vom zerebrospinalen *unabhängig zu funktionieren,* insbesondere bei Läsionen des letzteren** (Wiederherstellung der vaso- und viszeromotorischen Funktionen, Fähigkeit zur Geschlechtsfunktion bei Tieren mit verstümmeltem Rückenmark, Goltz): **autonomes Nervensystem.**

XI. Allgemeine Begriffe der Sinnesphysiologie und sog. niedere Sinne.

§ 152.

Jedes „Aufnahmeelement“ eines Sinnesorganes vermittelt durch die „spezifische Energie“ der mit ihm verbundenen Nervenfaser, resp. ihre Verknüpfungen im Gehirn, insbesondere dessen grauer Rinde, **ein sog. „*Empfindungselement*“ oder eine „Elementarempfindung“, von denen sich stets mehrere zum *Empfindungskomplex* vereinigen.** Aber schon **an jeder Elementarempfindung** haben wir **zu unterscheiden**

1. die ***Stärke*** oder ***Intensität*** und
2. die ***Art*** oder ***Qualität*** der Empfindung. Hierzu kommt noch, freilich bei den verschiedenen Sinnen sehr verschieden ausgesprochen, **eine Eigenschaft, kraft welcher die die einzelnen Empfindungselemente** oder auch aus ihnen zusammengesetzten Komplexe **erzeugenden äußeren Reize zueinander räumlich orientiert werden;** man bezeichnet diese Eigenschaft als
3. das ***Lokalzeichen*** einer Empfindung.

Was die Intensität einer Empfindung **als Erfolg des Reizes** auf das Sinnesorgan **betrifft,** so haben wir auch hier die

Reizschwelle, d. h. den **Reiz, welcher eine gerade eben merkliche Empfindung hervorruft,** weiterhin **Anwachsen** der Empfindungsintensität mit dem Anwachsen der Reize **bis zu einem Maximum.**

Von besonderem Interesse ist hier nun die sog. **Unterschiedsempfindlichkeit** oder ***Unterschiedsschwelle,*** d. h. der **Grad, um welchen ein Reiz verstärkt oder vermindert werden muß, damit der Unterschied eben merklich ist;** es kann für alle Sinne ungefähr als richtig gesetzt werden, daß der **Unterschied,** um gemerkt zu werden, **um so größer** sein muß, **je stärker der Reiz selbst** ist. (Das Zucken einer elektrischen Bogenlampe z. B., das eine Schwankung der Lichtstärke um viele Kerzenstärken darstellt, wird nicht anders empfunden als das Flackern einer Kerze, wobei die Lichtstärke um Bruchteile einer Kerzenstärke schwankt.) **Webersches Gesetz.**

§ 153.

I. Hautsinne, Muskelsinn, Lagegefühl.

Von den **Empfindungsqualitäten,** welche bei der volkstümlichen Unterscheidung von fünf Sinnen als **„Gefühl“** zusammengefaßt werden, kommen die **meisten durch Einwirkung auf in der *Oberhaut* gelegene Sinnesorgane, resp. Aufnahmeelemente** zustande.

Zu letzteren gehören:

α. **Tastzellen** (Merkel-Grandry) und

β. **Endkolben** (Krause); zu letzteren rechnet man auch
die **Meißnerschen Tastkörperchen,**
die **Vater-Pacinischen Körperchen,**
die **zylindrischen Ruffinischen Organe,** sowie
die **Nervenknäuel** der Genitalgegend;
endlich drittens

γ. die **freien Nervenendigungen,** sowie viertens

δ. gewisse **Bildungen um die und in der Nähe der Haarbälge.**

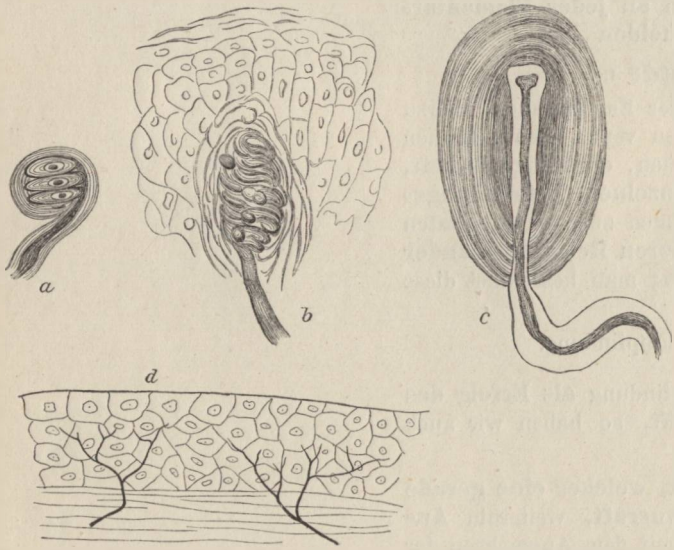


Fig. 130.
a Merkel-Grandrysche Tastzellen. *b* Meißnersches Tastkörperchen.
c Vater-Pacinisches Körperchen. *d* freie Nervenenden im Hornhautepithel.

Die **Zugehörigkeit** dieser einzelnen Arten von Aufnahmeelementen zu den verschiedenen Sinnesempfindungsarten ist noch nicht vollständig aufgeklärt; nur daß die **Meißnerschen Körper dem Tastsinn** oder Druckgefühl und die **freien Endigungen dem Schmerzsinn** zugehören, dürfte sicher sein.

Der Tast- oder Drucksinn

empfindet den **Druck bei einer Berührung** vermutlich auf Grund von **Verschiebungen der Aufnahmeelemente.** Die **Reizschwelle** liegt an den verschiedenen **Körpergegenden sehr verschieden,** besonders empfindlich sind z. B. Zungenspitze, Stirnhaut, Fingerkuppe; für die Unterschiedsempfindlichkeit gilt das Webersche Gesetz, so daß z. B., wenn bei Aufliegen von 30 g auf der Hand ein Zuwachs von 1 g empfunden wird, bei 300 g erst 10 g Zuwachs empfunden werden, bei nur 3 g dagegen schon 0,1 g.

Als ***„Ortssinn der Haut"***

bezeichnet man die **Fähigkeit die Druckempfindungen zu lokalisieren (jede erhält ihr „Lokalzeichen",** siehe oben); man **prüft die Feinheit dieser Lokalisierung** mit dem **Spitzenzirkel** oder ***Ästhesiometer*** und erhält an verschiedenen Körperstellen **verschiedene Werte** für den **geringsten Abstand, in welchem die aufgesetzten Spitzen noch getrennt empfunden werden.** Der Abstand, in welchem eben Verschmelzung der beiden Empfindungen statthat, bildet den Durchmesser eines sog. **„Empfindungskreises",** d. h. des Bezirks, innerhalb welches die Eindrücke auf ein **bestimmtes Aufnahmeelement** zu wirken **scheinen;** freilich weiß man schon länger, daß es **kein einzelnes** sein kann, sondern nur eine **Gruppe gleichartiger** Elemente, und **neuerdings** vermag man **Tasteindrücke** (Aufdrücken steifer Haare) **auf ganz bestimmte Punkte** zu **lokalisieren,**

sog. ***Druckpunkte,***

neben welchen es für Druck unempfindliche Punkte gibt.

§ 154.

Eine ähnlich **feine „Topographie"** des Hautsinnesorganes ließ sich auch schaffen für den

Temperatursinn,

und zwar kann man hier **Hautpunkte** unterscheiden, **welche nur Wärme-,** und **solche, welche nur Kälteempfindung aufweisen,** so daß eigentlich ein **besonderer**

Wärmesinn und ***Kältesinn***

mit getrennten Aufnahmeelementen und Bahnen usw. zu unterscheiden sind.

Was **empfunden** wird, ist aber nicht etwa etwas absolutes, sondern **nur etwas relatives,** ein Temperaturunterschied: bekannte Erfahrung, daß

bei **vorherigem Eintauchen einer Hand in heißes, der anderen in kaltes Wasser, das ziemlich laue Wasser** nunmehr **von der ersteren als kalt, von der letzteren als warm empfunden** wird. **Wärmezuführung zur Haut** scheint die **Wärmepunkte, Wärmeentziehung** die **Kältepunkte** zu **erregen.** Temperaturen von $+ 40^0$ bis 45^0 sollen neben den Wärme- auch die Kältepunkte lebhaft erregen und darin die Empfindung des **„Heißen“** bestehen, während weitere Hitzsteigerung ebenso wie intensive Abkühlung den

§ 155.

Schmerzsinn

erregt. Derselbe muß als **Selbstschutzvorrichtung des Organismus gegen schädigende äußere Einwirkungen** angesehen werden, welche sich als relativ starke Reize: starke Druckreize oder elektrochemische Reize bei Verwundungen, extreme Temperaturen, hohe Stromstärke bei elektrischen Reizen usw. zeigen: man glaubte **früher,** daß **besonders starke Reizung jedes sensibeln Nerven „schmerzhaft“** wirkt, bis die **feinere Lokalisation auf der Haut besondere *Schmerzpunkte,*** ebenso wie die Druckpunkte, Wärme- und Kältepunkte **hat unterscheiden lehren.** Die betreffenden Aufnahmeapparate scheinen sich auch nur in den äußeren Umhüllungen des Körpers (Integument) und mancher innerer Organe (Pleura, Peritoneum) zu finden. Auch ist bei letzteren der Schmerz nie so bestimmt lokalisiert wie in der Haut.

Es gibt Haut- resp. Schleimhautstellen, welchen der eine oder andere Sinn ganz fehlt, oder bei welchen für einen Sinn die **Reizschwelle** von der sonstigen sehr **abweicht;** so ist **jede Berührung der Hornhaut** des Auges direkt **schmerzhaft;** den **Genital-Schleim- und Oberhäuten** scheinen vielfach die **Temperaturempfindungen** zu **fehlen;** solche Tatsachen können für die Untersuchung des histologischen Wesens der betreffenden Aufnahmeelemente verwendet werden.

§ 156.

Hautsinnesempfindungen erfahren ganz besonders, auch beim Ungebildeten, **Färbungen mit einem bestimmten**

Gefühlston

(„ästhetische Färbung“); so sind **Schmerzempfindungen stets mit**

„Unlustgefühl“

verbunden, **Berührungen des Integuments der Genitalien** vielfach mit einem

„Lustgefühl“,

hier speziell als **Wollust** bezeichnet, und ebenso wie der **„Kitzel“ schwer genauer zu definieren.** Der

„Schauder“

hängt mit der **Zusammenziehung der Muskeln der Hautgefäße, Haare** usw. zusammen („Gänsehaut“).

Diese sonst im Gegensatz zum Gefühlssinn **als**

Allgemeingefühle

bezeichneten Erfahrungen, ebenso wie

Freude, seelischer Schmerz, Ärger, Zorn usw. sind **nicht mehr Empfindungselemente oder -Komplexe oder „Remanenzwerte“** von solchen, sondern vielmehr solche begleitende **allgemeine *psychische* Zustände,** deren materielle Substrate zu lokalisieren noch in weiter Ferne liegt.

Wechselnde psychische Zustände sind auch **mit den von der Schleimhaut des Verdauungstrakts ausgehenden** „bohrenden“, „nagenden“, resp. Trockenheits**gefühlen verknüpft,** welche als

Hunger und ***Durst***

das Bedürfnis nach Speise und Trank verkünden.

§ 157.

Die Einzelempfindungen des „Hautsinnesorganes“ mit seiner großen Oberfläche erhalten, wie schon erwähnt, mehr weniger genaue Lokalzeichen. Diese **Lokalisierung der Hautempfindungen macht sie zu einer wichtigen Grundlage der *Orientierung* des eigenen Körpers im Raume, der *Koordinierung* und *Regulierung der Bewegungen.*** Außer der später zu besprechenden Lokalisierung der **Gesichtsempfindungen** und dem Beitrag, welche das **Labyrinth** auch beim Menschen vielleicht liefert, ***unterstützen*** die Koordinierung und vor allem Regulierung der Bewegungen **weiterhin noch die als**

Muskelsinn und ***Lagegefühl***

bezeichneten Empfindungsgebiete. Der **Muskelsinn** besteht in der durch besondere Aufnahmeelemente (wahrscheinlich die sog. Muskelknospen) und sensible Fasern vermittelten **Empfindlichkeit der Muskeln selbst für ihre eigene Bewegungen,** resp. **den Grad ihres jeweiligen,** durch diese selbst reflektorisch regulierten **Tonus.**

Ähnliche Empfindung für ihren Spannungszustand, resp. die in ihnen statthabenden **Reibungsvorgänge und Druckänderungen besitzen auch**

Sehnen, Faszien, Gelenke und ihre **Bandapparate.**

Hierdurch in Verbindung mit den **Hautempfindungen** und ihrer **Lokalisierung** kommt die

Kenntnis der Lage des Körpers und seiner Organe

zustande, welche teils noch ohne ins Bewußtsein zu treten („Lagegefühl“), die Bewegungen koordinieren und regulieren hilft (**Fortfall bei der Ataxie,** siehe früher), resp. den Grad des lokalen Muskeltonus bestimmt, — teils aber, ins Bewußtsein eintretend, unsere **Orientierung im Raume ermöglicht,** letzteres zusammen mit den Gesichts- und Labyrinth-(passiven Bewegungs)empfindungen.

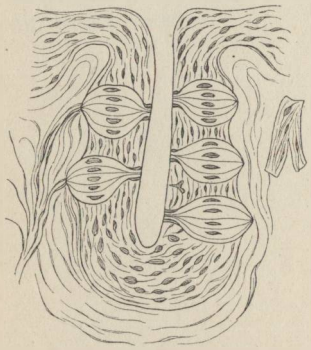


Fig. 131.
Geschmacksknospen an einer Papilla circumvallata der Zunge.

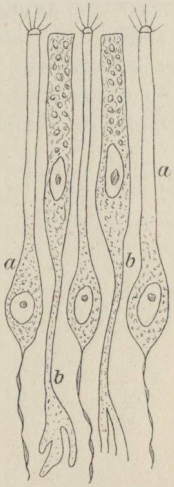


Fig. 132.
Epithel der Regio olfactoria mit den Riechzellen *a* und Stützzellen *b*.

§ 158.

Der

Geschmacks- und der ***Geruchssinn***

„bewachen“ die Eingangspforten unserer Nahrungs- und Atemwege, indem sie einerseits **vor der Aufnahme schädlicher Stoffe schützen,** anderseits **zur Aufnahme nützlicher Stoffe anregen** sollen.

Die **Aufnahmeapparate** für den

Geschmackssinn

sind die **Geschmacksknospen** (weniger gut „Schmeckbecher“) der Papillae foliatae und circumvallatae der Zunge, auch am weichen Gaumen und den hinteren Gaumenbögen vorkommend.

Adäquater Reiz ist offenbar die ***chemische* Einwirkung *in Wasser gelöster*** resp. in der Mundflüssigkeit löslicher ***Substanzen.***

Die ***Intensität* hängt von der *Konzentration* der Lösungen ab,** letztere kann **für manche** Stoffe, z. B. **Chinin, sehr klein** sein.

Als **Geschmacks*qualitäten*** unterscheidet man gewöhnlich:

Bitter, süß, sauer und **salzig.**

Dieselben scheinen mit der **Konstitution (bestimmten Atomgruppen)** der wasserlöslichen chemischen Verbindungen **zusammenzuhängen,** jedoch noch nicht in durchwegs bekannter Weise (mehrwertige Alkohole und deren Aldehyde und Ketone — Glyzerin, Zuckerarten —, gewisse andere organische Verbindungen schmecken süß, manche Glukoside und viele Alkaloide bitter, Neutralsalze vielfach salzig, Säuren sauer, indessen gibt es viele Abweichungen), ferner ist die **Geschmacksempfindung** als solche noch vielfach **mit anderen Empfindungen kombiniert,** insbesondere der **Trigeminussensibilität** („brennend“, „herbe“ resp. alkalisch = brennend-salzig), der **Schmerz**empfindung beim „ätzenden“, vor allem aber **Geruch**sempfindungen (angeblich **gewürzhafter** oder **aromatischer** Geschmack, Blume des Weins usw.)

Jetzt meist **auf direkte Ionenwirkung** und nicht auf sekundäre chemische Produkte **zurückgeführt** wird der **„elektrische Geschmack“** beim Passieren des Stromes: **sauer** an der **Anode, alkalisch** an der **Kathode.**

§ 159.

Der

Geruchssinn

hat seine **Aufnahmeelemente** in den **Riechzellen,** mit ihren Riechhaaren in der **Regio olfactoria der Nasenschleimhaut;** die von ihnen ausgehenden **Filamenta olfactoria** bilden die **peripherische Nervenbahn** des „zweiten Hirnnerven", während die Malpighischen Körper, sowie die Gebilde des Bulbus (= Lobus der Tiere) und Tractus olfactorius Hirnrindenelementen entsprechen.

Den **adäquaten Reiz** für das Geruchsorgan bilden die ***chemischen*** **Einwirkungen von** ***Gasen*** **und** ***Dämpfen;*** die **Reizschwelle** ist **für manche** Stoffe ganz **enorm niedrig** (Merkaptan, Moschus, flüchtige Fettsäuren),

die ***Zahl der Qualitäten sehr groß,***

und dieses beides, obwohl der **menschliche** Geruchssinn entschieden **verkümmert** ist **gegenüber** den gleichen resp. analog chemischen Sinnen der **Tiere,** welche für deren vegetatives und animales Leben (Ernährung, Fortpflanzung) von **grundlegender, unersetzlicher Bedeutung** sind, während ein Mensch mit totaler Anosmie recht wohl durchs Leben kommen kann, leichter als ein Blinder oder Tauber.

Die **Klassifizierung der Gerüche** ist

bisher **nicht annähernd vollkommen möglich,** kann auch nur nach **Analogiebezeichnungen** erfolgen, nicht nach der chemischen Konstitution, obwohl diese offenbar auch für den Geruch von großer Bedeutung ist (ätherische, aromatische Gerüche usw.).

Manche Gerüche können **sich gegenseitig aufheben;** auch können **Geschmacksempfindungen** die **Gerüche beeinflussen** („saurer Geruch"), ebenso wie umgekehrt (beides von einigen geleugnet).

Sowohl zur **Messung** der Geschmacks- und Geruchsstärke von Stoffen, als auch der Schärfe des Geschmacks- und Geruchssinnes verschiedener Individuen hat man besondere **Vorrichtungen** konstruiert (Gustometer, Olfaktometer) und willkürliche **Einheiten** aufgestellt.

XII. Gehörssinn, Stimme und Sprache.

§ 160.

Den **adäquaten Reiz** für den ***Gehörssinn*** bilden **grobmechanische *„Schwingungen“* fester, flüssiger wie gasförmiger Körper, welche sich *wellenförmig* fortpflanzen bis zu dem im Ohrlabyrinth gelegenen Aufnahmeapparat** und welche **Empfindungen verursachen,** welche als

Schallempfindungen

zusammengefaßt werden, und bei denen **unterschieden** wird

1. der **allgemeine Charakter: *musikalisch* (*Töne und Klänge)*** oder ***unmusikalisch (Geräusche),***
2. die **besondere Art** bei musikalischem Charakter: ***Höhe*** und ***Klangfarbe,***
3. die **Intensität: *„lauter“*** und ***„leiser“*** Schall.

Die **letztere** ist bedingt durch die **Amplitude der Schwingungen.**

Musikalische Schallempfindungen werden im allgemeinen durch **periodische, regelmäßige, unmusikalische durch unregelmäßige** Schwingungen hervorgerufen, indessen ist die Grenze nicht scharf.

Bei regelmäßigen Schwingungen ist die ***Tonhöhe*** **bedingt durch die *Frequenz,*** und die ***Klangfarbe*** **bedingt durch die *Form*** der Schwingungen.

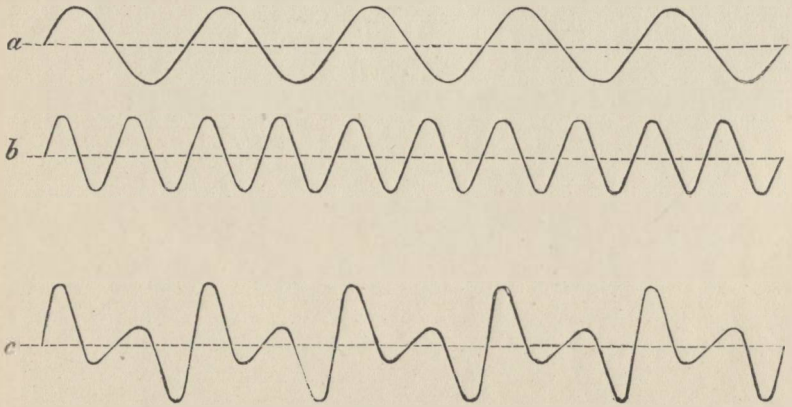


Fig. 133a.
Superposition der Sinusschwingungen *a* und *b* (Verhältnis der Schwingungszahlen = 1 : 2) zur „Klangkurve“ *c* ohne Phasenverschiebung.

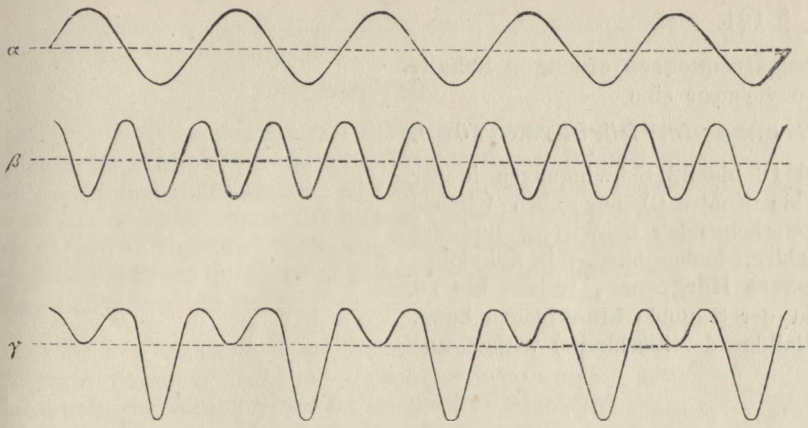


Fig. 133b.
Superposition der Sinnesschwingungen α und β (wie oben) zur Klangkurve γ bei ¼ Wellenlänge Gangunterschied.

In letzter Beziehung unterscheidet man bekanntlich **einfache pendelartige Schwingungen,** deren zeitlicher Verlauf sich graphisch als **„Sinuskurve“** darstellt (annähernd bei der Stimmgabel); **in derartige Komponenten lassen sich** nach dem Fourierschen Lehrsatz **alle regelmäßigen** (Perioden aufweisenden) **Schwingungen irgend welcher Form *zerlegen:*** solche **zusammengesetzte** Schwingungen liegen zugrunde den Empfindungen der ***Klänge,*** zu welchen auch die „Töne“ der meisten musikalischen Instrumente gehören, deren **„Klangfarbe“ bedingt** ist **durch** bestimmte **Partialtöne,** wie man die **Empfindungen** nennt, **welche die einzelnen** pendelartigen **Komponenten** der zusammengesetzten Schwingungen **wirklich erzeugen:** denn das (musikalische) ***Ohr besitzt*** die

Fähigkeit zur Klanganalyse.

Dabei **kann** die **Amplitude der** einzelnen **Komponenten** (Lautheit der Partialtöne) **sehr verschieden sein.** Bei Musikinstrumenten hat man wohl denjenigen Partialton, welcher (oft nur anscheinend) am meisten „hervortritt“ als **Grundton,** die anderen als höheren und tieferen **Obertöne** bezeichnet.

§ 161.

Nicht alle Schwingungsfrequenzen erzeugen Schallempfindungen: wir haben vielmehr eine

untere und obere Grenze der hörbaren Töne.

Die **untere** wird bei 16 bis 32 Schwingungen in der Sekunde (Doppelkontra- bis Kontra-C) angegeben (Grenze des noch intermittierend erscheinenden Schwirrens und der tiefsten Töne); noch variabler, insbesondere mit Individualität und Alter, ist die **obere Hörgrenze,** welche **bis zu 60 000 Schwingungen** in der Sekunde **hinauf**gehen kann. Die **höchsten Töne** (Partialtöne der Zischlaute) wirken **unangenehm.**

§ 162.

Bei gesundem ***Ohr*** tritt die ***Schallzuleitung*** durch die **festen Teile des Körpers** (insbesondere Kopfknochenleitung, — Rinnes Versuch) **zurück gegen die Schallleitung durch das äußere und mittlere Ohr,** welchen Organen sie von der Schallquelle **durch die Luft** (abwechselnde Verdichtungen und Verdünnungen) **zugeführt** wird.

Muschel und äußerer Gehörgang wirken **nach Art eines Sprach- und Höhrrohrs** (siehe das „Stethoskop" zur Auskultation der Atem- und Kreislaufs-Schallphänomene), wobei **Leitung durch Wandsubstanz** und **mehrfache totale Reflexion des Schalles** mitwirken.

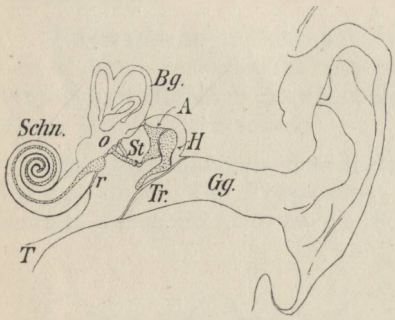


Fig. 134.
Gesamtanordnung des Gehörorgans, schematisch (Mittel- und inneres Ohr verhältnismäßig viel zu groß). — *Gg.* Gehörgang; *Tr.* Trommelfell; *H* Hammer; *A* Ambos; *St* Steigbügel; *T* Tuba Eustachi; *Schn.* Schnecke; *Bg.* Bogengänge; *o* ovales, *r* rundes Fenster.

Sie leiten den Schall so bis zu dem das äußere gegen das mittlere Ohr abgrenzenden

Trommelfell,

das eine **zu „erzwungenen Schwingungen“ besonders geeignete *Membran*** darstellt (**Trichterform, Dämpfung** durch die Gehörknöchelchen, **Kleinheit,** daher hoher Eigenton) und welches **durch die gelenkig bewegliche *Kette der Gehörknöchelchen* die Schallschwingungen mit *verkleinerter* Amplitude, daher verstärkter Kraft auf das Labyrinth überträgt.**

Die zur Erzeugung eben hörbaren Schalles **notwendige Energie** (Messung z. B. mit Telephonmembranen) ist ganz **minimal,** die ***Reizschwelle*** also ***sehr niedrig.***

Die eigenen **Muskeln der Gehörknöchelchen** sollen die **Trommelfellspannung regulieren,** der M. tensor tympani für das Hören hoher, der M. stapedius für das Hören tiefer Töne gewissermaßen „akkommodieren“.

§ 163.

Das

Ohrlabyrinth

stellt ein System von Hohlräumen dar im Inneren des Felsenbeines, das **„knöcherne Labyrinth“,** innerhalb deren ein System miteinander kommunizierender häutiger Hohlräume, das **„häutige Labyrinth“** suspendiert, resp. eingelagert ist, welches besteht aus dem häutigen **Schneckenkanal,** dem **Sacculus** (rotundus), dazwischen der Canalis reuniens, sowie dem **Utriculus** (Sacculus ellipticus) mit den **häutigen Bogengängen.**

Der ***Aufnahmeapparat*** für die als Schall zu empfindenden Eindrücke ist **nach der verbreiteten Annahme *in der häutigen Schnecke*** enthalten, **nämlich das sog.**

Cortische Organ,

es **sitzt auf der Grundmembran** der häutigen Schnecke, der Membrana basilaris **auf, innerhalb der „Endolymphe“, während die** den Kanal außen umgebende Lymphe, die **Perilymphe** es ist, welche **direkt von den zugeleiteten Schallschwingungen affiziert** werden soll: die Perilymphe in der Scala tympani soll der Eindrückung der Membran des ovalen Fensters durch die Steigbügelplatte ausweichen, durch das Helikotrema an der Spitze der Schnecke hindurch in die Scala vestibuli, so daß sich die Membran des runden Fensters in die Paukenhöhle hinein ausbuchtet. (Zum **Ausgleich des Drucks in der Paukenhöhle** dient bekanntlich ihr Kommunikation mit dem Cavum nasopharyngeum durch die **Tuba Eustachi.**) Diese Bewegung soll das **Cortische Organ** im Rhythmus der zugeleiteten Schwingungen **erschüttern.**

§ 164.

Wie hiermit **Erregung der Aufnahmeelemente zustande kommt,** suchen die

„Hörtheorien“

zu erklären, welche sich mit dem, was man über die **Histologie** des Organs weiß, **in Einklang zu setzen haben,** außerdem bemüht sein müssen, die **Fähigkeiten und Eigenschaften des Gehörssinnes verständlich zu machen,** nämlich die Fähigkeit zur **Klanganalyse** und die sog. **sekundären Klangerscheinungen,** nämlich die **Kombinationstöne** [Summationston und Differenzton von den Frequenzen $m + n$ und $m - n$, welche erklingen, wenn Töne von den Frequenzen m und n (wobei die Differenz innerhalb der Schwingungszahlen der Hörgrenzen liegen muß) gleichzeitig erzeugt werden]; ferner die sog. **Variationstöne.**

Am verbreitetsten ist die **Helmholtzsche**

Resonatorentheorie,

welche annimmt, daß **Erregung einzelner Aufnahmeelemente durch Mitschwingen von auf bestimmte Schwingungsfrequenzen abgestimmten Körpern** stattfinde. Als solche wurden die **Fasern der Basilarmembran** angesehn, soweit sie zwischen den Pfeilerzellen am Boden des sog. Cortischen Tunnels quer zu dessen Längsachse (wenn man ihn von seiner Schneckenwindung „abgewickelt oder abgerollt“ sich denkt) ausgespannt sind: sie sind **am längsten an der Spitze, am kürzesten an der Basis der Schnecke,** womit übereinstimmen würde, daß man bei Ausfall des Hörvermögens für tiefe Töne (Baßtaubheit) Läsionen der Spitze, und bei Ausfall des Hörvermögens für hohe Töne (Diskanttaubheit) Läsionen an der Basis der Schnecke gefunden hat.

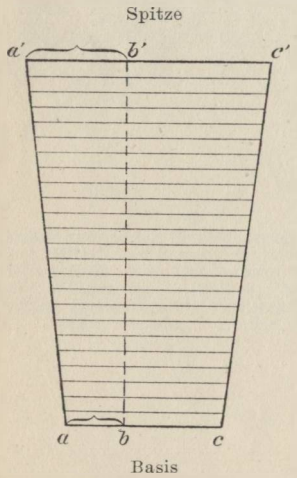


Fig. 135.
Verhalten der Fasern im Boden des Cortischen Tunnels von der Spitze zur Basis der Schnecke.

Die **Schwierigkeiten,** welche dieser Erklärung insbesondere die sekundären Klangerscheinungen zu bieten schienen, sind durch die neueren physikalischen Versuche vermindert (Schwebungen — deren Frequenz die Höhe des Differenz- und Summationstons bedingt — werden nicht bloß gehört wie Schwingungen, sondern sie vermögen geeignete Membranen, also wohl auch das Trommelfell usw. auch wirklich in solche zu versetzen); indessen macht die **außerordentliche Kleinheit** der Basilarmembranfasern, sowie der Umstand, daß sie ja **nicht voneinander völlig unabhängig,** sondern durch Gewebe verbunden sind, ihre Auffassung als „Resonatoren" sehr unwahrscheinlich.

Von **anderen** Theorien sei nur die **„Schallbildtheorie"** von J. R. Ewald erwähnt, welche annimmt, daß die **Basilarmembran als ganzes in „stehende Schwingungen" versetzt** werde, so daß jedesmal die auf Knoten stehenden Aufnahmeelemente gar nicht und die auf Bäuchen stehenden am stärksten erregt werden. Solche stehende Wellen lassen sich an schwachgespannten Bändern von den Dimensionen der Basilarmembran tatsächlich erzeugen.

Wie die Erregung der Aufnahmeelemente im übrigen **stattfindet,** welche Rolle dabei Erschütterung, Druck, Reibung der Hörhaare usw. spielen, ob und wie die Membrana perforata s. Corti und die M. tectoria mitwirken, ist gleichfalls noch alles **problematisch.**

§ 165.

Geräusche haben meist einen gewissen **tonartigen Charakter,** — selbst **Knalle,** als deren Charakteristik das **plötzliche Einsetzen und Abbrechen** gilt: **zur Wahrnehmung der Tonhöhe** entsprechend der Frequenz **genügen ganz wenige Schwingungen.**

§ 166.

Man hat die Empfindung von Geräuschen wohl den ***anderen Labyrinthteilen*** außer der Schnecke zugeschrieben — Cristae et maculae acusticae —, indessen werden sie **jetzt meistens für den sog.**

statischen Sinn

in Anspruch genommen, d. h. für eine zur Orientierung des Körpers im Raume und Regulierung der Bewegungen verwertete **Perzeption der Lage insbesondere des Kopfes.** Insbesondere soll durch die ***Bogengänge*** die **Empfindung der passiven und aktiven Bewegung des Kopfes,** nach ihrer **Richtung** und **Winkelgeschwindigkeit** vermittelt werden; ja man hat ihre drei zueinander senkrechten Ebenen mit der Vorstellung von den drei Dimensionen des Raumes in Verbindung gebracht. Indessen hat der Vestibularapparat für die Orientierung und Bewegungsregulierung beim Menschen und den Landtieren sicher nicht die gleich hohe Bedeutung wie bei in flüssigen Medien sich bewegenden Tieren — Vögel, Fische usw. (bei letzteren und anderen Wassertieren einfachere **„Otolithenapparate“:** das gemeinschaftliche ist die Bewegung der Otolithen durch die dem Beharrungsvermögen entsprechend zurückbleibende Labyrinthflüssigkeit; durch die Otolithen werden die Haare der darunter befindlichen Sinneszellen deformiert).

§ 167.

Die ***Lokalisation*** **der Gehörsempfindungen,** für welche man auch den Bogengangsapparat herangezogen hatte, ist **sehr unvollkommen;** die Richtung aus welcher der Schall herkommt, wird im allgemeinen nach der Stärke der Empfindung in jedem von beiden Ohren, vielleicht unter geringer Mithilfe der Ohrmuschel beurteilt; die **Entfernung der Schallquelle** nur **nach der Schallstärke.**

§ 168.

Der

Erzeugung der Stimme **dient der** ***Kehlkopf,***

welcher eine

membranöse Zungenpfeife **darstellt,**

die durch die Lunge als Blasebalg und die Trachea als „windzuführendes“ Rohr „angeblasen“ wird und deren **Klänge durch die Mundhöhle, den Pharynx, das Cavum nasopharyngeum und die Nase als** ***„Ansatzteile“*** **modifiziert, resp. moduliert** werden, soweit nicht **in diesen Laute erst entstehen** — siehe unten Sprache.

Die **membranösen Zungen** sind die ***Stimmbänder*** oder **Stimmlippen,** welche **zum Zwecke der Atmung voneinander entfernt** werden können durch die **Stimmritzenöffner,** wesentlich die die Prozessus vocales der Aryknorpel voneinander abdrehenden und die Prozessus musculares einander nähernden **Mm. crico-arytaenoides postici. Geschlossen** wird die Stimmritze (vorderer Teil oder Glottis vocalis) durch die in umgekehrtem Sinne wirkenden **Mm. crico-arytaenoides laterales.** (Für den Schluß auch des hinteren Teils, der Glottis respiratoria sorgen die Mm. arytaenoides proprii.)

Die zum Ansprechen nötige ***Spannung*** erhalten die Stimmbänder durch die in ihnen enthaltenen **Mm. thyreoarytaenoides,** sowie (Vornüberdrehung des Schildknorpels) den (allein vom N. laryngeus superior innervierten) **M. cricothyreoides.**

Von dem **Grade dieser Anspannung** hängt außer ihren eigenen **Dimensionen** (Zungenlänge = Breite der Stimmlippe, sowie Dicke) die **Höhe des** von einer membranösen Zunge gegebenen **Tones** ab.

Die **„Stimmlage“, innerhalb welcher** überhaupt **Töne möglich** sind, ist **beim Weib und Kind** mit seinem **kleineren Kehlkopf** deshalb **höher liegend als beim Manne** mit seinem größeren. Ferner unterscheidet man individuell tiefere und höhere „Register“, so daß sich ergeben:

Baß, Bariton, Tenor, Alt, Mezzosopran, Sopran.

Die **Veränderung der Spannung** wird außer durch die **Kehlkopfmuskeln** bedingt durch die **Stärke des Anblasens,** wie bei jeder Zungenpfeife. Um also jede Note mit jeder beliebigen Stärke singen zu können, müssen Kehlkopf- und **Exspirationsmuskeln** ihre **Wirkung gegeneinander genau ausbalanzieren:** ***„Kompensation“.*** Ganz hohe Töne können nur „forte“ angegeben werden.

Ferner sind die höheren Töne in jedem Register sog. **Flageolettöne,** d. h. durch Schwingen aliquoter Teile der Membranzunge (Aufliegen der Taschenbänder als Stege?) bedingt. Man spricht wegen der vorwiegenden **Resonanz** des Cavum nasopharyngeum und der Kopfknochen auch von **Kopfstimme** im Gegensatz zu den tieferen (nicht Flageolett-) Tönen als **„Bruststimme“.**

§ 169.

Von den

Sprachlauten

sind die **Vokale Klänge** wie diejenigen von Musikinstrumenten (Vokalcharakter mancher Blasinstrumente), deren **Wesen erst neuerdings durch photographische Registrierung ihrer Schwingungen, die man Membranen mitgeteilt** (eventuell phonographische Reproduktion als Kontrolle!) **sicher erkannt** worden ist; sie haben **stark hervortretende Partialtöne** („Formanten"), deren Lage **von der Note, auf welche sie gesungen usw., unabhängig** ist. Wie sie entstehen, welche Rolle dabei die Ansatzteile spielen, ist noch streitig. Indessen erhalten sich **jene charakteristischen Partialtöne, auch wenn** die Vokale **nur geflüstert** werden.

Auch die **Konsonanten** zeigen zum Teil solche **charakteristischen Partialtöne,** so die Semivokales oder **Liquidae.** Die **Mutae** sind **knallartig** (siehe oben), die **Zischlaute** bestehen aus zum Teil unperiodischen, **sehr frequenten Schwingungen,** welche von Membranen (Telephon, Phonograph) am schwierigsten wiedergegeben werden.

XIII. Gesichtssinn.

§ 170.

Den **adäquaten Reiz für das Sehorgan bilden** ***Ätherschwingungen*** von Wellenlängen zwischen $^1/_{1815}$ und $^1/_{2542}$ Millimeter, resp. von Frequenzen zwischen 395 und 763 Billionen in der Sekunde **(Bereich nicht ganz einer „Oktave“),** welche durch seine Vermittlung zu ***Lichtempfindungen*** führen, bei welchen die

Intensität als ***Helligkeit***

und die

Qualität (Wellenlänge resp. Frequenz) als ***Farbe***

bezeichnet wird. Die **Empfindungselemente,** d. h. von hellen **„Punkten“** der Außenwelt ausgehende **„Lichteindrücke“** erhalten nun aber bei dem Sehorgan der höheren Tiere in so ***vollkommenem*** Maße ***„Lokalzeichen“,*** daß die **Orientiernng** in der Umgebung, die **„Erkennung“ der** darin befindlichen **Gegenstände** auf diesem Wege **vollkommener** erfolgt, **als irgend bei einem der anderen Sinne.**

Dies wird dadurch erreicht, daß **auf einer *„Mosaik“* von in einer Fläche** dicht nebeneinander **angeordneten *Aufnahmeelementen*** ein ***„Bild“* der Umgebung durch einen *brechenden*** („dioptrischen“) ***Apparat* entworfen** wird, in gleicher Weise, wie wir es in der photographischen Kamera, beim Projektionsapparat usw. machen.

§ 171.

Ein solches **„reelles optisches Bild“** (das sich auf einem „Schirm“ auffangen läßt), ist **zusammengesetzt aus reellen** (leuchtenden) **Bildpunkten,** deren jeder durch

homozentrische Wiedervereinigung

von Strahlenbündeln entsteht, welche von einem Punkte ihren Ausgang nehmen, der als **Objektpunkt** bezeichnet wird.

Solche **homozentrische Vereinigung durch Brechung der Lichtstrahlen beim Übertritt von einem optisch durchsichtigen Medium in ein anderes oder** beim Durchgang durch **mehrere** Medien findet **dann** statt, **wenn** die ***Trennungsfläche*** (resp. Trennungsflächen) ***sphärisch*** **(kugelig gekrümmt)** ist (bzw. sind, im Falle mehrerer auch **„zentriert“,** d. h. derart angeordnet, daß die Krümmungsmittelpunkte in einer Geraden liegen).

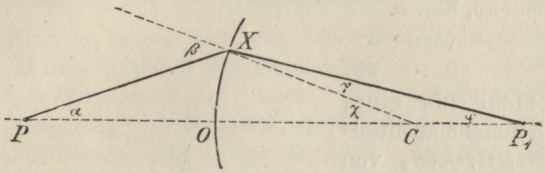


Fig. 136.

Homozentrische Wiedervereinigung homozentrischer Strahlen nach der Brechung durch eine Kugelfläche, vorausgesetzt, daß der Öffnungswinkel (2χ) klein ist. Man kann das Brechungsgesetz $\frac{\sin\beta}{\sin\gamma} = n$ schreiben: $\beta = n \cdot \gamma$ und dies einsetzen in die Gleichungen (Satz vom Außenwinkel):

$$\alpha = \beta - \chi$$
$$\varphi = \chi - \gamma.$$

Dann ergibt sich, vorausgesetzt, daß OX gradlinig und senkrecht zu $OC = r$ gesetzt werden kann:

$$\text{I} \qquad \frac{1}{p} + \frac{n}{p'} = \frac{n-1}{r},$$

wo $OP = p$ und $OP' = p'$ gesetzt ist. — Für parallele Strahlen ist ferner $n = \frac{f}{f'}$ (Verhältnis der Brennweiten) und $r = f - f'$. Dies in I eingesetzt, gibt:

$$\text{II} \qquad \frac{f}{p} + \frac{f'}{p'} = 1.$$

Voraussetzung ist, daß der ***Öffnungswinkel klein*** ist. Die **zueinander gehörigen Objekt- und Bildpunkte** resp. **Objekte und Abbildungen** lassen sich leicht konstruieren, resp. ihre Länge und Größe berechnen, besonders unter Berücksichtigung der leicht zu erkennenden Tatsache, **daß im „ersten“ Medium parallel verlaufende Strahlen sich im „letzten“ Medium in einem** als ***zweiter Hauptbrennpunkt*** **bezeichneten Punkte,** resp. einer zur optischen Achse senkrecht stehenden **Ebene (zweite Brennebene)** vereinigen und umgekehrt; ***erster Hauptbrennpunkt*** resp. **erste Brennebene,** — während durch den ***Krümmungsmittelpunkt*** gehende Strahlen **(„Hauptstrahlen“) ungebrochen** durch diesen gehen. **Bei**

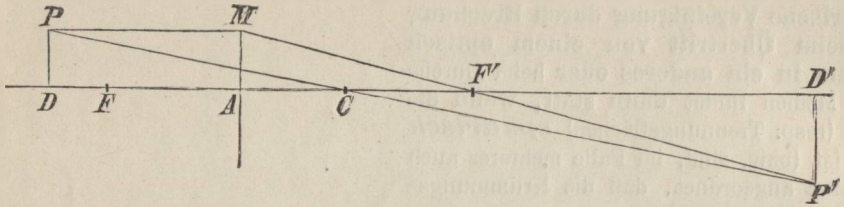


Fig. 137.
Konstruktion des Bildes $P'D'$ zum Objekt PD bei einer Trennungsfläche („Hauptebene") AM: man zieht bis zu ihr den Strahl PM parallel zur Achse DD'; in M wird er gebrochen, so daß er durch F' geht. Der „Hauptstrahl" PC (durch den „Knotenpunkt") geht ungebrochen weiter; wo sich beide schneiden, liegt P'.

mehr als zwei brechenden Medien und **mehr als einer Trennungsfläche** treten anstelle dieses Krümmungsmittelpunkts oder Knotenpunkts ***zwei Knotenpunkte,*** von der Eigenschaft, daß **ein durch den einen gelegter Strahl parallel mit sich selbst verschoben durch den andern weitergeht;** ferner hat man bei einem System von mehr als zwei — noch so viel — brechenden Medien **zwei senkrecht zur optischen Achse liegende Ebenen** von der Eigenschaft, daß ein Objekt in der einen sich in der andern gleichgroß und aufrecht abbilden würde, und **bis zu deren zweiter ein aus dem ersten Medium parallel zur Achse kommender Strahl durchzuführen ist,** von diesem Schnittpunkte dann durch den zweiten Hauptbrennpunkt; die sog.

Hauptebenen.

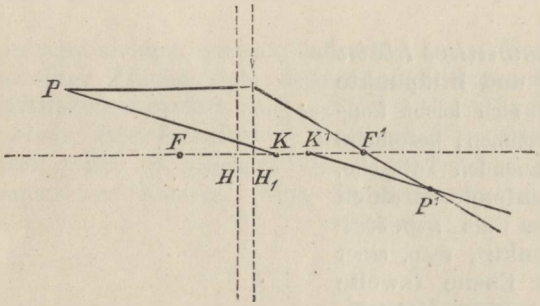


Fig. 138.
Konstruktion des Bildpunktes P^1 zum Objektpunkt P beim System mit mehreren Trennungsflächen: HH_1 Hauptpunkte, resp. Hauptebenen; KK^1 Knotenpunkte; FF^1 Brennpunkte.

§ 172.

Beim

dioptrischen Apparat des Auges

haben wir es mit fünf, resp. da man die vordere und hintere Fläche der verhältnismäßig nicht sehr (und überall gleich) dicken Hornhaut als eine einzige setzen kann, mit ***vier brechenden Medien*** zu tun: **Außenluft, Kammerwasser, Linse** und **Glaskörper,** zwischen welchen ***drei Trennungsflächen*** liegen: **Hornhautfläche, vordere Linsenfläche, hintere Linsenfläche.**

Hiervon lassen sich die ***Brechungsindizes*** durch **„refraktometrische" Vorrichtungen** an den betreffenden Flüssigkeiten, resp. der Linse von **Leichenaugen,** die ***Radien der Krümmungsflächen*** aber **am Lebenden** bestimmen, und zwar letzteres aus der **Größe der Spiegelbilder, welche von leuchtenden Objekten durch die Trennungsflächen erzeugt werden;** diese „Purkinje-Sansonschen Bildchen" sind für die Hornhaut- und vordere Linsenfläche als „Konvexspiegel" aufrecht und „virtuell", für die hintere Linsenfläche als „Hohlspiegel" dagegen reell und verkehrt.

Fig. 139.
Die Purkinje - Sansonschen Spiegelbilder einer Kerzenflamme im Auge: links, das hellste, der Hornhautfläche; in der Mitte dasjenige der vorderen Linsenfläche; rechts das reelle umgekehrte der hintern Linsenfläche.

Die zur Messung dienenden Apparate heißen ***Ophthalmometer*** (das **Helmholtz**sche benutzt **Winkeldrehung von planparallelen Glasplatten)** und können auch zur **Bestimmung** der **Krümmungsunregelmäßigkeiten** besonders der Hornhaut („Astigmatismus" siehe unten) benutzt werden (Apparat von Javal und Schiötz mit doppelbrechendem Prisma).

Die ***Ergebnisse der Messungen,*** deren **Durchschnittswerte** aus vielen Individuen man wohl als diejenige des ***„schematischen Auges“*** bezeichnet, **zeigen,** daß die im Innern des Auges liegenden beiden **Hauptebenen sowie beiden Knotenpunkte** je zwischeneinander **so geringen Abstand** besitzen, daß man **zur Vereinfachung** recht wohl einen brechenden Apparat mit **nur einer Trennungsfläche annehmen** könnte, der die gleiche optische Wirkung hätte, dieser wird als ***„reduziertes Auge“*** bezeichnet.

Diese **Trennungsfläche** würde etwa **2 mm hinter der Hornhaut** liegen und die **zweite Brennweite des Systems etwa 20 mm betragen; 22 mm hinter** dem Hornhautscheitel liegt nun aber die **Fovea centralis** der Netzhaut:

§ 173.

Im „Ruhezustande des Auges“ vereinigen sich parallel in dasselbe einfallende Strahlen auf der Netzhaut, so daß **unendlich ferne Gegenstände sich auf ihr scharf abbilden. Um auch nahe Gegenstände „scharf“ sehen zu können, bedarf das Auge** als optischer Apparat offenbar **einer**

Einstellungsvorrichtung,

wie wir sie auch an den optischen Instrumenten anbringen, so an der photographischen Kamera durch Verschiebung der Platte oder des Objektivs (beides ist in der Tierreihe realisiert); **beim Auge** erfolgt die **Einstellung durch Veränderung der brechenden Kraft der Kristallinse, indem diese ihre Gestalt unter der Einwirkung eines Muskels verändert;** man nennt den Vorgang

„Akkommodation“.

Die **Linse** wird dabei **dicker** hauptsächlich durch **stärkere Vorwölbung ihrer Vorderfläche.** Nach der meistverbreiteten Helmholtzschen Anschauung geschieht dies durch **Entspannung ihrer Kapsel, resp.** der diese zirkulär am Ziliarrand festhaltenden **Zonula Zinii,** welche im „Ruhezustand“ angespannt ist und daher die elastische Linse dauernd abgeflacht erhält, während ihr im herausgenommenen Zustande die gewölbteste Form zukommt. Die Entspannung der Zonula nun erfolgt durch die Kontraktion des **M. ciliaris** s. tensor chorioideae: **„Akkommodationsmuskel“.**

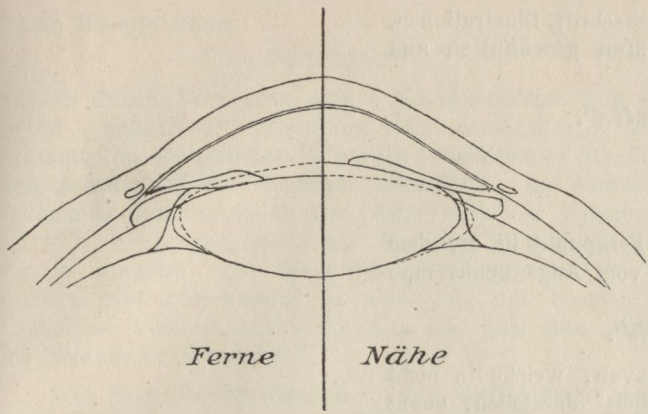


Fig. 140.
Verhalten der Linse bei der Akkommodation: Links in Akkommodationsruhe ausgezogen, in äußerster Akkommodationsstellung punktiert, rechts umgekehrt.

Diese ***Akkommodationsanstrengung*** kann jeden Grad bis zur größten Vorwölbung der Linse haben, und sie wird ***gemessen durch die Vergrößerung der optischen Kraft der Linse,*** die auch **durch Vorsetzen von Zusatzlinsen erhalten gedacht** werden kann **und durch deren optische Kraft gemessen** werden kann. ***Einheit*** **ist die optische Kraft einer Linse von einem Meter Brennweite — „Meterlinse“** oder

Dioptrie.

Eine Linse z. B. von 25 cm $= {}^1/_4$ m Brennweite (bei Zerstreuungslinsen mit negativem Vorzeichen) hat die optische Kraft von vier Meterlinsen oder vier Dioptrien, deren Zahl also allgemein dem

„reziproken Wert der Brennweite in Metern“

entspricht.

Die durch die gesamte mögliche Akkommodationsanstrengung mögliche Vermehrung der optischen Kraft der Kristallinse (das **gesamte Akkommodationsvermögen,** auch Akkommodationsbreite genannt) ist **beim normalen, jugendlichen Auge** gleich **acht Dioptrien,** d. h. es wird durch die stärkste „Zusatzlinse“ erreicht, daß **in** $^1/_8$ **m** $=$ **12** $^1/_2$ **cm Entfernung vor dem Auge befindliche Gegenstände noch deutlich gesehen werden können.**

Man nennt dies den **Abstand des**

Nahepunkts,

während die **Entfernung** $= \infty$, in welcher das ruhende Auge noch Gegenstände deutlich sehen kann, **sein**

Fernpunkt

heißt.

Gewöhnliche Gegenstände, Druckschrift, Illustrationen, makroskopische Präparate, **besieht man gewöhnlich aus etwa 25 cm Entfernung:**

„deutliche Sehweite“.

§ 174.

Ein **derartiges Auge** mit dem Fernpunkt in ∞, dem Nahepunkt in $12^1/_2$ cm Entfernung vom Auge nennt man **normalsichtig** oder

„emmetropisch“.

Die häufigen **Abweichungen** davon, welche in nicht zu hohem Grade noch keine „Krankheit“ darstellen, nennt man

„Refraktionsanomalien“.

Das

***myopische* oder kurzsichtige Auge**

ist **zu lang gebaut,** resp. die **Linse nicht stark genug gekrümmt,** so daß im Ruhezustande parallele Strahlen sich **vor** der Netzhaut schneiden; unendlich weite, überhaupt weite Gegenstände können nicht ohne Hilfsmittel deutlich gesehn werden, der

Fernpunkt liegt endlich weit vorm Auge. Durch Akkommodation (deren Gesamtvermögen = mögliche Zusatzlinse normal sein kann) können dagegen noch nähere Gegenstände scharf gesehen werden als normal,

der **Nahepunkt liegt näher als $12^1/_2$ cm** vorm Auge.

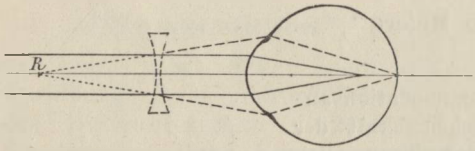


Fig. 141.
Kurzsichtiges Auge: Ausgezogene Linien = Verlauf parallel einfallender Strahlen, die sich vor der Netzhaut schneiden. Auf ihr schneiden würden sich aus dem Fernpunkt *R* kommende. Dasselbe wird für die parallel einfallenden erreicht durch die Konkavlinse (gestrichelter Strahlen-Verlauf!).

Solche **Myopie kann**

„korrigiert"

werden durch Vorsetzen einer *Konkavlinse* von sovielen „negativen" Dioptrien (Zerstreuungskraft), **daß nunmehr im Ruhezustande parallel einfallende Strahlen sich gerade auf der Netzhaut schneiden.** Bei normalem Akkommodationsvermögen wird dann auch der Nahepunkt auf $12^1/_2$ cm hinausgerückt und das Auge verhält sich ganz wie ein normales. Der **Wert des „Brillenglases" in Dioptrien gibt gleichzeitig** ja auch an, um wieviel die Kristallinse verhältnismäßig zu dick ist, oder **den „Grad der Myopie in Dioptrien".**

Das ***hypermetropische*** **oder weitsichtige Auge** ist **zu kurz gebaut,** resp. die **Linse zu stark gekrümmt,** so daß im Ruhezustande parallele Strahlen sich erst **hinter** der Netzhaut schneiden, also **schon für das Sehen unendlich ferner Gegenstände akkomodiert werden muß;** es bleibt selbst bei normalem Akkommodationsvermögen nur ein Teil desselben für das Einstellen auf nahe Gegenstände verfügbar.

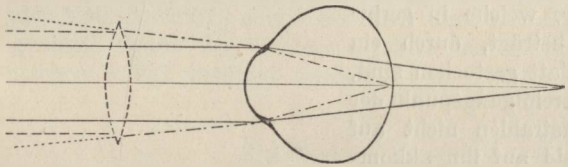


Fig. 142.
Weitsichtiges Auge: Ausgezogene Linien = Verlauf parallel einfallender Strahlen, die sich hinter der Netzhaut schneiden. Auf ihr schneiden würden sich konvergent einfallende Strahlen (punktiert). Dasselbe wird für die parallel einfallenden erreicht durch die Konvexlinse (strichpunktierter Strahlenverlauf!).

Der **Nahepunkt liegt weiter vom Auge als normal,** der **Fernpunkt gewissermaßen jenseits unendlich.** Solche Hypermetropie **kann *korrigiert* werden durch Vorsetzen einer *Konvexlinse* von solcher brechender Kraft,** daß nunmehr **im Ruhezustande parallel einfallende Strahlen sich gerade auf der Netzhaut schneiden.** Bei normalem Akkommodationsvermögen wird dann auch der Nahepunkt auf $12^1/_2$ cm ans Auge herangerückt und das Auge verhält sich wie ein normales.

Der **Wert auch dieses Brillenglases gibt gleichzeitig auch den Grad der Hypermetropie in Dioptrien an.**

§ 175.

Die ***„Refraktionsbestimmung“*** kann außer durch Ermittelung des korrigierenden Glases ***(„Brillenkasten“)*** mittels **Leseproben** (gleichzeitig Bestimmung der „Sehschärfe“), sowie mittels des ***Augenspiegels*** (siehe weiter unten) durch ***„Optometer“*** erfolgen, etwa auf Grund des

„Scheinerschen Versuches“:

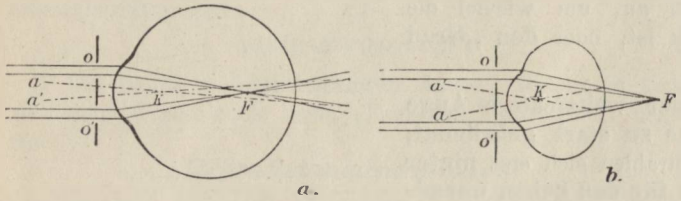


Fig. 143.
Scheinerscher Versuch *a.* beim kurzsichtigen, *b.* beim weitsichtigen Auge. *K* Knotenpunkt, *F* Brennpunkt desselben. *oo'* die zwei Löcher im Kartenblatt, *aa'* Lage der beiden Bilder.

Blickt man durch zwei feine Löcher, welche in geringerem Abstande, als die Pupillenweite beträgt, durch ein dicht vor das Auge zu haltendes Kartenblatt gestochen sind, so erscheint ein Punkt doppelt, wenn der Vereinigungspunkt der aus diesem Abstande kommenden Lichtstrahlen nicht auf die Netzhaut fällt, dagegen einfach, sobald auf ihn akkommodiert wird und dabei die Strahlen sich auf der Netzhaut schneiden. Die geringste Entfernung des Gegenstands vom Auge, in welcher dies letztere noch möglich ist, gibt den Abstand des Nahepunkts, die größte denjenigen des Fernpunkts.

§ 176.

Im Alter **nimmt die Fähigkeit der Linse zur Vorwölbung ab** (Elastizitätsverlust, Kalkanreicherung, Linsentrübungen), **damit das Akkommodationsvermögen,** so daß **für ein vorher emmetropisches Auge der Nahepunkt abrückt,** selbst über die normale deutliche Sehweite hinaus; es wird dann zum Lesen usw. eine Konvexbrille nötig, während ferne Gegenstände noch gut gesehen werden können; schon vorher vorhandene Hypermetropie wird durch diesen Vorgang, den man

„Presbyopie“

nennt, gewissermaßen verstärkt, vorher vorhandene Myopie anscheinend verringert, indem der abnorm nahe Nahepunkt hinausrückt.

§ 177.

Zu den Refraktionsanomalien werden gewöhnlich auch **höhere Grade des**

„regelmäßigen Astigmatismus“

gezählt, **welcher, insofern er stets in gewissem Grade vorhanden ist, den**

Unvollkommenheiten des dioptrischen Apparates

des Auges zuzurechnen ist.

Er beruht auf der **verschieden starken Krümmung der Trennungsflächen in verschiedenen Meridianen;** insbesondere gilt dies für die **Hornhaut,** welche gewöhnlich **im vertikalen Meridian stärker gekrümmt** ist als in horizontalen, was z. B. daran erkannt wird, daß von einem Stern gleich dicker Linien uns die vertikalen dicker erscheinen als die horizontalen; **höhere Grade** des regelmäßigen Astigmatismus (Bestimmung durch Ophthalmometer, siehe oben) **müssen durch zylindrisch geschliffene Gläser korrigiert werden.** Dieser Zylinderschliff kann mit dem zur Korrigierung anderer Refraktionsanomalien nötigen Konvex- oder Konkavschliff, sowie eventuell dem zur Beseitigung geringer Grade des Schielens (siehe unten) nötigen prismatischen Schliff vereinigt werden.

§ 178.

Beim **Astigmatismus** erfolgt **Abbildung eines Punktes „nicht als Punkt“,** sondern als Linie, Ellipse oder Zerstreuungskreis, — wie **allgemein bei der „Unschärfe“,** welche durch die **Unvollkommenheiten der optischen Apparate** bedingt ist.

Hierzu gehört die *sphärische Abweichung,* welche darin besteht, daß bei einer reinen sphärischen Trennungsfläche mit einigermaßen **beträchtlichem Öffnungswinkel keine homozentrische Wiedervereinigung homozentrischer** Strahlenbündel statthat, an die Stelle des „Brennpunktes“ z. B. **Brennlinien** und **-flächen** treten. Dies ist **besonders auffällig für Randstrahlen,** bzw. **„schiefen Einfall“.** Wir suchen **optische Gläser** (Photoobjektive, Mikroskopsysteme) hiervon frei **(aplanatisch,** resp. **„anastigmatisch“)** zu machen durch **geeigneten Schliff (periskopisch,** konkavkonvex, Meniskusform) resp. **Kombination mehrerer, insbesondere plankonvexer Linsen.**

Auch dem Auge verleihen insbesondere der geschichtete Bau und die Krümmungsverhältnisse der Linsen einen **genügenden Grad von „Periskopie“, „Aplanasie“** und **„Anastigmasie“)**; hauptsächlich aber sehen wir hier die ***Abblendung der Randstrahlen*** benutzt **durch eine**

***„Blende“* von regulierbarer Weite,**

nämlich die ***Iris*** (nachgebildet in den „Irisblenden“), **deren Weite** insbesondere **durch die ins Auge fallende Lichtmenge reguliert wird,** indem dieses durch den Reflexbogen: Opticus, Corpora quadrigemina, Oculomotorius den ***„Pupillarreflex“*** in Gang setzt: Pupillenverengerung auf Lichteinfall. Derselbe betrifft auch die etwa gleichzeitig beschattete andere Pupille: **konsensueller Pupillarreflex.**

Außer der sphärischen ist bekanntlich noch die *chromatische Aberration* oder Farbenabweichung zu erwähnen, welche auf der **verschieden starken Brechbarkeit der verschiedenwelligen Strahlen** beruht — kurzwellige rote Strahlen werden am schwächsten, langwellige violette am stärksten gebrochen; die Größe dieser „Dispersion“ ist aber vom Brechungsindex unabhängig, so daß es gelingt **durch Kombination verschiedener Glassorten** (schwach zerstreuendes Kron- und stark zerstreuendes Flintglas) **und entsprechenden Schliff der Teillinsen** usw., welche verkittet oder zentrisch gefaßt werden, sowohl **achromatische** (eventuell **„apochromatische“) Linsen** und **-Systeme** als auch nicht ablenkende aber farbenzerstreuende Prismen, letztere für Spektroskope mit grader Durchsicht, herzustellen.

Auch dem **Auge** soll die **Linsenschichtung** etwas analoges hinsichtlich **Verminderung** der Farbenabweichung leisten, welche indessen **unter bestimmten Umständen sehr deutlich** bemerkbar sein kann und z. B. veranlaßt, daß **rote Lichter** (die Gefahrsignale im Verkehrswesen!) **näher** scheinen **als gleichweit entfernte grüne, blaue oder violette.**

§ 179.

Für den hineinblickenden Beobachter erscheint die ***Pupille eines fremden Auges stets schwarz,*** **weil er gewissermaßen sich selbst das Licht abschneidet. Wo Licht auf den Augenhintergrund gelangen kann,** z. B. durch die pigmentfreie, daher durchscheinende Sklera der albinotischen Augen, auch manchmal beim Beobachten eines nicht akkommodierten Auges von einem Standpunk tunmittelbar neben einer Flamme (Brücke) **leuchtet er in *roter* Farbe** wegen seines Reichtums an Blutgefäßen. Durch eine totalreflektierende Schicht mehrerer Glasplatten, oder besser **durch einen in der Mitte durchbohrten Hohlspiegel,** durch welchen der Beobachter hindurchblickt, kann **jeder Augenhintergrund in größerer Ausdehnung erleuchtet** und der genauen **Beobachtung zugänglich gemacht** werden:

Augenspiegel oder **Ophthalmoskop** (Helmholtz), **besonderer Fall der *Endoskopie,*** d. h. Untersuchung von dunkeln Körperhöhlen, welche entweder durch mittels Spiegel hineinreflektierte Strahlen (Kehlkopfspiegel, Nasen-, Ohrenspiegel) oder durch hineingebrachte kleine Glühlampen (Untersuchung der Harnröhre und Blase usw.) erleuchtet werden.

Beim Augenspiegel kann **entweder** die **Linse des zu untersuchenden Auges als Lupe** verwendet und der **Augenhintergrund** im stark **vergrößerten,**

aufrechten, **virtuellen Bilde**

gesehn werden, oder es wird von ihm **unter Verwendung einer** vor das zu beobachtende Auge gehaltenen **Konvexlinse** ein

reelles *umgekehrtes* Bild

entworfen (das man auch auf einem Schirm aufgefangen, sowie photographiert hat), und betrachtet. Korrektion der Refraktion des Beobachters vorausgesetzt, kann die **Distanz** zwischen beiden Augen, resp. zwischen Auge und **Projektionslinse,** resp. die **Brennweite** der letzteren **zur Bestimmung der Refraktion des untersuchten Auges** dienen, siehe oben.

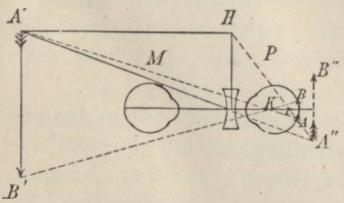


Fig. 144.
Augenspiegeluntersuchung im aufrechten Bilde. — *M* Auge des Arztes, *P* des Patienten, *K* Knotenpunkt, *F* Brennpunkt des letzteren. Von dem Hintergrunde desselben *AB* wird durch seinen eigenen dioptrischen Apparat ein reelles verkehrtes Bild *A' B'* entworfen, welches aber durch die Konkavlinse in der Ebene *H* zur virtuellen aufrechten stark vergrößerten in *A''B''* wird.

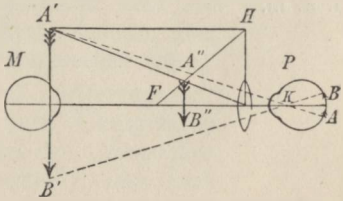


Fig. 145.
Augenspiegeluntersuchung im verkehrten Bilde. — *M* Auge des Arztes, *P* des Patienten, *K* Knotenpunkt des letzteren. Von seinem Hintergrund *AB* entwirft sein dioptrischer Apparat das reelle verkehrte Bild in *A'B'*, welches durch die in der Ebene *H* vorgehaltene Konvexlinse mit dem Brennpunkte *F* nach *A'' B''* in entsprechender Größe verlegt wird, so daß man es hier freischwebend betrachtet.

§ 180.

Die Aufnahmeelemente in der Netzhaut

sind die an deren *Außenseite* gelegenen *Stäbchen* und *Zapfen:* Sinnesepithelzellen, welche mit ihren Fortsätzen zu **bipolaren und horizontalen Zellen** der Netzhaut in Beziehung treten; — letztere im Sinne der Neuronenlehre „Schaltneuronen" zwischen ihnen und den **„großen Ganglienzellen",** deren Hauptfortsätze erst die **Opticusfasern** sind, die schon durch ihre Feinheit als **intrazentrale** Fasern sich kennzeichnen; siehe die Entwicklung der „Augenblase" als Großhirnteil.

An der Austrittsstelle des Sehnerven, wo Stäbchen und Zapfen fehlen, **wird *kein* Licht empfunden:** Erscheinung des

blinden Flecks.

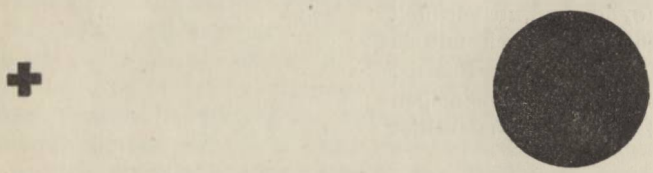


Fig. 146.
Blinder Fleck: Fixiert man mit dem rechten Auge bei geschlossenem linken aus etwa 25 cm Entfernung das Kreuz links, so verschwindet der schwarze Fleck rechts, indem sein Bild im Auge gerade auf die Eintrittsstelle der Sehnerven fällt.

Beweis dafür, daß die „Lichtstrahlen" tatsächlich die Netzhautschichten **durchdringen,** ehe sie die Aufnahmeelemente treffen:

Purkinjesche Aderfigur, sternförmiger Schatten der Netzhautgefäße, besonders morgens beim Aufschlagen der Augen, oder beim Verfolgen eines bewegten Lichtpunkts zu beobachten, sonst durch die „Gewöhnung" zurücktretend. **Sie gehört zu den**

„entoptischen Erscheinungen",

ebenso wie die Schattenbilder von Trübungen oder Tropfen — **mouches volantes** —, auch des Blutkörperstromes in den Netzhautkapillaren u. a. m.

§ 181.

Wie der Vorgang der Entstehung von „Erregung“ in den Aufnahmeelementen und ihrer Übertragung auf die leitenden Fasern usw. **beschaffen ist, wissen wir** beim Sehorgan **ebensowenig genauer** wie bei den anderen Sinnesorganen; indessen sind uns

Veränderungen der Netzhaut bei der Belichtung

bekannt geworden.

Der in den Außengliedern der Stäbchen enthaltene

„Sehpurpur“

(Rhodopsin) wird **durch Belichtung *gebleicht*** (Versuche an Frosch- und Kaninchenaugen, Herstellung von „Optogrammen“, Reindarstellung des Sehpurpurs), was ein **photochemischer Vorgang** ist, neben welchem **noch andere,** zum Teil vielleicht nicht durch Farbenänderung nachweisbare vorkommen und **zur Erregung in Beziehung** stehen dürften.

Ferner ist ***Wanderung des Pigments*** **zwischen die Netzhautelemente,** auch ***Bewegungserscheinungen*** (Kontraktion im Lichte, Expansion im Dunkeln) **an letzteren selbst** bei gewissen Tieren beschrieben worden. Endlich sind auch **elektrische Tätigkeitserscheinungen** an der Netzhaut (Belichtungs- und Verdunkelungsschwankungen) nachgewiesen.

§ 182.

Die Intensität jeder Lichtempfindung

hängt ab von der Reizintensität, wobei für die Unterschiedsempfindlichkeit das Webersche Gesetz gilt, das schon oben am Zucken einer Bogenlampe und Flackern einer Kerze exemplifiziert wurde,

ferner von der Größe der beleuchteten Netzhautfläche; ein kleines sehr helles Objekt kann dunkler aussehn als ein größeres weniger helles,

endlich aber auch von der Helligkeit der *Umgebung* des Objektes. Ein heller Gegenstand sieht auf dunkelem Grunde heller aus als auf hellem, daneben aber auch größer als seiner wirklichen Größe entsprechen würde:

Diese ***„Irradiation“*** basiert auf **„Miterregung“ benachbarter Netzhautelemente** oder auch **Übergreifen** der Erregung **im Zentralorgan** (ebenso bei den „Mitempfindungen“ und der „Irradiation des Schmerzes“), oder auch auf **mangelhafter Akkommodation.**

Wichtig für die Intensität der Lichtempfindungen, wie jeder anderen Empfindung, ist die **Dauer des Reizes,** welche eine gewisse kürzeste Zeit — beim Licht etwa 0,16 Sekunde, überschreiten muß.

Anderseits **überdauert die Empfindung,** — und zwar schon die Erregung der peripherischen Elemente, **den Reiz, wenn dieser plötzlich aufhört;** man sieht ein **helles,**

„positives Nachbild“.

Rasch nacheinander folgende verschiedenartige, insbesondere **verschieden lokalisierte Lichteindrücke** können so ineinander übergehn oder ***verschmelzen;*** ein **im Dunkeln im Kreise geschwungener leuchtender Gegenstand** erscheint als **heller Kreis,** die **Speichen** eines sich schnell drehenden **Rades** als **Schleier;** hierauf beruht der gleich zu erwähnende **Farbenkreisel,** sowie alle

„stroboskopischen Apparate“,

— Wunderscheibe, Schnellseher, Kinematograph.

Die **Netzhautelemente** zeigen mehr als die Aufnahmeelemente anderer Sinnesorgane

Ermüdungserscheinungen:

bei gleicher andauernder Strahlungsintensität nimmt die Stärke der Lichtempfindung ab.

Nach längerer Fixierung **eines hellen Objekts** auf dunkelem Grund sieht man deshalb **auf einer gleichmäßig beleuchteten Fläche einen dunkeln Fleck** von gleicher Gestalt, das

„negative Nachbild“

(auch **Sukzessivkontrast** genannt).

Die **gesamte Netzhaut** ist bei Tage und offenen Augen in einem **gleichmäßigen** Zustande einer **gewissen Ermüdung,** weshalb man **beim Eintritt in weniger stark beleuchtete** Räume die **Gegenstände zunächst nicht wahrnimmt;** erst allmählich **erholt** sich die Netzhaut soweit, daß diese für sie im ermüdeten Zustande unter der Reizschwelle befindlichen Reize wirksam werden:

„Dunkeladaptation“,

welche **vorwiegend bei den peripherischen Netzhautteilen** statthat (ihr Organ die **Stäbchen**). Umgekehrt **paßt** sich die Netzhaut durch baldiges Ermüden auch **beim Übergang aus der Dunkelheit** dem **Lichte** an, welches ihrer großen Erregbarkeit halber **zunächst „blendend“** wirkte:

„Helladaptation“.

§ 183.

Wie schon erwähnt, **unterscheidet man die**

Qualität der Lichtempfindungen

als ***„Farbe“;*** den Wellenlängen von **710** bis **390** $\mu\mu$ entsprechen die **Empfindungen der**

Farben des *sichtbaren Spektrums.*

Die nächst**größeren** Wellenlängen, die **„ultraroten“ Strahlen** erzeugen **Wärmewirkungen,** ohne die Netzhaut zu erregen, obschon sie von den Augenmedien durchgelassen werden; die nächst**kleineren** Wellenlängen, die „ultravioletten“ Strahlen scheinen **Fluoreszenzlicht** in den Augenmedien zu erzeugen, welches dann auf die Netzhaut wirkt (**graues** Licht), **ebenso** nur in geringerem Grade angeblich auch die **Röntgenstrahlen.**

Auf verschiedenem Wege können **an derselben Netzhautstelle zwei oder mehr Farbenempfindungen gleichzeitig hervorgerufen** werden:

1. ***Objektive Farbenmischung:*** **Aufeinanderprojizieren verschiedener Teile mehrerer Spektren** auf derselben Stelle eines Schirms.
2. ***Subjektive Farbenmischung:*** **Schnelles Rotierenlassen einer Scheibe mit verschiedenfarbigen Sektoren** — ***Farbenkreisel*** —, wobei, wie schon erwähnt, die kurzdauernden verschiedenartigen **Eindrücke miteinander verschmelzen.**

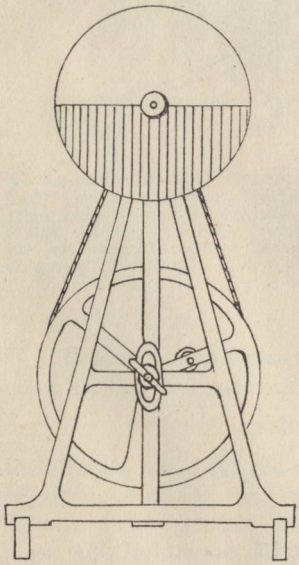


Fig. 147.
Farbenkreisel.

In beiden Fällen findet man, daß **Mischung je eines bestimmten *Paares von Spektralfarben* bei geeignetem Intensitätsverhältnis**

weiß

ergibt; man nennt dieselben ***„komplementär“:*** so

rot und grün,
gelb und violett,
orange und blau.

Ebenso ergibt natürlich Mischung **sämtlicher** Spektralfarben **„weißes Licht“,** von dem man ja sagt, daß es **durch das Prisma oder Beugungsgitter** in die Spektralfarben **„zerlegt“** wird.

Mischung *nicht* komplementärer Farbenpaare ergibt eine **zwischenliegende *Mischfarbe*, mit um so hellerem „Farbentone“** (Nuance), **je näher die Komponenten nach komplementären Farben zu liegen.** Orange ist Mischfarbe zwischen Rot und Gelb, Hellgrün zwischen Gelb und Blauviolett („Indigo“). **Eine** Art von Mischfarben ist **selbst nicht Spektralfarbe,** nämlich die durch Mischung von **Rot und Violett** zu erhaltenden sog. **Purpurtöne.**

§ 184.

Die **Ergebnisse** der Farbenmischung stellt man **graphisch** dar in sog.

„Farbentafeln“,

so **kreisförmigen,** wo die Spektralfarben und Purpurtöne im Kreise angeordnet sind und die **Mitte „Weiß“** bedeutet, oder verbreitetermaßen in **Dreieckform,** wo **Weiß** im **Schwerpunkte** liegt und die **Ecken den absolut reinen** Rot-, Grün- und Violett**empfindungen** entsprechen, welche die eine der

Theorien der Farbenempfindung

annimmt, welche **erklären wollen, wie auf Grund einer beschränkten Zahl von Arten von Aufnahmeelementen die** tatsächlich **unzähligen** (nach feinsten Abstufungen mit der Wellenlänge) **verschiedenen Farbabstufungen zur Empfindung gelangen.**

Die

Farbentheorie von Young und Helmholtz

nimmt an, daß

drei verschiedene Arten

farbenempfindlicher Elemente in der Netzhaut vorhanden sind, welche die

„Grundempfindungen“

Rot, Grün und ***Violett*** vermitteln,

bei deren gleichzeitiger maximaler Erregung die Empfindung „Weiß“ entsteht, und **welche von jeder Spektralfarbe** — Strahlen des sichtbaren Spektrums von bestimmter Wellenlänge — **alle drei, aber in verschiedener Stärke erregt werden,** — von rotem Licht die „rotempfindenden“ Elemente am stärksten, die grün- und die violettempfindenden Elemente schwächer usw. usw.

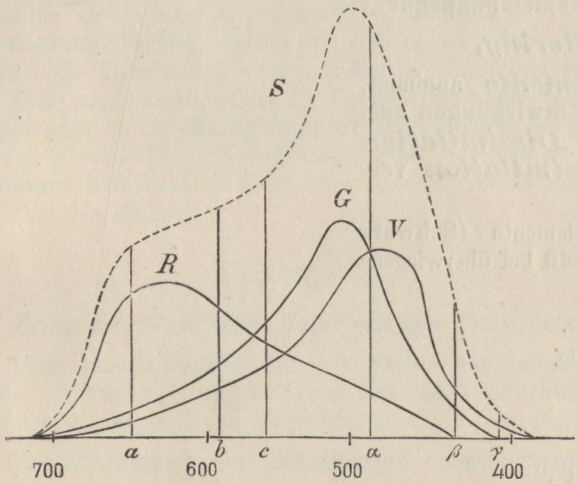


Fig. 148.

Young-Helmholtzsche Theorie der Farbenempfindung: Die Kurven *R*, *G* und *V* geben mit ihren Ordinatenwerten die relative Stärkung der Erregung durch Licht von den auf der Abszissenachse eingetragenen Wellenlangen (in $\mu\mu$) an für die „rotempfindenden“, die „grünempfindenden“ und die „violettempfindenden“ Netzhautelemente. *S* ist die Kurve der Gesamterregung. Die Farben α, β, γ sind „komplementär“ zu *a*, *b*, *c*. (Nach Gad.)

Fehlen jeder Erregung würde den Eindruck des „absolut Dunkeln“ hervorrufen, mit welchem man die

„schwarze Farbe“

identifiziert hat, die indessen entschiedene **Mischfarben** zu erzeugen imstande ist: **mit Rot und Gelb** sog. **braune Töne. Grau** ist als Mischung von **Schwarz und Weiß,** resp. als **lichtarme Mischung von Komplementärfarben** zu bezeichnen (so meist beim Farbenkreisel mit Pigmenten im auffallenden Licht).

Die Tatsache, daß **in der Peripherie des Gesichtsfeldes** — siehe unten —, also von den von der Fovea centralis entfernteren Netzhautelementen **Farben nur noch unvollkommen empfunden** werden, der **Gegensatz zwischen hell und dunkel aber sehr wohl,** ferner daß letzterer von total Farbenblinden (siehe unten) sehr fein unterschieden wird, zwingt zur **Unterscheidung von *Elementen, welche***

hell und dunkel,

und von solchen, *welche*

die Farben

unterscheiden.

Erstere dürften die ***Stäbchen,*** **letztere** die ***Zapfen*** sein (zahlreicher um die Fovea centralis als in der Peripherie!).

Man hat die Zahl der Arten der letzteren noch vermehren wollen; andererseits **begnügt man sich mit nur zweien und setzt sie in Parallele zu den helldunkelempfindenden:**

die Farbentheorie von Hering,

welche ***drei Arten Aufnahmeelemente*** annimmt, welche ***je*** **durch verschiedene äußere Einwirkungen entweder in den Zustand überwiegender *Dissimilation*** oder in den Zustand überwiegender ***Assimilation*** **versetzt werden:**

1. ***Schwarzweißempfindende*** Elemente (**Schwarz** bei überwiegender **Assimilation, Weiß** bei überwiegender **Dissimilation**).
2. ***Rotgrünempfindende*** Elemente.
3. ***Blaugelbempfindende*** Elemente.

§ 185.

Prüfstein der Farbentheorien sind die

Störungen des Farbenempfindungsvermögens

(Farbenblindheit, Dyschromatopsie resp. Achromatopsie).

Nach der **Young-Helmholtz**schen Theorie hätte man:

1. Leute mit **allen drei Arten** farbenempfindender Elemente, aber **gegen die Norm verschobener relativer Erregbarkeit** derselben: **„anomale Trichromaten“,**
2. a) **Fehlen einer Art** von Elementen („Dichromaten“):
   Rotblindheit,
   Grünblindheit,
   Violett- resp. Blaublindheit;
   b) eventuell **Fehlen zweier Arten** von Elementen („Monochromaten“).

Nach der **Heringschen Theorie** hätte man dagegen nur entweder:

1. **Verschiebung oder**
2. **Fehlen einer der beiden Arten** farbenempfindender Elemente, also
   a) **Rotgrünblindheit,**
   b) **Blaugelbblindheit.**
3. Beide Theorien endlich müssen jetzt die **totale Farbenblindheit** (Achromatopsie) erklären auf Grund des **Erhaltenseins** von **nur Helldunkel** (resp. Schwarzweiß) **empfindenden Elementen.**

Künstliche Farbenblindheit kann hervorgerufen werden durch gewisse **Gifte** (Blaublindheit resp. „Gelbsehn" durch Santonin), sowie durch **Ermüden für eine bestimmte Farbe.**

§ 186.

Diese Ermüdung bewirkt auch, daß man nach längerem Betrachten grellfarbiger Gegenstände **„Nachbilder" in den Komplementärfarben** sieht, für welche im Sinne beider Theorien die Erregbarkeit wegen fehlender Ermüdung größer ist. Aber man sieht auch die **Umgebung** eines farbigen Gegenstandes **in der Komplementärfarbe** (farbige Schatten), die also gleichzeitig ***„Kontrastfarbe"*** ist (echter oder **simultaner Kontrast** im Gegensatz zu dem „Sukzessivkontrast" der Nachbilder).

§ 187.

Lokalisation der Lichtempfindungen:

Beim Sehen mit einem Auge **verlegen wir das Objekt in die Richtung, von welcher das Licht herkommt;** durch den Knotenpunkt des Auges gehender „Richtungsstrahl".

Die **Genauigkeit der Lokalisation** bezeichnen wir als

Sehschärfe,

d. i. der **kleinste Gesichtswinkel, unter welchem zwei Objektpunkte voneinander räumlich getrennt gesehen werden.**

Gesichtswinkel ist der **Winkel, den die von den beiden Objektpunkten herkommenden, im Knotenpunkt des Auges sich schneidenden Richtungsstrahlen bilden.**

Damit sie getrennt gesehen werden können, müssen ihre Bildpunkte **auf zwei getrennte Aufnahmeelemente** fallen; da der kleinste dies gestattende Gesichtswinkel etwa 50 Bogensekunden beträgt, so ist die Distanz auf der Netzhaut etwa 4 μ, was etwas mehr als die Zapfendicke beträgt.

In der ***Fovea centralis***, dem **Orte des deutlichsten Sehens, mit welcher wir stets fixieren**, ist daher jeder Zapfen (welche hier die Stäbchen weitaus überwiegen) ein lichtempfindliches Element.

Wir richten mittels der gleich zu besprechenden Augenbewegungen **die Fovea auf den scharf zu sehenden Punkt**, so daß dieser mit jener durch die **Gesichtslinie** oder ***Blicklinie***, siehe unten, verbunden wird (welche **von der optischen Achse** um den Winkel = etwa 5^0 **vorn medianwärts abweicht): *Direktes Sehen.***

Buchstaben beim Lesen usw. sollen mindestens in einem Winkel von 5 Bogenminuten erscheinen, woraus sich angesichts der deutlichen Sehweite (siehe oben) das zulässige Minimalmaß für Druckschrift ergibt.

Die peripherischen Netzhautpartien — *„indirektes Sehen“* — haben **weit geringere Sehschärfe**, indessen ist **dieselbe** bei schwacher Beleuchtung der betrachteten Gegenstände, — mit deren Abnahme auch die Sehschärfe abnimmt — **(Sehen in der Dämmerung), für die Fovea centralis geringer als für die peripherischen Netzhautteile**, deren Stäbchenreichtum sie der Dunkeladaptation besonders geeignet macht. Daß das Farbenunterscheidungsvermögen dagegen nach der Peripherie hin abnimmt, wurde schon erwähnt.

§ 188.

Die **Gesamtheit aller Richtungen, in denen das unbewegte Auge Objektpunkte sehen kann**, heißt das

Gesichtsfeld.

Seine **Grenzen**, resp. die Winkel, welche die betreffenden durch den Knotenpunkt des Auges gehenden Graden mit der Gesichtslinie und miteinander bilden, ebenso wie das **Verhalten** aller **seiner Punkte oder Richtungen hinsichtlich der Sehschärfe, des Farbenunterscheidungsvermögens usw.**, werden **untersucht mit dem**

Perimeter,

welches im wesentlichen aus einer festen **Stütze für den Kopf,** aus einem **zu fixierenden Punkt** und einem **um diesen drehbaren Halbkreis** mit **Einteilung** und **verschiebbaren Marken** besteht, dessen **Mittelpunkt dem Knotenpunkt des Auges entspricht.** Auch der Winkel der Drehung des Halbkreises um den Fixationspunkt muß an einem **Teilkreis ablesbar** sein.

Das **Gesichtsfeld erstreckt sich** lateralwärts auf etwa 100 Bogengrade, medialwärts und oben auf zirka 60, nach unten auf etwa 70 Bogengrade. Die **Einschränkung** medialwärts **(„nasalwärts“)** gegenüber lateralwärts („temporalwärts“) **rührt** natürlich **von der Nase und Wange her.**

§ 189.

Um *mehr als einen ganz beschränkten Bezirk* so scharf zu sehen, wie es nur durch Abbildung auf der Fovea centralis möglich ist, muß das

Auge bewegt

werden können, was **im „Kugelgelenk“ durch die „äußeren Augenmuskeln“** geschieht; der **Drehpunkt** liegt von der Gesichtslinie im obigen Sinne etwas ab, aber so minimal, daß man die „Blicklinie“ mit ihr und der optischen Achse annähernd identifizieren kann.

Die **Stellung des Auges, in welcher die Blicklinie horizontal und sagittal** (die Blicklinien beider Augen parallel) **gerichtet** ist, heißt

1. ***„Primärstellung“;***

durch die Augenbewegungen wird die Blicklinie aus ihr herausgebracht. Die **äußersten Stellungen,** welche sie dabei einnehmen kann, **umgrenzen das** („uniokuläre“)

Blickfeld.

Es könnte nun bei jeder beliebigen Richtung der Blicklinie das **Auge** sich noch um diese **wie ein Rad um seine Achse drehen** und so unzählige Stellungen einnehmen; in Wirklichkeit aber führt die Koordination der Augenmuskelinnervation dazu, daß **für jede Richtung der Gesichtslinie** auch nur **ein ganz bestimmter „Raddrehungs-“ oder „Rollungswinkel“ vorliegt.**

Jede Augenstellung verhält sich zur vorhergehenden derart, als ob der **Bulbus einfach um diejenige durch seinen Drehpunkt gehende Achse gedreht** worden wäre, **welche auf der der ersten und der folgenden Richtung** der Blicklinie **gemeinschaftlichen Ebene senkrecht steht** (Listingsches Gesetz, auch etwas anders formulierbar, wenn man von der Primärstellung noch unterscheidet):

2. ***Sekundärstellungen.***

a) **Reine** Drehung **temporalwärts,** wobei die Blicklinie in der Horizontalebene bleibt (Wirkung des **M. abducens** oder rectus lateralis),

b) **reine** Drehung **nasalwärts,** wie oben; Wirkung des **M. rectus medialis,**

c) **reine Hebung** des Blickes nach oben; kombinierte Wirkung des **M. rectus superior** und des **obliquus inferior,**

d) **reine Senkung** des Blickes; kombinierte Wirkung des **M. obliquus superior** (trochlearis) und des **rectus inferior.**

3. ***Tertiärstellungen,***

mit welchen Raddrehung oder **Rollung verbunden** ist.

So wirken **für sich allein**

der Rectus superior hebend und „adduzierend",
der Obliquus superior senkend und „abduzierend",
der Rectus inferior senkend und „adduzierend",
der Obliquus inferior hebend und „abduzierend".

§ 190.

Mit einem Auge können wir **ohne Bewegungen des ganzen Kopfes nur Flächen-, aber keine Tiefenwahrnehmung** erhalten, **zur letzteren,** zur Schätzung der Entfernung von Gegenständen befähigt uns erst das

Sehen mit beiden Augen.

Die Bewegung der **Muskeln** beider Augen ist nämlich derart **koordiniert,** es herrscht **bei ihrer Innervation** eine **derartige Synergie,** daß **beim Fixieren eines Punktes mit beiden Augen die beiden Blicklinien sich in diesem Punkte schneiden.**

Je näher der fixierte Punkt, desto größer daher der der von ihnen eingeschlossene Winkel oder **Grad der**

Konvergenz.

Mit der Konvergenz ist die **Akkommodation** und **Pupillenverengerung synergisch verknüpft.**

Nur beim **Fixieren sehr weit entfernter Punkte** sind beide **Blicklinien parallel** gerichtet:

Der *„Blickpunkt“* oder **Schnittpunkt beider** Blicklinien **liegt im unendlichen,** so daß man von **einer** zu ihm gehenden **Richtung** sprechen kann.

Die **Grenzrichtungen dieser Art** umschließen das

binokuläre Blickfeld,

welches wohl von dem

binokulären *Gesichts*feld —

Inbegriff aller Richtungen, in denen Objektpunkte gesehen werden können bei nicht bewegten Augen mit horizontal, sagittal und parallel (in „Primärstellung“) befindlichen beiden Blicklinien — ***unterschieden* werden muß.**

Das binokuläre Blickfeld hat mit dem uniokulären Blickfeld und das binokuläre Gesichtsfeld mit dem uniokulären Gesichtsfeld die Mehrzahl der Richtungen gemeinsam, während **lateral-** (temporal) **wärts jedes für sich allein größere Ausdehnung** hat.

§ 191.

Daß innerhalb der ersteren Richtungen

mit beiden Augen doch ***einfach gesehn*** wird,

liegt daran, daß **beide Foveae centrales** sowie **viele andere Paare von Punkten auf je einer von beiden Netzhäuten die Eigenschaft haben, daß ihre gleichzeitige Reizung nur eine einfache Lichtempfindung hervorruft;** man nennt sie

identische Netzhautstellen.

Im allgemeinen sind Punkte auf den beiden **oberen** „Quadranten“ der einen Netzhaut identisch mit solchen auf den beiden oberen Quadranten der anderen, ebenso für die **unteren** Hälften; anderseits sind Punkte auf den beiden **nasalen** oder **medialen** Quadranten **der einen** Netzhaut identisch mit **temporalen** oder **lateralen** Quadranten **der anderen.** Dem entspricht die Eigenart der **Halbkreuzung oder**

Semidekussation der Opticusfasern.

Einseitige Läsionen zentralwärts vom Chiasma haben daher **Ausfall der Lichtempfindungen** in **entweder der linken oder der rechten Hälfte des Gesichtsfelds** jedes von **beiden** Augen zur Folge:

Rechts- oder linksseitige *„Hemianopsie“*.

§ 192.

Da anderseits das Gesichtsfeld jedes Auges lateralwärts gewisse Richtungen resp. Punkte für sich zu eigen hat, **sehen wir jeden körperlichen Gegenstand gewissermaßen mit dem linken Auge etwas mehr von der linken Seite, mit dem rechten Auge etwas mehr von der rechten Seite,** woher wir den ***Eindruck des Körperlichen*** **im Gegensatz zum Flächenhaften entnehmen.**

Bietet man dem linken Auge die Abbildung eines Gegenstands, **etwas mehr von links** gesehn, dem **rechten** eine genau in gleicher Größe gehaltene Abbildung desselben Gegenstandes, **etwas mehr von rechts** gesehn, so kann der Eindruck des Körperlichen **künstlich hervorgerufen** werden, wenn beide Bilder „zur Deckung gebracht" werden, was entweder durch **Gewöhnung** oder durch künstliche Hilfsmittel, wie in passendem Winkel aufgestellte **Spiegel** (Wheatstone) oder gleichzeitig vergrößernde **Prismen** (Brewster) erreicht werden kann; man nennt den Vorgang **stereoskopisches Sehen** und die Apparate

Stereoskope.

Fallen dagegen auf **identische Netzhautstellen** die **Bilder verschiedener Dinge,** so tritt bald mehr das eine bald mehr das andere vor:

Wettstreit der Gesichtsfelder.

Vertauscht man die Stereoskopbilder von Reliefgegenständen, so erhält man den Eindruck des **Vertieften** und umgekehrt: ***Pseudoskopische Wirkung.***

§ 193.

Die ***Entfernung*** eines fixierten Punktes pflegt man **aus dem Grade der Konvergenz** und damit verbundenen **Akkommodationsanstrengung zu schätzen.**

Die ***Größe von Gegenständen*** schätzt man aus dem **Gesichtswinkel, verbunden mit** der eben geschilderten **Entfernungs**schätzung. Die **Fähigkeit, beides richtig zu machen,** nennt man

Augenmaß.

Der **Inbegriff** (geometrische Ort) **aller Punkte im Raume, welche bei einer gegebenen Augenstellung einfach gesehn werden,** heißt der

Horopter

dieser betreffenden Augenstellung.

Außerhalb desselben liegen im binokulären Gesichtsfeld **Punkte, welche doppelt gesehen** werden, was indessen **für gewöhnlich** gar **nicht auffällt,** um so mehr, als sie in der **äußersten Netzhautperipherie** mit **sehr geringer Sehschärfe** sich abbilden.

Störend wirken dagegen die ***Doppelbilder,*** welche beim

Schielen,

bedingt durch pathologische Kürze oder Länge eines Augenmuskels notwendig auftreten müssen, wo in der Ruhe die Blicklinien nicht parallel liegen, sondern **sich schneiden — Einwärtsschielen** (Strabismus convergens) — oder **auseinander gehen** (Strabismus divergens); je nachdem hat man **gekreuzte** oder **gleichseitige Doppelbilder,** was sich durch Vorhalten eines farbigen Glases vor das eine Auge leicht unterscheiden läßt. Auch **Abweichungen nach oben, unten** usw. kommen vor.

§ 194.

Das Blut zirkuliert im Auge,

indem es **eintritt** durch die Art. centralis retinae und durch die Art. ciliares (in der Nähe des Opticuseintritts Anastomosen); — und es **tritt wieder heraus** durch die Vena centralis retinae und durch die Venae vorticosae.

Das **Kammerwasser** ist **Lymphe,** die sich direkt in den venösen Schlemmschen Kanal ergießen soll.

Der **Glaskörper** ist ein Gallertgewebe aus einem Fachwerk durchsichtiger Membraneu mit eingelagerter alkalischer, sehr wenig Trockensubstanz enthaltender Flüssigkeit.

Der ganze **Bulbus** zeigt eine **Spannung seiner Wand** (Meßinstrumente) resp. **Binnendruck seines Inhalts** (Messung am Tier durch Nadel und Manometer), welcher als

intraokularer Druck

bezeichnet wird, vom Blutdruck in noch nicht ganz aufgeklärter Weise beeinflußt wird und normal 20 bis 30 mm *Hg* beträgt.

§ 195.

Vor schädlichen Einflüssen kann der Augapfel *geschüzt* werden durch das *Schließen* der *Augenlider* (M. orbicularis oris, innerviert vom N. facialis), welches **willkürlich oder reflektorisch** — auf Einfall sehr hellen Lichtes, Reize auf die Trigeminusenden der Hornhaut usw. —, letzteres normal stets doppelseitig, erfolgt. Physiologisch im wachen Zustande erfolgt das **„Blinzen" in gewissen Intervallen,** offenbar zur **Feuchthaltung der Hornhaut,** wozu das

Sekret der Tränendrüsen

dient, welches von diesen „serösen Drüsen" **konstant,** auf **Hornhautreize** und **psychische Affekte** (Trauer, Schmerz) **vermehrt** abgesondert wird.

Die **Tränen** sind wasserhell, alkalisch und enthalten in dem geringen Trockenrückstand vorwiegend *NaCl.* Sie strömen aus den **Ausführungsgängen** im äußeren Augenwinkel in den „Konjunktivalsack", werden durch die Lidbewegungen über Konjunktiva und Kornea verteilt und fließen im inneren Augenwinkel durch die **Tränenpunkte** der Karunkeln und den Canalis **nasolacrymalis (Tränensack!)** in die **Nasenhöhle** ab.

Der **Einfettung** des **Lidrandes,** welche das Überfließen der Tränen verhindert, dienen die schon erwähnten **Meibomschen Drüsen.**

XIV. Zeugung, Entwickelung, Lebensperioden.

§ 196.

Der Mensch pflanzt sich durch ***geschlechtliche Zeugung*** fort, wozu sich die von den „Keimdrüsen" des **männlichen** und des **weiblichen** Organismus „abgesonderten" **Keimzellen miteinander vereinigen** müssen.

Es sind dies die dem Hoden entstammende **Samenzelle** und die dem Eierstock entstammende **Eizelle.**

Die ***Samenzellen*** (Samenfäden, Spermatozoen), beim Menschen 0,05 mm lang, werden gebildet in den gewundenen Kanälchen des Hodens aus Zellen des „Keimepithels", deren **Kernsubstanz** wesentlich zum **Kopf,** deren **Protoplasma** wesentlich zum **Schwanz** (Geißel, Zilie) des Spermatozoons wird, während das **Mittelstück** dem **„Zentrosoma"** entspricht.

Der

männliche Same (Sperma)

enthält 10 bis 15 % meist organische Trockensubstanz, neben den **Bestandteilen der Spermatozoen** — vor allem **phosphorhaltige Eiweißkörper** — noch diejenigen der **Sekrete der Samenblasen, der Prostata und der Cowperschen Drüsen,** welche zu den Spermatozoen noch dazu kommen: **Eiweißkörper, Lezithin, Fette, Cholesterin, Salze** und die früher erwähnte Base **Spermin.** Auf Zersetzungsprodukte des letzteren hat man den **Geruch** des frisch entleerten Samens zurückgeführt, welcher letztere zunächst zähflüssig, weißlich trübe ist, beim Stehenlassen aber unter nicht näher erforschten chemischen Veränderungen dünnflüssiger und durchsichtig wird.

Seine **Reaktion** ist meist leicht **alkalisch,** wie sie für die Beweglichkeit und Überlebensdauer der Samenzellen am vorteilhaftesten ist.

Die auf **einmal ejakulierte Menge** wird zu $^1/_2$ bis 6 ccm, die **Spermatozoenzahl** zu 60000 auf den Kubikmillimeter angegeben. Sie nimmt bei wiederholter Entleerung stark ab.

§ 197.

Die ***Eizelle*** wird vom Keimepithel der weiblichen Keimdrüse, des Ovariums gebildet, wo sie in besonderen bläschenartigen Hohlräumen, den **Graafschen Follikeln** an der der Oberfläche gegenüberliegenden Seite im Discus proligerus enthalten ist und mit dem Platzen des Follikels bei ihrer Reife und Lösung ausgestoßen wird und in den Eileiter gelangt, dessen abdominale Öffnung sich über den Eierstock gestülpt hat.

Die reife

menschliche Eizelle

hat 0,15 bis 0,2 mm Durchmesser, ist von der **Eihaut** umhüllt, welche im mikroskopischen Bilde als **Zona pellucida** erscheint, und enthält wesentlich **Bildungsdotter** (holoblastisches Ei), einen großen Zellkern, sonst als Keimbläschen, ihr Nukleolus als Keimfleck bezeichnet.

§ 198.

Zum Zweck der Vereinigung der Keimzellen muß beim

Zeugungsakt

der **männliche Same in das Innere der weiblichen Genitalien gebracht** werden.

Hierzu dient die

Erektion des Penis.

Sie kommt zustande durch **Füllung** seiner **Corpora cavernosa mit Blut durch gesteigerten Zustrom** — Erweiterung der zuführenden Arterien — **und** wohl auch **gehemmten Abfluß** durch Kompression der Vena profunda durch Muskelwirkung.

Das **Erektionszentrum** im Lendenmark wird **reflektorisch erregt** durch Reizung der sensiblen Nervenenden, aber auch **psychisch** durch auf das Sexuelle gerichtete **Vorstellungen.**

Durch Summation der sensiblen Reize beim Koitus wird rein reflektorisch (der Willkür ganz entzogen) **die**

Ejakulation

ausgelöst, bei welcher der Samen durch die Kontraktionen der Muskulatur der Samenblasen und Samenleiter in die Harnröhre getrieben und aus dieser durch rhythmische Zusammenziehung der Mm. bulbo- und ischiocavernosus entleert wird. Das **Zentrum** hierfür liegt gleichfalls im **Lendenmark.**

§ 199.

Wegen der histologischen Details der Spermatogenese wird auf die embryologischen, wegen der Vorgänge bei der Eilösung usw. — Menstruation — auf die geburtshilflich-gynäkologischen Lehrbücher verwiesen, desgleichen wegen der aus der Befruchtung des Eies durch das Eindringen des Spermatozoons und der Insertion derselben in die Uterusschleimhaut bestehenden Vorgänge der

Empfängnis oder ***Konzeption,***

sowie der Physiologie der ***Schwangerschaft*** und ***Geburt.***

Die Lehrbücher der Embryologie behandeln die Morphologie und Physiologie der Entwicklung, sowie die Funktionen der Organe des Embryos (embryonaler Kreislauf), die übrigens ebenso wie die Funktionen beim Neugeborenen auch in den geburtshilflichen Lehrbüchern Platz finden.

Von der **Milchsekretion** war schon früher kurz die Rede.

§ 200.

Die **Zeit des Eintritts der Geschlechtsreifung** (***Pubertät***) fällt in unseren Klimaten in das 14. bis 17. Lebensjahr, beim weiblichen Geschlecht etwas eher als beim männlichen.

Mit der Funktionsreife der Keimdrüsen geht dabei **die Ausbildung der äußeren Geschlechtsorgane und der äußeren Körpermerkmale einher, welche zusammen als *sekundäre Geschlechtscharaktere* bezeichnet werden:**

Entwicklung der Brüste, des kutanen Fettpolsters beim Weibe, Wachstum des Kehlkopfes, Tieferwerden der Stimme beim Manne; Wachstum der Barthaare beim letzteren, der Schamhaare bei beiden Geschlechtern.

Für diese Vorgänge werden jetzt **chemische Wirkungen von Produkten innerer Sekretion** („Hormonen") **der Keimdrüsen herangezogen,** welche **auch bei dem Zusammengreifen der verwickelten Geschlechtsfunktionen des Weibes eine Rolle spielen dürften:** Corpus luteum resp. Ovarialepithel beeinflussen durch „innere Sekretion" die Funktionen des Uterus.

Kastration wirkt bei beiden Geschlechtern **entwicklungshemmend resp. rückbildend** auf die sekundären Geschlechtscharaktere.

Das ***Alter der Reife*** rechnet man vom 25. bis 45. Jahre. Danach beginnt die ***Rückbildung,*** resp. der Nachlaß der Funktionen, — beim Weibe mit dem Klimakterium. Etwa vom 60. Lebensjahre ab rechnet man das ***Greisenalter,*** dessen Abschluß zusammenfällt mit demjenigen des individuellen Lebens, dem ***Tode,*** dessen **innere Ursachen noch unerforscht** sind.

Die ***Lebensdauer*** scheint bei Tieren, deren natürlicher Tod beobachtet wird, **etwa das vier- bis fünffache der gesamten Entwicklungsdauer** zu betragen, was für den Menschen mindestens 100 Jahre ausmacht, — eine Lebensdauer, die indessen bekanntlich nur ausnahmsweise erreicht wird.