Lehrbuch der Physiologie / von L. Hermann.

Contributors

Hermann, Ludimar, 1838-1914.
Royal College of Physicians of Edinburgh

Publication/Creation

Berlin : A. Hirschwald, 1892.

Persistent URL

https://wellcomecollection.org/works/v4thc4tj

Provider

Royal College of Physicians Edinburgh

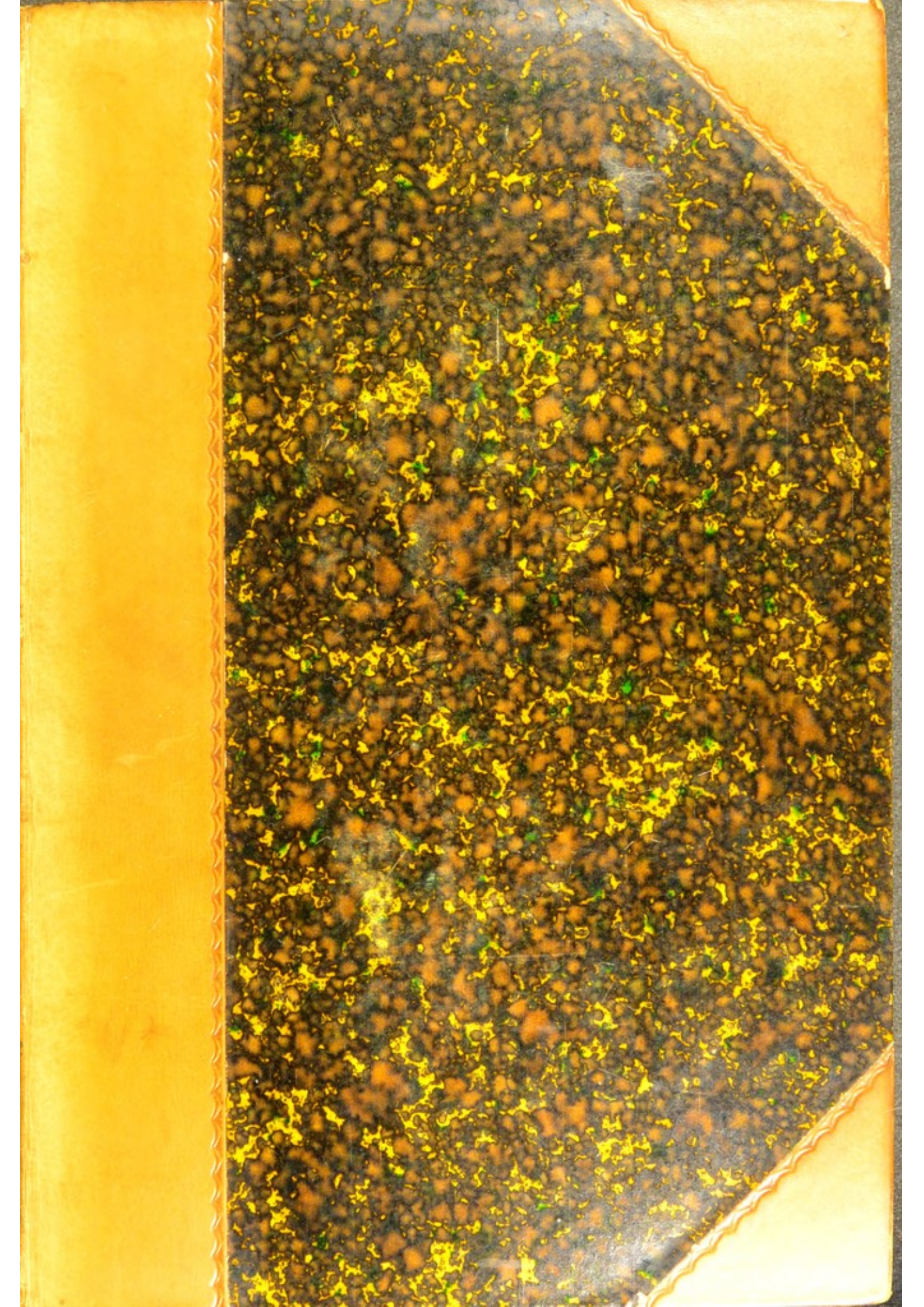
License and attribution

This material has been provided by This material has been provided by the Royal College of Physicians of Edinburgh. The original may be consulted at the Royal College of Physicians of Edinburgh. where the originals may be consulted.
This work has been identified as being free of known restrictions under copyright law, including all related and neighbouring rights and is being made available under the Creative Commons, Public Domain Mark.

You can copy, modify, distribute and perform the work, even for commercial purposes, without asking permission.

wellcome collection

Wellcome Collection
183 Euston Road
London NW1 2BE UK
T +44 (0)20 7611 8722
E library@wellcomecollection.org
https://wellcomecollection.org



Hc *2.39

R52039

LEHRBUCH

DER

PHYSIOLOGIE

VON

L. HERMANN.

ROYAL COLLEGE OF PHYSICIANS, EDINB. LIBRARY

ZEHNTE, VIELFACH VERBESSERTE AUFLAGE.

Mit 158 in den Text eingedruckten Abbildungen.

BERLIN 1892.
VERLAG VON AUGUST HIRSCHWALD.
NW. UNTER DEN LINDEN 68.

Das Recht der Uebersetzung in fremde Sprachen behält sich der Verfasser vor.

Vorwort zur neunten Auflage.

Nachdem erst bei der vorigen Auflage eine umfassende Umarbeitung dieses Werkes stattgefunden hat, konnte ich mich diesmal darauf beschränken, das in den letzten Jahren neu gewonnene Material einzufügen, Irrthümer zu berichtigen und die Darstellung, wo es irgend wünschenswerth schien, zu verbessern. Wenn demnach auch das Buch wenig Umgestaltung erfahren hat, so ist doch kein Capitel ohne kleinere oder grössere Veränderungen geblieben. Ich hoffe, meinem Ziele, eine kurze, aber möglichst vollständige, weder durch überlebtes Alte noch durch mangelhaft gesichertes Neue entstellte Darstellung unsrer heutigen Kenntnisse zu geben, wiederum etwas näher gekommen zu sein.

Einer Rechtfertigung wird es Fachgenossen gegenüber kaum bedürfen, warum ich den in neuerer Zeit mehrfach gemachten Versuch, das physiologische Lehrbuch „practischer“ zu gestalten, nicht mitmache. Der Arzt wird Belehrung über klinische Untersuchungsmethoden und pathologische Fragen gewiss nicht im physiologischen Lehrbuch suchen, für den Studirenden aber ist das Vorgreifen in die späteren Anwendungen der Physiologie eine schädliche Würze. Jede Art von Unterricht hat naturgemäss vielfach rückwärts zu greifen in die Grundlagen des Faches, so die Physiologie in die Physik und Chemie, die Chirurgie in die Anatomie, die Pathologie in die Physiologie. Das Umgekehrte ist aber weder natürlich noch nützlich, und höchstens geeignet, den leidigen utilitarischen Neigungen Vorschub zu

leisten. Die Praxis kann meiner Ansicht nach nur da im Lehrbuch der Physiologie eine Rolle spielen, wo ihre Erfahrungen die Quelle oder der erste Anstoss zu physiologischer Erkenntniss geworden sind.

Königsberg i. Pr., im Herbst 1888.

Vorwort zur zehnten Auflage.

Bei der Bearbeitung der zehnten Auflage ist es wiederum mein Bestreben gewesen, das hinzugekommene Material sorgfältig nachzutragen und die Darstellung überall dem gegenwärtigen Standpuncte der Wissenschaft anzupassen. Glücklicherweise bedeutet dieses Mitgehen mit der Entwicklung des Faches nicht überall Vergrösserung des Umfanges, sondern vielfach hat im Gegentheil der befriedigendere Einblick Kürzung der Darstellung ermöglicht. Trotz der Vermehrung der thatsächlichen Angaben fast auf jeder Seite, der Aufnahme eines Abrisses der Lehre von der Energie, des Hinzukommens von 13 neuen Holzschnitten ist der Umfang des Werkes in Folge jener Kürzungen und durch typographische Raumersparungen nur um 11 Seiten gewachsen.

Königsberg i. Pr., im Frühling 1892.

Der Verfasser.

Berichtigungen.

Seite 165, Zeile 10 v. unten, fehlt der Titel:

3. Die Herausbeförderung des Harns.

Seite 598, Fig. 132 steht verkehrt.

Inhalt.

Seite

Vorwort III

Berichtigungen IV

Einleitung 1

Anhang. Kurzer Abriss des Princips von der Erhaltung der Energie . . 8

Erster Abschnitt. Der Stoffwechsel des Organismus . . . 12

Einleitung. Chemische Bestandtheile des menschlichen Körpers . . . 12

A. Elemente 12

B. Chemische Verbindungen 13

1. Wasser. Wasserstoffsuperoxyd 15

2. Unorganische (C-freie) Säuren und deren Salze 15

3. Kohlenwasserstoffe 16

4. Organische (C-haltige) Säuren 16

5. Alkohole, Aldehyde und Ketone 20

6. N-freie Aetherarten und Anhydride 22

7. Ammoniak und Ammoniakderivate 24

a. Amine 24

b. Amide 26

c. Amidosäuren 28

d. Amidosäuren, in denen Wasserstoffe der Ammoniakgruppe selbst substituirt sind 30

e. Sonstige Ammoniakderivate 31

8. Complicirtere Körper von unbekannter Constitution 34

1. Capitel. Das Blut und seine Bewegung 43

A. Das Blut 43

1. Allgemeine Uebersicht der Blutbestandtheile 43

2. Die rothen Blutkörperchen 45

a. Der Farbstoff 47

b. Die übrigen Bestandtheile 52

3. Die farblosen Blutkörperchen und andere Formbestandtheile . 53

4. Das Blutplasma 53

a. Die Blutgerinnung und das Fibrin 54

b. Die übrigen Bestandtheile des Plasma (Bestandtheile des Serum) 56

5. Quantitative Zusammensetzung und Menge des Blutes . . . 57

6. Allgemeine Bedeutung des Blutes 58

B. Die Blutbewegung 59

1. Allgemeine Uebersicht der Blutbewegung 59

Geschichtliches 59.

2. Die Herzbewegung 61

a. Der Bau des Herzens 61

Vergleichend Anatomisches 62.

b. Die Pumpwirkung des Herzens 64

c. Die Herztöne 68

d. Der Herzstoss und die Cardiographie 69

e. Die Pulsfrequenz 70

3. Die Blutbewegung in den Gefässen 71

a. Die Triebkraft und der Blutdruck im Allgemeinen . . . 71

b. Der arterielle Blutdruck 75

c. Die örtlichen Verschiedenheiten des arteriellen Drucks . . 76

d. Die zeitlichen Verschiedenheiten des arteriellen Drucks . . 77

Seite

1) Cardiale Periodik, Arterienpuls 77. 2) Respiratorische Periodik 79. 3) Abhängigkeit des Blutdrucks von functionellen Einflüssen 80.

e. Die Strömungsgeschwindigkeit in den Arterien 81
f. Die Erscheinungen an den Venen 82
g. Die Erscheinungen an den Capillaren 84
h. Dauer des Blutumlaufs, Secundenvolum desselben und Schlagvolum des Herzens 85
i. Die Verblutung 87
4. Der Einfluss des Nervensystems auf den Blutumlauf 88
a. Die Contractilität und Innervation des Herzens 88
1) Die intracardialen Centren und der Herzmuskel . . 88
Besondere Eigenschaften des Herzmuskels 89. Bedingungen und directe Beeinflussung des Herzschlages 90. Anordnung und Eigenthümlichkeiten der intracardialen Nervencentra 92.
2) Hemmende Herznerven (verlangsamende und erschlaffende) 94
Tonus der Hemmungsapparate 96.
3) Beschleunigende und verstärkende Herznerven . . . 97
b. Die Contractilität und Innervation der Gefässe 97
1) Gefässverengende Nerven 98
2) Gefässerweiternde Nerven 99
3) Gefässcentra und deren Erregung 100
Das Gefässcentrum im Kopfmark 100. Andere Gefässcentra 101.

2. Capitel. Die Athmung 103
Geschichtliches 104.
I. Die chemischen Vorgänge bei der Athmung 105
1. Die Blutgase 105
2. Die Chemie der Lungenathmung 111
a. Qualitative Feststellung 111
b. Quantitative Bestimmung 112
c. Die Mechanik des Gasaustauschs 114
3. Die Haut- und Darmathmung 116
4. Die innere Athmung 117
5. Der respiratorische Quotient und die Umsetzung in den Geweben 119
6. Athmung veränderter Luft und fremder Gase 119
II. Die Mechanik der Athmungsorgane 121
1. Die Athmungsorgane im Allgemeinen 121
2. Die Lungen und der Brustkasten 121
3. Die Athembewegungen 123
a. Die Inspiration 124
b. Die Exspiration 124
c. Die Wirkungen auf Lunge und Brustkasten 126
4. Die zuleitenden Luftwege und die Bronchien 129
5. Der Rhythmus und die Innervation der Athembewegungen; die Erstickungserscheinungen 131
a. Der Rhythmus der Athmung 131
b. Das Athmungscentrum und seine Erregung 131
Nervöse Einflüsse auf das Athmungscentrum 135

3. Capitel. Die Absonderungsvorgänge und ihre Producte 137
I. Der Absonderungsvorgang im Allgemeinen 137
Geschichtliches 138.
1. Die Absonderungsorgane 138
2. Die Absonderungsvorgänge 139
3. Die Absonderungsnerven 140
4. Galvanische Eigenschaften der Drüsen 141

Seite

5. Verrichtungen und Schicksale der Secrete 142
II. Die einzelnen Drüsenabsonderungen 143
A. Die Verdauungssäfte 143
1. Der Speichel und der Mund- und Rachenschleim 143
2. Der Magensaft 146
3. Die Galle 149
4. Der Bauchspeichel oder Pancreassaft 153
5. Der Darmsaft 154
B. Der Harn 156
1. Die Zusammensetzung des Harns 156
Zufällige Harnbestandtheile 158.
2. Die Absonderung des Harns 161
Ursprung der Harnbestandtheile 161. Mechanismus und Menge der Absonderung 162. Einflüsse des Nervensystems 165.
3. Die Herausbeförderung des Harns 165
4. Die Bedeutung der Harnsecretion 168
C. Die Hautabsonderungen und die Milch 168
1. Der Schweiss 168
2. Der Hauttalg 170
3. Die Milch 171
D. Andere Drüsensecrete. Thränen 175
E. Rückblick auf die Secretionsvorgänge 175
III. Drüsen ohne Ausführungsgang. Schilddrüse, Nebennieren . . . 176
IV. Die Höhlenflüssigkeiten, Parenchymsäfte und Parenchyme . . . 177

4. Capitel. Die Verdauung, Aufsaugung und Blutbildung 179
I. Die Verdauung 179
Geschichtliches 179.
1. Die Vorgänge im Munde 180
2. Das Schlucken 183
3. Die Vorgänge im Magen 187
a. Mechanische Vorgänge 187
b. Verdauungsvorgänge 189
4. Die Vorgänge im Darm 192
a. Mechanische Vorgänge 192
b. Verdauungsvorgänge 195
5. Die Excremente und ihre Entleerung 198
6. Natur und Bedeutung der chemischen Verdauungsprocesse . . 200
II. Die Aufsaugung (Resorption) 200
1. Die Aufsaugung durch die Digestionsschleimhaut 200
2. Die Aufsaugung durch andere Schleimhäute und die Haut . . 203
3. Die Aufsaugung in den Höhlen und Spalträumen 204
III. Die Lymph- und Blutbildung 204
1. Die Lymphe und der Chylus und deren Bewegung 204
2. Die Blutbildung 207
a. Das lymphatische Reticulum 207
b. Das Knochenmark 208
c. Die Milz 208
d. Andere Bildungsstätten 209
IV. Die Assimilation 210
Die Glycogenie der Leber 212
a. Der Zucker- und Glycogengehalt der Leber und anderer Gewebe 212
b. Herkunft und Schicksal des Glycogens 213
c. Der Diabetes 215

5. Capitel. Der Stoffwechsel des Gesammt-Organismus 217
Geschichtliches 217.

Seite

1. Die Maasse des Stoffverbrauches 218
2. Einfluss der Nahrung auf den Stoffverbrauch 220
   a. Der Hungerzustand 220
   b. Zufuhr von Eiweiss allein 221
   c. Zufuhr von Leim oder Collagen allein 222
   d. Zufuhr von Fetten oder Kohlehydraten allein 223
   e. Zufuhr von Eiweiss mit Fetten oder Kohlehydraten . . . 223
   f. Einfluss der Wasser- und Salzzufuhr 223
3. Einfluss der Athmung auf den Stoffverbrauch 225
4. Einfluss der Temperatur auf den Stoffverbrauch 225
5. Einfluss der Leistungen auf den Stoffverbrauch 226
6. Einige andere Einflüsse auf den Stoffverbrauch 227
7. Zur Theorie des Stoffumsatzes 228
   Die Fettbildung 230.
8. Der Stoffersatz durch die Nahrung 232
   a. Die Ernährungstriebe 232
   b. Begriff und Quelle der Nahrungsstoffe und Nahrungsmittel 233
   c. Functionelle Eintheilung der Nahrungsstoffe 235
   d. Quantitativer Nahrungsbedarf 236
   e. Die wichtigsten Nahrungs- und Genussmittel 239

Zweiter Abschnitt. Die Leistungen des Organismus . . . 241

6. Capitel. Die Wärmebildung und die thierische Temperatur . . 241
Geschichtliches 241.

1. Die Temperaturen des Körpers 242
   a. Warmblüter und Kaltblüter 242
   b. Messung und Vertheilung der Temperatur beim Warmblüter 242
   c. Temperatur der Kaltblüter 243
   d. Abhängigkeit der Temperatur von äusseren und functionellen Einflüssen 243
2. Die Wärmeproduction 244
   a. Messung derselben 244
   b. Die Quellen der thierischen Wärme 246
      1) Die thierischen Verbrennungsprocesse 246. 2) Die Reibung 248. 249
   c. Einfluss des Nervensystems auf die Wärmebildung . . . 249
3. Die thierische Arbeitsleistung im Ganzen 249
4. Die Wärmeausgaben 250
5. Der Wärmehaushalt und die Erhaltung der constanten Temperatur 251
   a. Die innere Ausgleichung der Temperaturen 252
   b. Die regulatorischen Einrichtungen 254
      1) Unwillkürliche Regulationsmittel 252. 2) Willkürliche Regulationsmittel 253.
6. Die Grenzen der Körpertemperatur im Leben 254
   Abnorm hohe Körpertemperaturen 254. Abnorm niedrige Körpertemperaturen; Winterschlaf 255.
7. Verhalten der Temperatur nach dem Tode 256

Anhang zum 6. Capitel. Die thierische Lichtentwicklung 256

7. Capitel. Die thierische Bewegung im Allgemeinen 257
Geschichtliches 258

I. Die quergestreiften Muskeln 259
   1. Die mechanischen Eigenschaften in der Ruhe 259
   2. Die optischen Eigenschaften in der Ruhe 260
   3. Die Zusammenziehung des Muskels 261
      a. Die Formveränderung im Allgemeinen 261
      b. Die microscopische Erscheinungsweise 261
      c. Die Zuckung 262

Seite

d. Die Superposition von Zuckungen 266
e. Die anhaltende Contraction 266
f. Die Fortpflanzung der Verkürzung längs der Fasern . . . 269
g. Die Kraft, Verkürzungsgrösse und Arbeit des Muskels (bei maximaler Erregung) 270
1) Die Verkürzungskraft 270. 2) Die Verkürzungsgrösse 271 3) Die Arbeitsleistung 273.
4. Die Erregung des Muskels 273
a. Die directe und indirecte Erregbarkeit 273
b. Die direct erregenden und erregbarkeitsändernden Einwirkungen 274
1) Electrische Einwirkungen 274, 2) Thermische Einwirkungen 276. 3) Mechanische Einwirkungen 277. 4) Chemische Einwirkungen 277. 5) Einwirkung des Nerven 277.
c. Die Beziehungen zwischen Reiz- und Erregungsgrösse . . 278
1) Allgemeine Gesetze 278. 2) Specifische Erregbarkeit 279.
d. Die Ermüdung und Erholung; das Muskelgefühl 280
5. Die Lebensbedingungen des Muskels 282
a. Der isolirte Muskel 282
b. Die Abhängigkeit von Kreislauf und Athmung 282
c. Die Abhängigkeit vom Nervensystem und vom Gebrauch . 283
d. Die Todtenstarre 284
6. Thermische Erscheinungen am Muskel 286
a. Bei der Contraction 286
b. Bei der Erstarrung 287
7. Galvanische Erscheinungen am Muskel 287
Geschichtliches 287.
a. Erscheinungen am ruhenden Muskel 289
1) Verletzte Muskeln ruhender Muskelstrom oder Demarcationsstrom 289. 2) Unversehrte Muskeln 290. 3) Einfluss der Temperatur 291.
b. Erscheinungen am thätigen Muskel 291
1) Die negative Stromesschwankung verletzter Muskeln 291. 2) Der Actionsstrom unversehrter Muskeln 293. 3) Die secundäre Zuckung und der secundäre Tetanus 296.
c. Leitungswiderstand und Polarisirbarkeit des Muskels . . 297
Anhang Leitungswiderstand des unversehrten Körpers 299
d. Die Ursache der galvanischen Muskelwirkungen 299
8. Chemie und chemische Erscheinungen des Muskels 301
a. Die chemische Zusammensetzung 301
b. Der Stoffumsatz des lebenden Muskels 302
c. Der Stoffumsatz bei der Erstarrung 302
d. Der Stoffumsatz bei der Thätigkeit 303
e. Natur der chemischen Processe im Muskel 305
9. Zur Theorie der Muskelthätigkeit 306
II. Die glatten Muskeln 307
III. Die contractilen Zellkörper 309
Geschichtliches 309.
IV. Die Flimmer- und Samenkörperbewegung 311

8. Capitel. Die Bewegungen des Skelets und die Locomotion . . . 313
Geschichtliches 313.
I. Die Mechanik des Skelets 313
1. Die Synchondrosen (Symphysen) 313
2. Die Gelenke 314

Seite

a. Die Formen der Gelenkflächen und die Drehaxen 314
b. Die Haftmechanismen 315
c. Die Hemmungsmechanismen 316
II. Die Wirkung der Muskeln 317
III. Das Stehen 321
Sitzen 325.
IV. Das Gehen und Laufen 325
Geschwindigkeit des Gehens 328.
V. Das Schwimmen 331
VI. Das Fliegen 338
9. Capitel. Die Stimme und Sprache 334
Geschichtliches 334.
I. Die Stimme 334
1. Klänge und Töne im Allgemeinen 334
2. Die Klänge der Zungen und Zungenpfeifen 337
3. Die stimmbildenden Vorrichtungen 338
4. Die Stimmbildung 342
5. Der Klang und die Register der Stimme 343
6. Der Umfang, die Lage und Genauigkeit der Stimme 344
Anhang. Die Thierstimmen 345
II. Die Sprache 346
1. Die Vocale 346
a. Die Bildung der Vocale 346
b Das Wesen und die Reproduction der Vocale 347
2. Die Consonanten 355

Dritter Abschnitt. Die Auslösungsapparate: Nervensystem und Sinnesorgane 358

10. Capitel. Allgemeine Nervenphysiologie 358
Geschichtliches 358.
I. Die Nervenleitung 360
1. Die Grundgesetze der Nervenleitung 361
2. Die Geschwindigkeit der Nervenleitung 362
II. Die Erregung des Nerven 363
1. Electrische Einwirkungen 363
a. Die Wirkungen des Stromes auf die Erregbarkeit. Electrotonus 363
b. Die erregenden Wirkungen des Stromes 366
1) Das allgemeine Erregungsgesetz 366
2) Das Zuckungsgesetz und das polare Erregungsgesetz . 369
3) Der Einfluss der Streckenlänge und des Stromwinkels . 371
4) Der Einfluss der Durchströmungsdauer 372
α. Sehr kurze Ströme; Inductionsströme 372.
β. Sehr lange Ströme; Oeffnungstetanus 373.
5) Superposition von Stromesschwankungen auf bestehende Ströme 374
2. Thermische Einwirkungen 376
3. Mechanische Einwirkungen 377
4. Chemische Einwirkungen 377
5. Die natürliche Nervenerregung 378
6. Die Beziehungen zwischen Reiz- und Erregungsgrösse . . . 378
III. Die Lebensbedingungen des Nerven 379
1. Das Absterben ausgeschnittener Nerven 379
2. Der Einfluss der Nervencentra 380
3. Die Regeneration durchschnittener Nerven 381
IV Die am Nerven selbst auftretenden functionellen Erscheinungen . 382
1. Galvanische Erscheinungen an den Nerven 382
a. Erscheinungen in der Ruhe 382

Seite

b. Erscheinungen bei der Thätigkeit 383
c. Der Electrotonus 385
d. Leitungswiderstand und Polarisation des Nerven . . . 386
e. Theorie der galvanischen Nervenphänomene 387
2. Chemische Erscheinungen am Nerven 388
V. Zur Theorie der Nervenfunction 388
VI. Die verschiedenen Arten von Nervenfasern 391
Anhang zum 10. Capitel. Die electrischen Fische 393

11. Capitel. Die nervösen Centralorgane mit Einschluss der speciellen Nervenphysiologie 396
Geschichtliches 396.
I. Das Rückenmark und seine Nerven 397
1. Der Bau des Rückenmarks in physiologischer Hinsicht . . 397
2. Die Rückenmarksnerven und der Bell'sche Lehrsatz 402
3. Das Rückenmark als Leiter zum Gehirn 404
a. Durchschneidungsversuche 404
b. Reizversuche 406
4. Die Reflexfunction des Rückenmarks 408
a. Die geordneten Reflexe 408
b. Die Reflexkrämpfe 410
c. Gesetzmässigkeiten der Reflexe 410
d. Die Reflexauslösung und die Reflexzeit 411
e. Die Einwirkung des Gehirns auf die Reflexe und die Reflexhemmung 413
5. Automatische Functionen des Rückenmarks. Centrale Reize . . 414
6. Theorie der Rückenmarksfunctionen 416
7. Die Localisirung der spinalen Centra 420
II. Das Gehirn und seine Nerven 420
1. Anatomische Vorbemerkungen 420
a. Allgemeines über die Fortsetzung der Rückenmarksbestandtheile 421
b. Speciellerer Ursprung der Hirnnerven 423
c. Selbstständige graue Massen des Hirnstammes 427
d. Das Grosshirn 428
e. Allgemeines Schema der Centralorgane 430
2. Die Functionen der Hirnnerven 431
3. Die Functionen des Kopfmarks (verlängerten Marks) 434
a. Beziehungen des Kopfmarks zu seinen eigenen Nerven . . 434
b. Beziehungen des Kopfmarks zu Rückenmarkscentren . . . 435
1) Das Athmungscentrum 435. 2) Das allgemeine Reflexcentrum (sog. Krampfcentrum) des Kopfmarks 436. 3) Das Gefässcentrum 437.
c. Sonstige Functionen des Kopfmarks 438
4. Die Functionen des Mittel- und Kleinhirns 438
5. Die Functionen des Grosshirns 443
a. Allgemeine Bedeutung und morphologische Stellung . . . 443
b. Pathologische und experimentelle Daten über die Function des Grosshirns 445
c. Die Localisirung der Grosshirnfunctionen 446
1) Grundlegende Thatsachen 446. 2) Reizversuche 446. 3) Localisirte Exstirpationsversuche und pathologische Defecte 448. 4) Folgerungen, betr. die Localisationsfrage 451.
d. Die physiologische Stellung der psychischen Functionen . 452
1) Verbreitung der psychischen Functionen 452. 2) Beziehung der bewussten Handlungen zum Reflex 454. 3) Physiologisches Schema der centralen

Seite

Anordnung 455 4) Coordination, Association und Mitempfindung 456.

e. Der Schlaf 457
f. Zeitliche Verhältnisse der psychischen Functionen 459
1) Die Reactionszeit 460. 2) Die Wahrnehmungszeiten 461. 3) Die Ueberlegungs- und Entschlusszeit (Wahlzeit) 463. 4) Complicirtere psychische Processe 464. 5) Die Zeitempfindung (der Zeitsinn) 464.

C. Chemie, Ernährung und Druckverhältnisse des Cerebrospinalorgans 465
a. Die chemische Zusammensetzung 465
b. Die Abhängigkeit vom Blutkreislauf 466
c. Die Hirnbewegungen und der Hirndruck 467
IV. Das sympathische Nervensystem 468

12. Capitel. Die Sinnesorgane 471
A. Das Gemeingefühl und die Hautempfindungen 472
Geschichtliches 472.
I. Allgemeines über das Empfindungsvermögen 472
II. Der Tastsinn 473
1. Das absolute Empfindungsvermögen 474
2. Die Unterschiedsempfindlichkeit und das sogenannte psychophysische Gesetz 475
3. Das Localisationsvermögen und die Empfindungskreise . . . 477
III. Der Temperatursinn 479
IV. Die Organe und die Abhängigkeiten der Hautempfindungen . . . 481
V. Die Bewegungsempfindungen 483
B. Der Geschmackssinn 485
I. Das Geschmacksorgan und die Geschmacksnerven 485
II. Die Geschmackserregung 486
C. Der Geruchssinn 488
I. Das Geruchsorgan und die Geruchsnerven 488
II. Die Geruchserregung 489
D. Der Gehörssinn 491
Geschichtliches 491.
I. Das Gehörorgan im Allgemeinen 492
II. Die Functionen des äusseren Ohres 493
III. Die Functionen des mittleren Ohres 494
1. Das Trommelfell 494
2. Die Gehörknöchelchen 494
3. Die Paukenhöhle, die Tuba Eustachii und die inneren Ohrmuskeln 496
4. Die Schallleitung im mittleren Ohr 498
IV. Die Functionen des inneren Ohres 500
1. Die Nervenendigungen im Labyrinth 500
2. Die Erregung der Nervenendigungen 502
3. Die Functionen der einzelnen Labyrinththeile 503
V. Die Schallwahrnehmung 506
1. Die Wahrnehmung der Intensität 506
2. Die Wahrnehmung der Tonhöhe 507
a. Die Tonempfindung und ihre Grenzen 507
b. Die Unterschiedsempfindlichkeit für Tonhöhen 508
3. Die Wahrnehmung der Klangfarbe und des Geräuschcharacters 509
4. Die Erscheinungen bei gleichzeitigem Erklingen mehrerer Töne 509
5. Zur Theorie der Ton- und Klangwahrnehmung 510
6. Die Consonanz und die Dissonanz 514
7. Das An- und Verklingen und die Ermüdung des Ohres . . . 515
8. Subjective und entotische Gehörempfindungen 516

Seite

9. Das Hören mit beiden Ohren und die Localisation des Schalles 517
VI. Die Schutzorgane des Ohres 518
E. Der Gesichtssinn 518
Geschichtliches 518. Allgemeines 521.
I. Die Abbildung der Gegenstände im Auge 522
1. Die optischen Constanten des Auges 522
a. Die Schematisirung des dioptrischen Apparats 522
b. Die Bestimmungsmethoden für die Constanten 523
c. Die Werthe der Constanten 525
2. Die Brechung an einer sphärischen Fläche 525
3. Die Brechung durch Systeme von zwei und mehr sphärischen Flächen 530
Anhang über Linsen 534 Bilder collectiver und dispersiver Systeme 534.
4. Die Cardinalpuncte des Auges und das reducirte Auge . . . 535
5. Die Netzhautbilder 537
6. Die Accommodation 539
a. Der Bereich derselben und die Grenzen des deutlichen 539
Sehens 541
b. Die Ametropie 542
c. Der Mechanismus der Accommodation 545
7. Die Iris und die Pupille 545
a. Muskeln und Nerven der Iris . . . . . .
b. Physiologisches Verhalten der Pupille 547
8. Die Reflexion im Auge und der Augenspiegel 548
9. Der Grad der Vollkommenheit des dioptrischen Apparats . . 551
a. Der Grad der Achromasie 551
b. Der Grad der Aplanasie 553
c. Der Grad der Periscopie 553
d. Die Asymmetrien der brechenden Flächen und Medien . . 554
e. Der Grad der Centrirung 555
II. Die Erregung der Licht- und Farbenempfindung 555
1. Der Ort der Erregung 555
2. Veränderungen der Netzhaut selbst durch Licht 556
a. Die Veränderung der Farbe 557
b. Morphologische Veränderungen 558
c. Galvanische Vorgänge 558
3. Die Lichtempfindungen 559
a. Die Helligkeitsempfindung 559
b. Die Farbenempfindung 561
1) Begriff und Grenzen 561. 2) Die Farbenmischung 562. 3) Theorien der Farbenempfindung 564
III. Die Wahrnehmung der Gegenstände 568
1. Das uniocularc Gesichtsfeld 568
2. Die Empfindungskreise der Netzhaut und die Gesichtslinie . . 569
3. Die optischen Instrumente 571
4. Die subjectiven Gesichtserscheinungen 573
a. Die Nachbilder und der successive Contrast 573
b. Der simultane Contrast 574
c. Die Irradiation 576
d. Die entoptischen Erscheinungen 576
e. Die Wirkungen nicht optischer Reizungen 578
f. Erscheinungen cerebralen Ursprungs 579
IV. Die Bewegungen der Augäpfel 579
1. Die Bewegungsgesetze 579
2. Die Wirkung der Augenmuskeln 583
3. Die motorische Correspondenz beider Augen 585
V. Das binoculare Sehen 586

Seite

1. Die Correspondenz beider Netzhäute 586
2. Die Lage der identischen Puncte und der Horopter 588
3. Die Doppelbilder 593
4. Die Wahrnehmung der Tiefendimension und die Stereoscopie . 594
   a. Das körperliche Sehen 594
   b. Das Stereoscop 596
   c Der stereoscopische Glanz 599

VI. Das Augenmaass 600
1. Die Schätzung der Entfernung und der Grösse 600
2. Die Schätzung der Dimensionen und Winkel in der Ebene . . 601

VII. Die Ernährung und der Schutz des Auges 602
1. Der Blutlauf im Augapfel 602
2. Die Chemie und Absonderung der Augenflüssigkeiten 603
3. Der intraoculare Druck 604
4. Die Augenlider 605
5. Der Thränenapparat 605

Anhang zum 12. Capitel. Gegenseitige Beeinflussung der Sinnesorgane 606

Vierter Abschnitt. Die Fortpflanzung und die zeitlichen Veränderungen des Organismus 607

13. Capitel. Die Zeugung 607
Geschichtliches 607.
1. Die Fortpflanzung im Allgemeinen und die Fruchtbarkeit . . 608
2. Die Zeugung durch Theilung (Zellzeugung) 611
3. Die geschlechtliche Zeugung 612
4. Das Ei und seine Lösung 613
   a. Das Ei und der Graaf'sche Follikel 613
   b. Weibliche Pubertät, Brunst und Menstruation 615
5. Der Samen, seine Bereitung und Entleerung 618
   a. Samen, Hoden und männliche Pubertät 618
   b. Die Erection und die Ejaculation 620
6. Die Begattung und die Befruchtung 622
7. Die äusseren Schicksale des befruchteten Eies und die Geburt 625

14. Capitel. Die Entwicklung des Embryo und des Geborenen . . . 628
Geschichtliches 628
1. Allgemeines 629
2. Die Furchung 630
3 Die Anlage der Keimblätter und des Embryo 631
4. Die Anlage der wichtigsten Organe bei höheren Wirbelthieren 634
   a. Die allgemeine Körperform 634
   b. Das Medullarrohr 635
   c. Das Wirbelsystem 636
   d. Die Darm- und Rumpfwand 636
   e. Das Gefässsystem 637
   f. Das Amnion, Chorion, die Allantois und die Placenta . . 639
   g. Die Leibeswand und die Extremitäten 642
5. Specielle Ausbildung der einzelnen Organe 642
   a. Das Nervensystem und die Sinnesorgane 642
   b. Der Darm, die anliegenden Drüsen und die Lungen . . . 644
   c. Das Gefässsystem 645
   d. Die inneren Harn- und Geschlechtsorgane 647
   e. Die äusseren Canalöffnungen und deren Anhangsapparate . 649
6. Chronologie der Embryonalentwicklung 651
7. Die Entwicklungsvorgänge nach der Geburt 651
8. Der Tod 652

Sachregister 654

Einleitung.

Die Physiologie ist die Wissenschaft von den regelmässigen Vorgängen in den lebenden Wesen, den Pflanzen und Thieren. Zu den letzteren zählt auch der Mensch, dessen Physiologie den eigentlichen Gegenstand dieses Buches bildet. Unsere Kenntnisse über die Physiologie des Menschen sind aber zu einem grossen Theile durch Untersuchungen an anderen Objecten des Thierreiches gewonnen, und nur durch Analogieschlüsse auf den Menschen übertragen, so dass der Titel dieses Buches vielleicht richtiger lauten würde: Physiologie der höheren Klassen des Thierreiches mit besonderer Berücksichtigung des Menschen.

Die Erscheinungen des Lebens müsseh vor allen Dingen festgestellt werden, wozu in erster Linie die Beobachtung dient. Die unmittelbare Beobachtung lehrt uns jedoch nur einen kleinen Theil der Lebenserscheinungen kennen. Die meisten spielen sich im Inneren des Organismus ab, und können nur durch Eingriffe in den normalen Gang des Lebens, z. B. durch Eröffnung von Körperhöhlen, der Beobachtung zugänglich gemacht werden. Jede unter willkürlich herbeigeführten Umständen angestellte Untersuchung heisst ein Experiment. Das Gebiet des Experimentes erstreckt sich aber viel weiter, als auf die blosse Hinwegräumung natürlicher Beobachtungshindernisse. Die unten zu erörternde Aufgabe der Erklärung der Lebenserscheinungen macht es wünschenswerth, möglichst alle Eigenschaften des Organismus und seiner Theile kennen zu lernen, und diese enthüllen sich nur, wenn man sich nicht mit der Beobachtung der gleichsam zufällig sich darbietenden Aeusserungen im normalen Gange des Lebens begnügt, sondern die Theile solchen willkürlich herbeigeführten Bedingungen aussetzt, dass sich ihre Eigenschaften vollständiger zu erkennen geben. In der Variirung der Bedingungen, dergestalt, dass möglichst bestimmte Fragen an die Natur gestellt und ihre Beant-

wortung erzwungen wird, besteht die Kunst des Experimentirens. Von grosser Wichtigkeit ist es, dass viele Organe, namentlich kaltblütiger Thiere, einen grossen Theil ihrer Lebenseigenschaften auch im isolirten Zustande längere Zeit beibehalten, wodurch das Experimentiren beträchtlich erleichtert wird. Immerhin muss bei der Uebertragung so gewonnener Resultate auf den unversehrten Zustand grosse Vorsicht beobachtet werden, bis genau festgestellt ist, welche Veränderungen das Organ durch die Isolirung erlitten hat.

Sowohl die einfache wie die experimentelle Beobachtung beruht auf sinnlicher Wahrnehmung. Ein grosser Theil der Lebenserscheinungen bietet sich unmittelbar unseren Sinnen dar, andere bedürfen zur Beobachtung besonderer Hülfsmittel. Sehr kleine Gegenstände werden erst erkennbar, wenn ihr Gesichtswinkel durch Microscope vergrössert wird. Galvanische Vorgänge können wir überhaupt nicht unmittelbar wahrnehmen, sondern müssen sie erst durch das Galvanometer dem Auge, oder durch das Telephon dem Ohre zugänglich machen. Absolute Temperaturen kann unser Temperatursinn nicht erkennen; das Thermometer macht sie dem Auge wahrnehmbar. Die Zusammensetzung der Farben und die Polarisation des Lichtes sind dem Auge nicht unmittelbar, sondern erst mit Hülfe des Prisma's und des analysirenden Nicol's erkennbar.

Zur Feststellung der zeitlichen Aufeinanderfolge der Erscheinungen ist die graphische Registrirung ein unschätzbares Hülfsmittel, welches von Watt erfunden und von Helmholtz, Ludwig und Marey in die Physiologie eingeführt worden ist. Ihre Vorzüge liegen in der Continuirlichkeit der Beobachtung, in der documentarischen Feststellung der Resultate und in der beliebig genauen Analyse der zeitlichen Aenderung. Sie gestaltet sich am einfachsten, wenn der zu beobachtende Vorgang in einer Bewegung besteht, welche sich auf die Bahn einer geraden Linie beschränkt; man hat dann nur eine Schreibfläche in einer zur Bewegung verticalen Richtung mit gleichförmiger Geschwindigkeit an einem der bewegten Puncte vorbeizuführen; letzterer zeichnet dann eine Curve, deren Abscissen die Zeiten, deren Ordinaten die Lagen des Punctes angeben. Auch nicht gleichförmige, ja sogar ganz unregelmässige Bewegungen können zur Verschiebung der Schreibfläche verwandt werden; die Abscissen sind dann nicht den Zeiten selbst proportional, sondern gewissen Functionen derselben, welche aus dem Gesetze der verwendeten Bewegung berechnet werden können. Wo dieses nicht bekannt ist, graduirt man die Abscissenaxe empirisch nach Zeiten, indem man ein Secundenpendel Marken verzeichnen oder für feinere Eintheilung eine schwingende Stimmgabel oder Zunge eine Sinuscurve schreiben lässt. — Durch einfache Kunstgriffe gelingt es, auch nicht lineare Bewegungen, z. B. Volumänderungen, Umfangsänderungen, in proportionale gradlinige Bewegungen umzusetzen und so aufzuschreiben; Volumänderungen lässt man z. B. mittels eines eingeschlossenen Luftquantums auf eine gespannte Membran wirken und schreibt die gradlinige Bewegung der Membrankuppe auf (Marey's Pantograph). Auch andere Vorgänge als Bewegungen lassen sich graphisch registriren, indem man sie künstlich in Bewegungen umsetzt; Temperaturänderungen z. B. kann man durch ihre ausdehnende Wirkung in Volumänderungen eines Luftquantums verwandeln, und diese in eben angegebener Weise

aufschreiben. Im Wesen der graphischen Registrirung liegt es, dass sie nur Aenderungen in der Zeit darstellt, die Abscissen der gewonnenen Curven also Zeiten bedeuten; je schneller die Bewegung der Schreibfläche, um so mehr erscheinen die zeitlich rasch aufeinander folgenden Phasen getrennt, um so genauer wird also die zeitliche Analyse. Durch Kunstgriffe kann man auch andre Abhängigkeiten, ausser denjenigen von der Zeit, graphisch darstellen, z. B. die Abhängigkeit der Muskellänge von den dehnenden Gewichten; man braucht dann nur das Gewicht proportional der Zeit wachsen zu lassen (durch Einfliessen von Quecksilber in ein belastendes Hohlgefäss), damit die Abscissen der erhaltenen Curve, welche eigentlich Zeiten bedeuten, zugleich Lasten darstellen. In neuester Zeit ist auch die Photographie vielfach zur Registrirung benutzt worden (vgl. die Abschnitte über Arterienpuls, Muskelzuckung, Gangbewegung, Vocale etc.).

Die durch Beobachtung und Experiment an den thierischen Organismen festgestellten Erscheinungen sind folgende: 1. Selbstständige Bewegung, sowohl grobe Massenbewegung des Gesammtkörpers, der Glieder, der Eingeweide, als auch Bewegungen kleinster, nur dem Microscop zugänglicher Körperelemente. 2. Wärmeproduction, vermöge welcher die Thiere im Allgemeinen wärmer sind, als ihre Umgebung. 3. Electricitätserzeugung, bei den electrischen Fischen zu starken Wirkungen entwickelt, welche zu Angriff und Vertheidigung dienen; bei den übrigen Thieren nach Aussen fast unmerklich, d. h. nur durch feinere galvanometrische Hülfsmittel nachweisbar. 4. Lichterzeugung, nur bei gewissen Thierarten nachgewiesen, hier entweder an der ganzen Körperoberfläche oder nur in besonderen Leuchtorganen entwickelt. 5. Gesetzmässige Veränderungen der Körperform, sowohl im Grossen, als in den kleinsten Theilen, besonders mächtig bei der Entstehung und Entwickelung des Thieres; hierzu gehören auch die morphologischen Processe der Bildung und Abgabe geformter Bestandtheile, aus welchen neue Individuen hervorgehen, d. h. die Fortpflanzung. 6. Veränderungen des Stoffbestandes, zunächst darin sich kundgebend, dass das Thier beständig Stoffe aufnimmt und Stoffe aus seinem Körper abgiebt. Eine Vergleichung der wichtigsten aufgenommenen und ausgegebenen Stoffe ergiebt folgendes:

Aufgenommene Stoffe:	Ausgegebene Stoffe:
Sauerstoffgas	Kohlensäuregas
Eiweissstoffe	Ammoniakverbindungen
Kohlehydrate	(Harnstoff etc.)
Fette	Salze
Salze	Wasser
Wasser	

Aus der Vergleichung beider Seiten ergiebt sich, dass die Elemente der Einnahmen und Ausgaben dieselben sind, dass aber namentlich der Kohlenstoff und der Wasserstoff den Körper in oxydirteren Verbindungen (Kohlensäure, Wasser) verlassen, als sie aufgenommen werden, dass also chemische Umsetzungen im Organismus stattfinden, deren wesentlicher Character Oxydation ist.

Eine wesentliche weitere Eigenschaft der thierischen Organismen besteht darin, dass die genannten Erscheinungen, wenn sie auch zum Theil sich mit einer gewissen Regelmässigkeit abspielen, in grossem Umfange von der Aussenwelt beeinflusst werden, und zwar nicht nur durch Einwirkungen, welche direct sich dem Organismus mittheilen, z. B. die Temperatur der Umgebung, sondern durch die specifisch thierische Einrichtung der Reaction auf sinnliche Eindrücke, welche wieder auf einer besonderen Eigenschaft, der Reizbarkeit, beruht. Letztere ist die Fähigkeit, Einwirkungen gewisser Art, welche man Reize nennt, mit irgend einer der oben angeführten Lebensäusserungen, oder mit einer Veränderung einer solchen, zu beantworten. Die Organe, durch welche jene Reize von aussen einwirken, heissen Sinnesorgane, und die schliessliche Wirkung des Reizes Reaction. Die unmittelbare oder mittelbare Folge der Einwirkung eines Reizes wird als Erregung bezeichnet; sie besteht in einer vorübergehenden Veränderung, im Allgemeinen einer Arbeitsleistung, des vom Reize getroffenen Theiles. Diese Arbeit ist keineswegs äquivalent der Arbeit des Reizes, sondern ersterer wirkt nur auslösend auf ein Quantum von Spannkräften, dessen Grösse von den verschiedensten Umständen abhängt, grade wie derselbe Funke ein kleines und ein grosses Pulverquantum zur Explosion bringen, und ein Wort eine einzelne Person und eine ganze Armee zum Handeln veranlassen kann. Ein besonderer Apparatencomplex des Organismus, das Nervensystem, ermöglicht, dass die Wirkung der Reize und Sinneseindrücke sich nicht auf die unmittelbar betroffenen Organe beschränkt, sondern auch in entfernten Theilen Reactionen hervorrufen kann.

An die Vorgänge im Nervensystem ist endlich die Erscheinung des Bewusstseins geknüpft, welche von den Eindrücken auf die Sinne Notiz nimmt (Empfindung) und die Reactionen begleitet und — wenigstens scheinbar — beeinflusst (Wille). Ein grosser Theil der Reactionen vollzieht sich unbewusst, und objectiv lässt sich zwischen bewusster und unbewusster Reaction keine Grenze ziehen, so dass die

Ueberzeugung, dass jedes Thier mit Bewusstsein und Seelenthätigkeiten begabt ist, nur auf einem Analogieschluss beruht.

Aufgabe der Physiologie ist nicht allein die Feststellung, sondern auch die Erklärung der Erscheinungen des Lebens. Je nach dem Stande der allgemeinen Naturwissenschaften wird das Ziel der Erklärungsbemühungen, d. h. die Befriedigung des Causalitätsbedürfnisses, verschieden weit gesteckt werden.

Bis in die Mitte dieses Jahrhunderts hinein galt Vielen eine Lebenserscheinung genügend erklärt, wenn sie als Aeusserung der sogenannten Lebenskraft hingestellt war; so bezeichnete man eine Summe von Gesetzmässigkeiten, welche nur in lebenden Wesen gültig sein sollten, und gelegentlich mit den Gesetzen der unorganischen Natur in Widerspruch stehen konnten. Wenn aber neben der Physik der unbelebten Natur gleichsam eine Metaphysik der belebten existirte, so konnte die Hoffnung, in letztere einzudringen, nur äusserst gering sein, weil jeder experimentelle Eingriff die Lebensäusserung zu gefährden und also aus dem zu erforschenden Gebiete der Lebenskraft unvermerkt in das ganz heterogene der unorganischen Physik überzuführen drohte. So galt denn die Erforschung der Lebenskraft als unnahbar, und Viele beschränkten sich auf die Aufzählung ihrer Aeusserungen, d. h. eben der Lebenserscheinungen.

Dieser forschungslähmende Standpunct (Vitalismus) wurde allmählich um so mehr aufgegeben, je mehr es glückte, Lebenserscheinungen als nothwendige und gesetzmässige Folge aus gegebenen physicalischen und chemischen Bedingungen zu erkennen. Am frühesten gelang dies bei solchen Vorgängen, in welchen nur die Wirkungen der Leistungen von Organen, z. B. der Contraction von Muskeln, der Leitung von Nerven, der Absonderung von Drüsen, zu verfolgen waren, ohne diese Leistungen selbst zu erklären. Der erste grosse Schritt dieser Art war die Entdeckung des Blutkreislaufs durch Harvey, es folgte die Erklärung der Locomotion, der Athmung, der Verdauung, der Stimmbildung u. s. w. in ihren hauptsächlichen Erscheinungen. Das strengste physicalische Denken war hier vereinbar mit durchaus vitalistischen Anschauungen über die Leistungen der Elementarorgane selbst.

Erst in unserem Jahrhundert begann auch über die letzteren schärfere Betrachtung Platz zu greifen, in Folge einer Reihe glücklicher Untersuchungen über die Physik und Chemie einzelner Organe,

vor Allem aber durch die Erkenntniss des wichtigen Naturprincips von der Erhaltung der Energie*) durch Rob. Mayer, Joule und Helmholtz, welchem gleich bei der ersten Begründung eine ganz allgemeine Gültigkeit auch für die belebten Wesen vindicirt wurde. Grade in der thierischen Wärmebildung wurde zuerst das Resultat der im thierischen Körper erfolgenden Verbrennungsprocesse und die Wiedergewinnung derjenigen Arbeitsgrösse erkannt, welche die Sonne verrichtet hatte, als sie in der Pflanze durch Zerlegung unorganischer Producte verbrennliche organische Substanzen und Sauerstoff schuf. Von nun ab entstand die Aufgabe, für alle thierischen Arbeiten die Quelle in solchen chemischen Umsetzungen zu suchen, bei welchen Spannkraft, d. h. aufgesammelte Arbeit, wieder in Arbeit verwandelt wird, sei es durch wirkliche Verbrennung, sei es durch Atomumlagerung, bei welcher stärkere Affinitäten als vorher gesättigt werden. Hierdurch gewann, zugleich mit der Aussicht auf Verständniss der thierischen Leistungen, auch die chemische Zergliederung des Organismus eine tiefere Bedeutung, und die Physiologie betrachtete es fortan als ihre Aufgabe, die Lebensvorgänge auf physicalische und chemische Vorgänge in den kleinsten Theilchen zurückzuführen.

Von dieser Aufgabe ist freilich erst ein sehr kleiner Theil wirklich gelöst. Vor Allem ist man noch nirgends weiter gekommen als bis zu dem Nachweis, dass in der That die Summe der Arbeiten des Organismus oder eines Theiles desselben, in ihrem Wärmeäquivalent ausgedrückt, gleich ist derjenigen Wärmemenge, welche die stattfindenden chemischen Umsetzungen entwickeln können. Wovon es aber abhängt, ob die auftretende Arbeit die Form von Wärme, Electricität, Massenbewegung oder Licht annimmt, ist noch bei keinem einzigen Organe klar geworden, und ist auch auf unorganischem Gebiete noch nirgends aufgeklärt. Trotzdem trägt man sich mit der Hoffnung, dass auch diese Fragen, sowie die noch gänzlich unverständlichen Erscheinungen der organischen Gestaltung, des Wachsthums, der Fortpflanzung sich als nothwendige Consequenzen allgemein gültiger Naturgesetze erklären lassen werden; keineswegs aber kann es als sicher oder auch nur wahrscheinlich betrachtet werden, dass die bis jetzt bekannten Naturgesetze zur Erklärung des Lebens ausreichen. Die wesentliche Errungenschaft unserer jetzigen Naturanschauung liegt eben nur darin,

*) Vgl. den Anhang zur Einleitung.

dass Niemand mehr bezweifelt, dass Naturgesetze auch auf dem Gebiete des Lebens keine Ausnahme erleiden, sondern nur Eine Gesetzmässigkeit sich über alle Erscheinungsgebiete der Materie erstreckt.

Am hoffnungslosesten ist die Aufgabe, auch die seelischen Erscheinungen in einen causalen Zusammenhang mit den übrigen zu bringen, die Existenz eines solchen wird uns durch die Selbstbeobachtung aufgedrängt; andrerseits ist das Eingreifen eines nicht materiellen Vorganges in die materielle Bewegung für unsre naturwissenschaftlichen Begriffe unannehmbar. Die Aussicht über dieses uralte Dilemma hinwegzukommen, ist durch Nichts grösser geworden als sie jemals war.

Die anatomischen Einrichtungen sowohl, als die Verrichtungen aller Theile des Organismus machen auf jeden unbefangenen Betrachter den Eindruck höchster Zweckmässigkeit für die Erhaltung des Individuums und seiner Art; selbst in den Reactionen des Thieres auf die Aussenwelt, und auch da, wo psychische Processe mitspielen, zeigt sich im Allgemeinen eine Zweckmässigkeit im genannten Sinne. Durch einen höchst glücklichen Gedanken Charles Darwin's ist diese Zweckmässigkeit ihres transscendentalen Characters entkleidet und auf ein Gesetz zurückgeführt worden, welches seinerseits freilich gänzlich unerklärt ist, aber doch in das Forschungsgebiet der Physiologie hineingehört. Dies ist das Gesetz der Vererbung, nach welchem in der Nachkommenschaft alle Eigenschaften des Erzeugers sich bis in die kleinsten Details, jedoch mit einer gewissen quantitativen Schwankungsbreite, wiederholen. Jede durch diese Schwankungen zufällig bei einem Individuum hervorgerufene Variation von Form oder Verrichtung setzt gleichsam einen neuen Mittelpunct für die Schwankungsbreite seiner Nachkommenschaft. In jeder Generation werden aber gewisse Eigenschaften ihren Besitzern Vortheile für die Erhaltung oder Fortpflanzung, und andere wieder Nachtheile bringen, so dass jede vortheilhafte Variation mehr Chance hat, auf eine grosse Zahl von Individuen vererbt zu werden, und nach dem gleichen Princip sich durch die Verschiebung des Schwankungsmittelpunctes weiter zu entwickeln. So unmerklich diese Einwirkung in einer kleineren Zahl von Generationen sein mag, so unwiderstehlich mächtig wird sich ihr Einfluss in ungeheuren Zeiträumen geltend machen, er wird die Form und Eigenschaften nach den verschiedensten Richtungen gänzlich verändern können, und stets Geschöpfe hervorbringen, welche bis in die feinsten

Details den gegebenen Umständen angepasst, d. h. zweckmässig organisirt sind.

Da die Vorgänge des thierischen Körpers auf das Mannigfachste ineinandergreifen, und eigentlich kein einziges Gebiet vollständig erörtert werden kann, ohne vieles aus anderen Gebieten als bekannt vorauszusetzen, ist es unmöglich, einen streng systematischen Gang bei der Darstellung der Physiologie innezuhalten, und die Reihenfolge der Abschnitte fast gleichgültig. Einige Vorzüge schien es zu haben, mit solchen Vorgängen zu beginnen, welche allen organisirten Wesen gemeinsam sind, d. h. mit den chemischen Processen oder der Ernährung. Schreitet man zu immer specieller thierischen Leistungen vor, so folgen zunächst die eigentlichen Arbeiten des Thieres, die selbstständige Wärmebildung, Bewegung etc., von welchen die Pflanzen nur schwache Analogien zeigen; dann die specifisch thierischen Auslösungsprocesse, d. h. die Lehre vom Nervensystem im weitesten Sinne (mit Einschluss der Sinnesorgane). Ein letzter Abschnitt, die Lehre von der Fortpflanzung und zeitlichen Veränderung des Körpers vom Anfang bis zum Tode, ist rein morphologischer Natur, und könnte wegen seines ganz heterogenen Inhaltes füglich auch von der Physiologie abgetrennt und den descriptiven Fächern, besonders der Anatomie, zugewiesen werden.

Anhang.

Kurzer Abriss des Princips von der Erhaltung der Energie.*)

Die folgenden Betrachtungen gelten ausschliesslich unter der Voraussetzung, dass alle Kräfte, welche materielle Theilchen auf einander ausüben, die Richtung der graden Verbindungslinie derselben haben, und ihre Grösse, ausser von der Grösse der Massen, nur von der gegenseitigen Entfernung abhängt. Da die Folgerungen aus dieser Voraussetzung durchweg der Erfahrung entsprechen, so schliesst man, dass in der Natur nur Kräfte der bezeichneten Art vorkommen.

Arbeit einer Kraft. Eine Kraft leistet Arbeit, wenn einer ihrer Angriffspuncte sich in der Richtung der Kraft verschiebt; der Betrag der Arbeit ist das Product aus der Grösse der Kraft und der Länge der Verschiebung; die Arbeit der Kraft ist positiv, wenn die Verschiebung im Sinne der Kraft, negativ, wenn sie in entgegengesetztem Sinne erfolgt. Beim freien Fall des Gewichts p um die Höhe h ist z. B. die Arbeit der Schwerkraft $= ph$; steigt das Gewicht vertical um die Höhe h, so ist die Arbeit der Schwerkraft $= -ph$.

*) Ausführlicheres s. bei Helmholtz, Ueber die Erhaltung der Kraft. Berlin 1847. Neuer Abdruck in Ostwald's Klassikern der exacten Wissenschaften. No. 1. Leipzig 1889. Populäre Darstellung: Helmholtz, Ueber die Wechselwirkung der Naturkräfte etc. Vortrag. Königsberg 1854. — Beides auch in Helmholtz's gesammelten Abhandlungen.

Die Arbeit bleibt die gleiche, auf welcher Bahn und in welcher Zeit auch die beiden Angriffspuncte einer Kraft sich einander genähert oder von einander entfernt haben mögen; sie ist z. B. die gleiche, mag das Gewicht p durch freien Fall, oder durch Fall auf schiefer Ebene, oder in der Kreisbahn des Pendels sich dem Mittelpunct der Erde genähert haben, und mag es zu seinem Wege kurze oder lange Zeit gebraucht, und denselben stetig oder mit Unterbrechungen zurückgelegt haben. Jede Arbeit einer Kraft bedingt also eine Veränderung, welche nur durch eine gleich grosse Arbeit wieder rückgängig gemacht werden kann.

Kinetische Energie oder lebendige Kraft. Die an einer Masse geleistete Arbeit giebt sich in der der Masse ertheilten kinetischen Energie oder lebendigen Kraft zu erkennen, welche eine Function der Masse und ihrer Geschwindigkeit ist. Die Natur dieser Function lässt sich am leichtesten an einem fallenden Körper erkennen. Die Masse desselben sei m, sein Gewicht also $p = mg$ (worin g die Anziehungskraft der Erde für die Masseneinheit oder die der Masse in 1 Secunde ertheilte Geschwindigkeitszunahme). Nach einem Fall um die Höhe h hat die Schwerkraft die Arbeit $ph = mgh$ verrichtet; die Geschwindigkeit v ist aber nach den Fallgesetzen $= \sqrt{2gh}$. Folglich ist $ph = {}^1/_2\, mv^2$, also ${}^1/_2\, mv^2$ die lebendige Kraft. Die Erfahrung bestätigt, dass die Durchschlagskraft eines fallenden Körpers, eines geschossenen Projectils, oder die zum Vernichten der Bewegung nöthige Gegenkraft, proportional ist der Masse und dem Quadrate der Geschwindigkeit.

Es lässt sich nun allgemein zeigen, dass die lebendige Kraft einer bewegten Masse in demselben Maasse zu- oder abnimmt, wie Arbeiten an ihr verrichtet werden, dass sie also unverändert bleibt, so lange keine Arbeit aufgewendet wird, die Masse z. B. in unveränderter Entfernung von dem auf sie Kraft ausübenden Puncte bleibt. So bleibt die lebendige Kraft eines Planeten, wenn seine Bahn ein Kreis ist, unverändert; bei elliptischer Bahn nimmt die lebendige Kraft zu mit der Annäherung an die Sonne, d. h. an das Perihel; bei dieser Annäherung leistet die Gravitation positive Arbeit; bei der Entfernung vom Perihel ist die Arbeit negativ und die lebendige Kraft nimmt ab. In einer vollen Umlaufsperiode ist die algebraische Summe der Arbeiten Null, weil stets wieder der gleiche Abstand von der Sonne erreicht wird, und die lebendige Kraft oscillirt um einen constanten Betrag. Ebenso ist es bei jeder periodischen Bewegung, welche unter dem ausschliesslichen Einfluss einer Centralkraft erfolgt, z. B. bei der Pendelschwingung, bei elastischen Schwingungen (Stimmgabel) u. s. w. Stürzt ferner ein elastischer Block auf eine ebensolche Unterlage, so prallt er mit gleicher Geschwindigkeit zurück und steigt in Folge derselben genau so hoch wie er gefallen war; er fällt von Neuem und das Spiel wiederholt sich unaufhörlich; auch hier ist die Summe der in einer Periode geleisteten Arbeiten Null.

In den angeführten Beispielen findet zwar eine fortwährende Bewegung statt, aber sie stellen kein „Perpetuum mobile“ in dem Sinne des alten Problems dar; denn ein solches sollte fortwährend nutzbare Arbeit leisten, während hier die Arbeit Null ist. Würde der fallende Block Eisen zu schmieden haben, das Auffallen also nicht absolut elastisch erfolgen, so würde er nicht zur alten Höhe aufsteigen, und alsbald zum Stillstand kommen; ebenso das Pendel und der Planet, wenn sie etwas Fremdes zu bewegen oder Reibungswiderstände zu überwinden hätten. Das arbeitspendende „Perpetuum mobile“ ist also unmöglich.

Uebertragung der Bewegung und Umwandlung der Bewegungs-

form. Die kinetische Energie einer bewegten Masse kann an andere Massen ganz oder theilweise übertragen werden (elastischer Stoss, Fortpflanzung elastischer Schwingungen in Medien u. s. w), wobei stets das Quantum der lebendigen Kraft oder Arbeit unverändert bleibt, d. h. bei Uebertragung auf eine viermal so grosse Masse letztere die halbe Geschwindigkeit annimmt. Die sog. einfachen Maschinen (Hebel, Winde, Flaschenzug etc.) ändern ebenfalls Nichts am Betrage der Arbeiten, sondern variiren nur die Factoren des unverändert bleibenden Productes; z. B. kann eine kleine Kraft am Ende eines langen Hebelarms wirkend ein grosses Gewicht am Ende des kurzen Hebelarms heben: jene muss aber dafür einen um so längeren Weg zurücklegen; da die Kräfte sich umgekehrt, die Wege aber direct wie die Hebelarme verhalten, so sind die Arbeiten beiderseits gleich; ebenso ist es bei der Bewegung von Gewichten durch Wasserkraft: um einen Hammer von p Tonnen Gewicht auf die Höhe h zu heben, müssen p' Tonnen Wasser um die Höhe h' fallen, wobei $p'h' = ph$. Ferner kann jede Art von Bewegung in jede andere Art übergehen, z. B. mechanische Arbeit in Wärme, Electricität etc., und umgekehrt. Hierbei zeigt sich, dass die Umwandlung stets in bestimmten unveränderlichen Quantitätsverhältnissen erfolgt. Wenn z. B. der fallende Block auf weiches Eisen stürzt, so entsteht Wärme, und zwar verliert für jede entstehende Calorie der Block 425 Kilogramm-Meter an Energie, wie sich an der verminderten Höhe seines Aufsteigens nachweisen lässt; ebenso gehen bei der Wärmebildung durch Reibung für jede auftretende Calorie 425 Kgr.-M. Arbeit verloren. Umgekehrt erzeugt die Dampfmaschine aus jeder Calorie Heizwärme, soweit letztere nicht an die Umgebung abgeleitet wird, 425 Kgr.-M. Arbeit. Ebenso verbraucht die Dynamo-Maschine für jedes Volt-Ampère Strommenge 0,1019 Kgr.-M. Arbeit p. sec., oder $^1/_{736}$ Pferdekraft, und die genannte Strommenge liefert, auf eine secundäre Dynamomaschine übertragen, die genannte Arbeit p. sec. wieder, soweit sie nicht zu Erwärmung und anderen Nebenwirkungen verbraucht wird. Dem entsprechend würde eine Calorie p. sec. verbraucht werden, um auf thermoëlectrischem Wege einen Strom von $425/0{,}1019 = 4171$ Volt-Ampère zu unterhalten. Diese festen Aequivalenzverhältnisse zeigen, dass auch Wärme, Electricität etc. Bewegungsformen sind, und dass beim Uebergang einer Bewegungsform in die andere das Quantum der lebendigen Kraft unverändert bleibt.

Potentielle Energie oder Spannkraft. Beim Uebergang eines Massensystems aus einem Zustande A in einen andern Zustand B ist, wie wir gesehen haben, die Arbeit gleich der Differenz der in beiden Zuständen vorhandenen kinetischen Energie, oder der Zuwachs an kinetischer Energie gleich der geleisteten Arbeit. Letztere aber ist wiederum nur möglich in Folge des Aufwandes eines Quantums von Energie, welches aus einem latenten Zustande in den lebendigen überging. Der gehobene Block, welcher keine kinetische Energie hat, erlangt beim Fallen um die Höhe h durch die Arbeit ph der Schwere die kinetische Energie $^1/_2 mv^2$. Aber die Schwere kann diese Arbeit nur leisten, weil irgend einmal der Block um die Höhe h gehoben worden ist; der gehobene Block besitzt also die latente oder potentielle Energie $ph = {}^1/_2 mv^2$, welche sofort frei werden kann oder so lange schlummert, bis der aufhängende Faden durchschnitten oder der festhaltende Sperrhaken ausgelöst ist; sie kann auch mit Unterbrechungen lebendig werden, indem z. B. ein Pendel jede Secunde das Gewicht für einen Moment auslöst und eine kleine Strecke fallen lässt, wie bei der Uhr. Man kann also

sagen: Vermehrung oder Verminderung der kinetischen Energie erfolgt stets unter Verbrauch oder Gewinnung eines gleich grossen Quantums an potentieller Energie.

Wie das gehobene Gewicht ein Magazin von Schwere-Energie, so stellen die aufgezogene Federuhr, die geladene Windbüchse, der überhitzte Dampf im Kessel Magazine von elastischer Energie („Spannkraft") dar. Wenn ferner beim Schmelzen und Verdampfen Wärme „latent" wird, so sehen wir ebenfalls in dem höheren Aggregatzustande einen Fall potentieller Energie, welche bei der Rückkehr in den niedrigeren genau wiedergewonnen wird, d. h. in die kinetische Energie der Wärme übergeht. Endlich stellen Stoffe, welche durch chemische Umwandlung Wärme oder Electricität entwickeln können, so lange diese Umwandlung noch nicht erfolgt ist, Magazine potentieller Energie dar, welche durch den entzündenden Funken, durch den Schluss des Batteriekreises frei wird.

Princip der Erhaltung der Energie. Nachdem gezeigt ist, dass weder bei den einfachen mechanischen, noch bei irgend welchen anderen Vorgängen Energie entstehen oder verschwinden kann, ist es klar, dass die Summe der Energie im Weltall eine ebenso unveränderliche Constante ist, wie die Quantität der Materie. Die vorhandene Energie ist zum Theil im kinetischen, zum Theil im potentiellen Zustande, und geht aus dem einen in den anderen ohne Quantitätsänderung über.

Quelle der Energien auf der Erde. Ausser von der eigenen Wärme des Erdkörpers, sowie von der Rotation der Erde und des Mondes — Energien, welche ebenfalls von ursprünglicher Sonnenenergie hergeleitet werden — haben alle Bewegungen auf der Erde ihren Ursprung in der durch die Sonnenstrahlung der Erde zugeleiteten Energie. Die Flüsse strömen, weil das durch die Sonnenwärme verdampfte Wasser auf den Gebirgen condensirt wurde, die Winde wehen in Folge ungleicher Erwärmung des Erdbodens durch die Sonne, zum Theil auch in Folge der Erdrotation, die Fluthbewegung ist Folge der Mond- und der Erdbewegung. Die fallenden Gewässer und die Winde treiben einen Theil unsrer Maschinen. Die Dampf-, Gas- und Heissluftmaschinen erlangen ihre Energie durch Verbrennung von Holz, Steinkohle, Petroleum, Leuchtgas u. dgl. Die Aufspeicherung von Holz in der Pflanze, aus welchem auch Steinkohle, Petroleum, Leuchtgas hervorgehen, erfolgt aber durch die Sonne, welche die Kohlensäure und das Wasser in Kohlenwasserstoffverbindungen und freien Sauerstoff zerlegt; die chemische Spannkraft der Kohle und der Kohlenverbindungen ist also potentiell gewordene kinetische Energie der Sonne. Electrische Motoren, soweit sie durch Batterien getrieben werden, beziehen ihre Energie aus der Oxydation von Zink, welches aus seinen natürlichen Erzen wiederum durch Kohle, also ein Product der Sonnenenergie, reducirt worden ist.

Endlich hat auch die Kraft der Arbeitsthiere und des Menschen, und ebenso deren Wärme, ihre Quelle in der chemischen Spannkraft der Nahrungsmittel, d. h. in letzter Instanz wiederum der in der Pflanze deponirten Sonnenenergie.

Erster Abschnitt.

Der Stoffwechsel des Organismus.

Einleitung.

Chemische Bestandtheile des menschlichen Körpers.

A. Elemente.

Folgende Elemente setzen den menschlichen Körper zusammen: Sauerstoff, Wasserstoff, Kohlenstoff, Stickstoff, Schwefel, Phosphor, Chlor, Fluor, Kiesel; — Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium, Eisen, Mangan. Zuweilen finden sich auch Spuren von Lithium, Blei und Kupfer.

Nur wenige dieser Elemente sind in freiem Zustande*) im Organismus vorhanden, nämlich:

1. *Sauerstoffgas* O_2 O=O, wird in freiem Zustande in den Körper aufgenommen und zu den Oxydationsprocessen des Organismus verwandt. Er findet sich in vielen Körperflüssigkeiten, theils einfach gelöst, theils in lockerer chemischer Bindung.

2. *Ozon* O_3 —O—O—O— oder $\overset{O}{\underset{O-O}{\triangle}}$. Diese activere Sauerstoffmodification lässt sich im Blute, wenigstens unter gewissen Umständen, nachweisen, und spielt möglicherweise in den Geweben bei den Oxydationsprocessen eine Rolle.

3. *Stickstoffgas* N_2 N≡N wird beständig aus der Atmosphäre aufgenommen und findet sich in Folge dessen in den Körperflüssigkeiten gelöst. Ausserdem wird es nach Einigen bei der Oxydation stickstoffhaltiger organischer Verbindungen frei und in diesem Zustande ausgeschieden.

4. *Wasserstoffgas* H_2 kommt im Darmcanal als Zersetzungsproduct unbekannten Ursprungs, vielleicht von Buttersäuregährung herrührend, vor.

*) Man erinnere sich übrigens, dass auch die sog. freien Elemente in Wirklichkeit Verbindungen mehrerer gleichnamiger Atome sind, z. B. Sauerstoff O_2, Ozon O_3, Stickstoff N_2.

B. Chemische Verbindungen.

Von den im Organismus vorkommenden Verbindungen gehört die grosse Mehrzahl zu den organischen oder kohlenstoffhaltigen, und auf der Oxydirbarkeit derselben beruhen, wie in der Einleitung erwähnt ist, im Wesentlichen die Arbeitsleistungen des Thieres. Die Endproducte der thierischen Verbrennung sind zum Theil unorganische Substanzen, wie Kohlensäure, Wasser, Ammoniak, zum Theil aber führt die Verbrennung nicht zu den äussersten möglichen Producten, sondern die Stoffe verlassen den Organismus in noch organischen, wenn auch sehr einfachen Atomgruppen, wie Oxalsäure, Harnstoff.

Von den zahlreichen aus den thierischen Geweben und Flüssigkeiten isolirten organischen Verbindungen sind diejenigen am besten bekannt, welche den Endproducten der thierischen Oxydation am nächsten stehen; diese sind grossentheils krystallisirbar, was ihre Reingewinnung sehr erleichtert, und vermöge ihres einfacheren chemischen Baues auch theilweise synthetisch herstellbar, und in ihrer Constitution gut bekannt. Man erkennt leicht, dass die Oxydation mit einem Zerfall complicirterer Molecüle verbunden ist, und zu immer einfacheren Producten, schliesslich sogar zu unorganischen führt. Dagegen sind diejenigen Verbindungen, an welche die Lebensprocesse am unmittelbarsten geknüpft sind, von so verwickelter Zusammensetzung, dass sie, selbst wenn ihre Reindarstellung gelingt, zu unübersehbar complicirten Formeln führen, welche keine Vermuthungen über die Constitution zulassen. Mit der Complicirtheit der Zusammensetzung wächst auch die Anzahl verwandter, isomerer oder doch nahezu gleich zusammengesetzter Glieder einer Gruppe, welche sich nur schwer von einander trennen und nur durch unsichere Kennzeichen unterscheiden lassen. Noch schlimmer ist es, dass viele dieser Substanzen so ungemein unbeständig sind, dass sie schon unter der Einwirkung der zu ihrer Isolirung disponiblen Methoden sich zersetzen, so dass gerade die wichtigsten Verbindungen der lebenden Gewebe vor der Hand noch jeder Darstellungsmethode spotten und gänzlich unbekannt sind.

So ist es auch keineswegs erwiesen oder wahrscheinlich, dass jeder Schritt in den chemischen Umsetzungen des Organismus in Oxydation besteht, wenn auch der Vergleich der aufgenommenen und der ausgeworfenen Stoffe diesen Process als den vorherrschenden im Thiere kennzeichnet. Im Einzelnen kommen vielfach nicht oxydative Spaltungen, besonders solche mit Wasseraufnahme (von mir als „hydro-

lytische“ bezeichnet) vor, und andererseits ist erwiesen, dass sich grade die wesentlichsten Gewebsbestandtheile aus Bestandtheilen der Nahrung erst durch Synthesen aufbauen. Freilich sind die thierischen Synthesen, soweit bekannt, nur sog. „hydrolytische“, d. h. Aneinanderlegung von Molecülen unter Wasseraustritt, während die Pflanze Synthesen complicirter organischer Verbindungen aus Elementen oder unorganischen Verbindungen auszuführen vermag. Manche bezeichnen die chemischen Uebergänge aus den Nahrungsstoffen zu den eigentlichen Gewebsbildnern als „Assimilation“ oder „progressive Metamorphose“, die Uebergänge aus den Gewebsbildnern zu den Endproducten des Stoffwechsels als „regressive Metamorphose“. Bei ersterer scheint die Synthese, bei letzterer die Spaltung und Oxydation zu überwiegen.

Die unorganischen Verbindungen, welche der Körper aufnimmt, durchlaufen den Organismus im Wesentlichen ohne Wechsel ihrer Atomgruppirung. Die hauptsächlichste derselben, das Wasser, dient als allgemeines Lösungsmittel im Körper, bildet der Masse nach den Hauptbestandtheil sämmtlicher Organe, mit Ausnahme der Knochen, und wird beständig in grossen Mengen aufgenommen und ausgeschieden, ein kleiner Theil auch im Körper selbst gebildet (s. oben). Unorganische Salze kommen ebenfalls in allen Körpertheilen vor, aber (mit Ausnahme der Knochen, die grösstentheils aus Salzen bestehen) nur in geringer Menge; bei der Verbrennung von Körpertheilen bleiben sie als „Asche“ zurück. Ihre Bedeutung im Organismus ist nur zum kleinen Theile aufgeklärt. Grossentheils scheinen sie nicht einfach gelöst zu sein, sondern mit complicirteren (organischen) Körperbestandtheilen noch unbekannte chemische Verbindungen zu bilden. Nur so ist es verständlich, dass ihre Menge in sehr constanten Verhältnissen zu der anderer Substanzen steht, z. B. in den Knochen, und dass die Löslichkeit und Beschaffenheit gewisser Körper, z. B. der Eiweisskörper, sehr von den gleichzeitig vorhandenen Salzen abhängt. Die Kenntniss der im Organismus wirklich vorkommenden Salze ist übrigens noch höchst unvollkommen, da einmal die chemische Analyse der Aschen nur die darin vorhandenen Säuren und Metalle, nicht aber deren Verbindungen als Salze kennen lehrt, und zweitens die Säuren, die sich in der Asche finden, wie Phosphorsäure, Kohlensäure, zu einem Theil durch die Veraschung selbst entstanden sein können.

Unter den in den Auswurfsstoffen des Körpers vorkommenden Salzen finden sich auch solche, welche nicht mit der Nahrung auf-

genommen, sondern erst im Organismus entstanden sind. Es sind dies namentlich kohlensaure, schwefelsaure, phosphorsaure Salze.

Folgende chemische Verbindungen kommen im Körper vor:

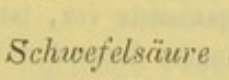
1. Wasser H_2O H–O–H ist, wie schon bemerkt, als allgemeines Lösungsmittel ein Hauptbestandtheil sämmtlicher Säfte und Gewebe (etwa 70 pCt. des ganzen Körpers; Näheres s. in der Tabelle p. 16). Es wird in grossen Mengen fortwährend mit der Nahrung aufgenommen und aus dem Körper ausgeschieden; kleinere Mengen bilden sich im Organismus durch Oxydation des Wasserstoffs organischer Verbindungen.

Wasserstoffsuperoxyd H_2O_2 H–O–O–H soll nach Einigen im Organismus vorkommen und bei der thierischen Oxydation eine Rolle spielen. Durch die Berührung mit manchen thierischen Substanzen (Fibrin, rothe Blutkörperchen, Protoplasma) wird das Wasserstoffsuperoxyd, wie durch Platinmohr u. dgl., catalysirt, d. h. in Wasser und Sauerstoff gespalten. Hitze vernichtet die catalysirende Eigenschaft dieser Substanzen.

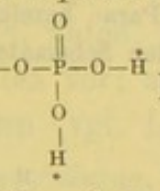
2. Unorganische (C-freie) Säuren und deren Salze.*)

1) *Chlorwasserstoffsäure* ClH Cl–H kommt frei im Magensaft vor. Ihre Salze (Chloride) sind im Körper sehr verbreitet, namentlich Chlornatrium ClNa, Chlorcalcium Cl_2Ca.

2) *Fluorwasserstoffsäure* FlH kommt als Fluorcalcium Fl_2Ca im Knochen vor.

3) *Schwefelsäure* SO_4H_2  kommt in Salzen (neutrales schwefelsaures Natron SO_4Na_2, schwefelsaurer Kalk SO_4Ca), ferner in complicirteren Verbindungen (vgl. unten: Taurin, Eiweisskörper) vielfach im Organismus vor.

Das saure Secret einer Schneckenart (Dolium galea) enthält freie Schwefelsäure.

4) *Phosphorsäure* (gewöhnliche, 3basische oder c-Phosphorsäure) PO_4H_3  kommt in Salzen (neutrales und saures phosphorsaures Kali und Natron PO_4K_2H und PO_4KH_2, basisch phosphorsaurer Kalk $(PO_4)_2Ca_3$, basisch phosphorsaure Magnesia, phosphorsaure Ammoniakmagnesia PO_4MgNH_4) und ferner in complicirteren Verbindungen (vgl. unten, Glycerinphosphorsäure, Lecithin) vielfach im Körper vor.

5) *Kieselsäure* SiO_2 O=Si=O ist in einigen Geweben des Körpers,

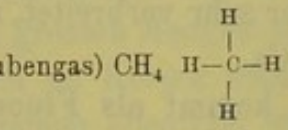
*) In den folgenden Modellen sind die durch Metall vertretbaren H-Atome der Säuren durch ein beigefügtes * bezeichnet; je nach der Zahl derselben sind die Säuren 1-, 2- oder mehrbasisch.

vielleicht nur als zufälliger Bestandtheil durch Einathmen von Sandstaub, gefunden worden.

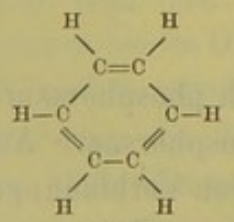
Die folgende Tabelle giebt eine ungefähre Uebersicht über den Wasser- und Aschengehalt einiger Körperbestandtheile:

In 100 Theilen:	Wasser	Asche
Zahnschmelz	3—6	90,4
Zahnbein	12	64,6
Knochen	5—16	48—65
Fettgewebe	14	0,1
Knorpel	62	3,4
Muskel	72—75	3,1
Gehirn, weisse Substanz	68	1,1
„ graue Substanz	82	1,0
Blut	79	0,8
Milch	89	0,2
Galle	86—91	0,8
Harn	96	1,3
Transsudate	94—99	0,6—0,9

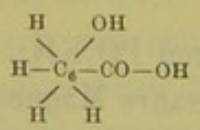
3. Kohlenwasserstoffe.

1) *Methan* (Grubengas) CH_4  bildet sich durch gewisse Gährungsprocesse im Inhalt des Digestionsapparates.

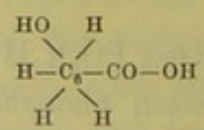
2) *Benzol* C_6H_6 kommt als solches nicht im Organismus vor, ist aber die Grundsubstanz der sogenannten aromatischen Verbindungen, deren der Organismus eine grosse Zahl enthält. Die Constitution des Benzols ist aus dem folgenden Schema ersichtlich. In den Benzolderivaten, den sog. aromatischen Substanzen, sind die H-Atome durch Atomgruppen vertreten. Werden mehrere H-Atome vertreten, so sind durch die relative Stellung derselben in der Regel mehrere isomere Verbindungen möglich und nachweisbar. Beim Eintritt von zwei Atomgruppen in das Benzol sind z. B. drei solche Möglichkeiten vorhanden, welche man der Kürze halber durch die Vorsätze Ortho-, Meta- und Para- bezeichnet, z. B. sind die drei Oxybenzoësäuren (vgl. p. 20) folgende (in den Schemata sind die 6 C-Atome zusammengeschrieben):



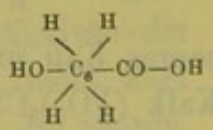
Benzol.



Ortho-Oxybenzoësäure.



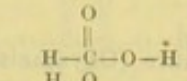
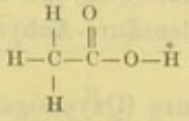
Meta-Oxybenzoësäure.



Para-Oxybenzoësäure.

4. Organische (C-haltige) Säuren.

1) *Fettsäuren*, allgemeine Formel $C_nH_{2n}O_2$. Die Reihe der wichtigeren Fettsäuren lautet:

Ameisensäure	CH_2O_2	
Essigsäure	$C_2H_4O_2$	
Propionsäure	$C_3H_6O_2$	$C_2H_5.CO.OH$
Buttersäure	$C_4H_8O_2$	$C_3H_7.CO.OH$
Baldriansäure	$C_5H_{10}O_2$	
Capronsäure	$C_6H_{12}O_2$	
Caprylsäure	$C_8H_{16}O_2$	
Caprinsäure	$C_{10}H_{20}O_2$	
Laurostearinsäure	$C_{12}H_{24}O_2$	
Myristinsäure	$C_{14}H_{28}O_2$	
Palmitinsäure	$C_{16}H_{32}O_2$	
Margarinsäure	$C_{17}H_{34}O_2$	
Stearinsäure	$C_{18}H_{36}O_2$	
Arachinsäure	$C_{20}H_{40}N_2$	
Cerotinsäure	$C_{26}H_{52}O_2$	oder $C_{27}H_{54}O_2$
Melissinsäure	$C_{30}H_{60}O_2$	

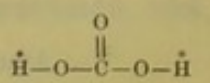
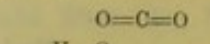
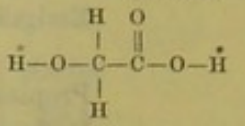
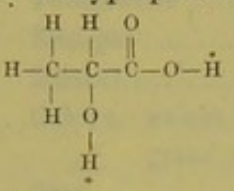
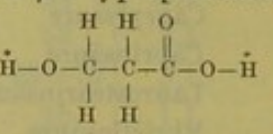
Diese 1basischen Säuren bilden eine homologe Reihe; ihr Siedepunct nimmt mit jedem eintretenden CH_2 um 19° zu; die C-ärmeren sind flüssig und flüchtig, die C-reicheren fest und nichtflüchtig. Aus den letzteren entstehen die ersteren, indem CH_2 durch Oxydation (Bildung von CO_2 und H_2O) herausgenommen wird, z. B.

$$\underset{\text{Buttersäure.}}{C_4H_8O_2} + 3\,O = \underset{\text{Propionsäure.}}{C_3H_6O_2} + CO_2 + H_2O.$$

Freie flüchtige Fettsäuren findet man häufig bei der Analyse von Körperbestandtheilen; indess ist ihr Vorkommen während des Lebens nicht festgestellt; die festen Fettsäuren kommen krystallisirt zuweilen in früher fetthaltig gewesenem Zellinhalte vor. Alkalisalze der Fettsäuren (Seifen, in Wasser löslich), ferner Amidverbindungen (vgl. unten, Glycocoll, Leucin), und vor allem gewisse ätherartige Verbindungen derselben (s. unten, neutrale Fette) kommen in sehr vielen Körperbestandtheilen vor; ausserdem sind sie in gewissen noch complicirteren Verbindungen (vgl. Lecithin) als constituirende Elemente vorhanden.

2) *Glycolsäuren*, allgemeine Formel $C_nH_{2n}O_3$.

Die Glycolsäuren entstehen durch Oxydation aus den Fettsäuren, indem ein mit C verbundenes H-Atom durch OH ersetzt wird; auch in diesem OH ist H durch Metall vertretbar, so dass diese Säuren 2werthig sind, wenn auch die meisten bisher nur in 1werthigen Salzen bekannt sind. Aus denjenigen Fettsäuren, welche mehr als 2 C-Atome enthalten (also von der Propionsäure ab), können mehrere isomere Glycolsäuren entstehen, je nach dem C-Atom, in welches die zweite OH-Gruppe eintritt; man bezeichnet diese Säuren mit α, β, γ u. s. w., je nachdem die OH-Gruppe, von der Gruppe CO.OH ab gerechnet, in das nächste, zweitnächste, drittnächste u. s. w. C-Atom eingetreten ist. Die wichtigeren Glycolsäuren sind:

Kohlensäure (Oxyameisensäure)	CH_2O_3	
Kohlensäure-Anhydrid	CO_2	
Glycolsäure (Oxyessigsäure)	$C_2H_4O_3$	
Milchsäure (Oxypropionsäure)	$C_3H_6O_3$ in zwei Isomeren:	
Aethylidenmilchsäure oder α-Oxypropionsäure	Aethylenmilchsäure oder β-Oxypropionsäure	
		
Oxybuttersäure	$C_4H_8O_3$	
Oxybaldriansäure	$C_5H_{10}O_3$	
Leucinsäure (α-Oxycapronsäure?)	$C_6H_{12}O_3$	

Von diesen Säuren kommt im Organismus vor:

Kohlensäure, als Anhydrid und in Salzen und Amiden (Harnstoff etc.), das hauptsächlichste Product der thierischen Oxydation. Die wichtigsten Salze sind: einfach und doppelt kohlensaures Natron (CO_3Na_2 und CO_3NaH), kohlensaurer Kalk (CO_3Ca) und kohlensaure Magnesia (CO_3Mg).

Aethylidenmilchsäure (α-Oxypropionsäure) in zwei Modificationen: eine optisch inactive (Gährungsmilchsäure) in der sauren Milch, und eine die Polarisationsebene nach rechts drehende (Fleisch- oder Paramilchsäure) im Muskel; für letztere ist $\alpha D = +3{,}5$*).

Die optische inactive Milchsäure besteht aus gleichen Theilen rechts- und linksdrehender Säure; durch Gährung des Ammoniaksalzes mit Penicillium glaucum wird letztere zerstört, und es entsteht rechtsdrehende Paramilchsäure.

Aethylenmilchsäure (β-Oxypropionsäure) in sehr geringer Menge neben der vorigen im Muskel.

β-Oxybuttersäure, linksdrehend, findet sich im diabetischen Harn.

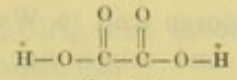
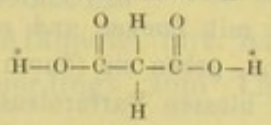
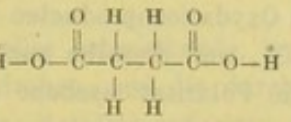
Die Glycolsäure und Leucinsäure gewinnt man aus den entsprechenden Amidosäuren (Glycocoll und Leucin, s. unten) durch Behandeln mit salpetriger Säure.

3) *Oxalsäuren*, allgemeine Formel $C_nH_{2n-4}O_4$.

Die Oxalsäuren sind 2basische Säuren, welche durch Oxydation der Fettsäuren oder Glycolsäuren (mit Austritt von H_2O) entstehen. Die hier in Betracht kommenden Glieder der Reihe sind:

---

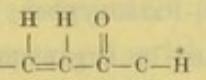
*) αD ist die specifische Drehung der Substanz für Natriumlicht (Linie D); d. h. die Anzahl der Grade, um welche eine 0,1 m lange Schicht einer 100procentigen Lösung der Substanz die Polarisationsebene des Natriumlichtes drehen würde; das Vorzeichen + bezeichnet Rechtsdrehung, — Linksdrehung.

Oxalsäure	$C_2H_2O_4$	
Malonsäure	$C_3H_4O_4$	
Bernsteinsäure	$C_4H_6O_4$	

Von diesen kommt normal nur die Oxalsäure, vielleicht auch die Bernsteinsäure, im Organismus in Form von Salzen vor; alle drei genannten aber in complicirteren Verbindungen (vgl. unten, Harnstoffe u. s. w.).

4) *Oelsäuren*, allgemeine Formel $C_nH_{2n-2}O_2$.

Diese einbasischen Säuren entsprechen genau den Fettsäuren, in welchen jedoch 2 C-Atome doppelt verbunden sind. Einige Glieder dieser Reihe sind:

Acrylsäure	$C_3H_4O_2$	
Crotonsäure	$C_4H_6O_2$	
Angelicasäure	$C_5H_8O_2$	
⋮		
Oelsäure	$C_{18}H_{34}O_2$	

Nur die Oelsäure (Oleinsäure, Elainsäure) kommt im Körper vor, und zwar in denselben Formen, wie die Fettsäuren: als Seife, als neutrales Fett (Olein) und als Lecithin.

5) *Cholalsäuren*, eigenthümliche Säuren von unbekannter, jedenfalls complicirter Constitution, welche in der Galle und im Darminhalt aller Thiere, meist in complicirteren Verbindungen (gepaarte Gallensäuren, vgl. unten bei Glycocoll und Taurin) vorkommen. Die hauptsächlichsten sind:

Cholalsäure	$C_{24}H_{40}O_5$		
Anhydride derselben:		Choloidinsäure	$C_{24}H_{38}O_4$
		Dyslysin	$C_{24}H_{36}O_3$
Cholinsäure*)	$C_{25}H_{42}O_4$	(in kleinen Mengen)	
Hyocholalsäure	$C_{25}H_{40}O_4$	(in der Schweinegalle)	
		Hyodyslysin	$C_{25}H_{38}O_3$
Chenocholalsäure	$C_{27}H_{44}O_4$	(in der Gänsegalle)	
Guanogallensäure	?	(im Guano)	
Lithofellinsäure	$C_{20}H_{36}O_4$	(in Darmconcrementen, sog. Bezoaren).	

*) Der für diese Säure von **Latschinoff** eingeführte Name Choleïnsäure ist verwerflich, weil so früher die Taurocholsäure bezeichnet wurde.

Die Cholalsäuren sind in Wasser unlöslich, bilden leicht lösliche, seifenähnliche Alkalisalze und zeigen eine gemeinsame characteristische (die Pettenkofer'sche) Reaction: mit Zucker und concentrirter Schwefelsäure oder Phosphorsäure auf 60° erwärmt, geben sie (durch das aus ersteren entstehende Furfurol $C_5H_4O_2$, daher auch auf blossen Furfurolzusatz) eine purpurviolette Färbung. Unter ihren mannigfachen Oxydationsproducten ist am bemerkenswerthesten die Cholesterinsäure $C_8H_{10}O_5$, weil dieselbe auch aus dem Cholesterin (s. unten) erhalten wird. Sie drehen die Polarisationsebene nach rechts, für wasserfreie Cholalsäure $\alpha D = + 33{,}9$.

6) *Aromatische Säuren.* Säuren, in welchen die sehr beständige Atomgruppe Benzol (p 16) enthalten ist, indem sie, durch Wegnahme eines H-Atoms einwerthig geworden, als sog. Phenyl (C_6H_5) ein H-Atom vertritt.

Einige aromatische Säuren von physiologischem Interesse sind (vgl. p. 16):

Benzoësäure (Phenyl-Ameisensäure oder Phenyl-Carbonsäure)	$C_6H_5.CO.OH$
Salicylsäure (Ortho-Oxyphenyl-Carbonsäure)	$C_6H_4(OH).CO.OH$
Anissäure (Methyl-Paraoxyphenyl-Carbonsäure)	$C_6H_4(O.CH_3).CO.OH$

Diese Säuren kommen im Organismus an sich nicht regelmässig vor, jedoch durchwandern sie denselben häufig in Folge ihres Vorkommens in pflanzlicher Nahrung und gehen dann im Organismus eigenthümliche Verbindungen ein (vergl. unten, Hippursäure). Ferner entstehen sie möglicherweise aus den Eiweisskörpern, welche Benzolgruppen enthalten (vgl. unten, Tyrosin).

7) *Rhodanwasserstoffsäure* NCSH kommt, wahrscheinlich als Kaliumsalz, im Speichel, Harn etc. vor.

$N\equiv C-S-K$

Rhodankalium.

5. Alkohole, Aldehyde und Ketone.

Die Alkohole sind Kohlenwasserstoffe, in welchen H-Atome durch OH substituirt sind, enthalten also im Allgemeinen die Gruppe CH(OH), oder (am Ende der Kette) $CH_2(OH)$. Ketone und Aldehyde enthalten die Gruppe CO, die letzteren am Ende der Kette, also COH.

1) *Cholesterin* $C_{26}H_{43}(OH)$, ein einatomiger Alkohol unbekannter Constitution, kommt sehr verbreitet im Organismus vor, besonders in den Nervensubstanzen, der Galle und den Blutkörperchen.

Das Cholesterin schmilzt bei 145°, ist in Wasser unlöslich, in Aether und heissem Alkohol löslich, es krystallisirt aus letzterem in rhombischen Tafeln, die sich mit Schwefelsäure und Jod blau färben. Es ist linksdrehend, $\alpha D = - 31{,}6$. Durch Oxydation liefert es Cholesterinsäure (s. oben). Im Wollfett der Schafe kommt eine isomere Verbindung vor, das Isocholesterin (E. Schulze). Auch in pflanzlichen Gebilden finden sich Cholesterine (Phytosterin, Caulosterin, Paracholesterin etc.).

2) *Glycerin* $C_3H_5(OH)_3$, ein dreiatomiger Alkohol, kommt wahrscheinlich nur in Form von Aetherarten im Körper vor (s. unten p. 22, 23, wo auch das Schema).

3) *Phenol* (syn. Phenylsäure, Carbolsäure, Oxybenzol) $C_6H_5(OH)$ und

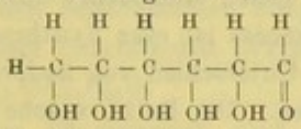
4) *Brenzcatechin* (Ortho-Dioxybenzol) $C_6H_4(OH)_2$, sind ebenfalls nur in complicirteren Verbindungen, und zwar im Harn vorhanden.

5) *Zuckerarten* sind vielatomige Alkohole mit Aldehyd- oder Ketongruppen, deren Constitution neuerdings zum Theil ermittelt worden ist.

Die Zuckerarten sind leicht lösliche, süss schmeckende, krystallisirbare Körper, deren Lösungen die Polarisationsebene drehen, und die durch ihre leichte Oxydirbarkeit viele Metalloxyde zu Oxydulen oder Metallen reduciren. Sie zerfallen unter der Einwirkung von gewissen Organismen (Hefezellen) und anderen sog. Fermenten unter Wärmeentwickelung in einfachere Verbindungen (Gährungsprocesse). Folgende Zuckerarten kommen im Organismus vor:

Traubenzucker $C_6H_{12}O_6$ (syn. Dextrose, Stärkezucker, Krümelzucker, Harnzucker, Leberzucker), kommt spurweise im Blute, in der Leber, in den Muskeln und im Gehirn vor. In pathologischen Zuständen kann er massenhaft auftreten. Ausserdem ist dieser Atomcomplex in vielen complicirteren Körperbestandtheilen vorhanden (s. unten). Er dreht die Polarisations-Ebene nach rechts, $\alpha D = + 52{,}5$ für verdünnte Lösungen.

Der Traubenzucker ist ein 5atomiger Alkohol mit einer Aldehydgruppe, also



Gährungen: a Zerfall in Alkohol und Kohlensäure ($C_6H_{12}O_6 = 2C_2H_6O + 2CO_2$) bei Gegenwart von Hefe; b. Zerfall in Milchsäure (p. 18) $C_6H_{12}O_6 = 2C_3H_6O_3$) bei Gegenwart von sich zersetzenden Eiweisskörpern; die Milchsäure zerfällt unter der gleichen Bedingung weiter in alkalischer Lösung zu Buttersäure, Kohlensäure und Wasserstoffgas ($2C_3H_6O_3 = C_4H_8O_2 + 2CO_2 + 2H_2$). Auch blosse Alkalien verwandeln bei Körpertemperatur den Traubenzucker theilweise in Milchsäure (Nencki & Sieber).

Maltose $C_{12}H_{22}O_{11}$, bei der Einwirkung diastatischer Fermente auf Stärke, Glycogen etc. auftretend; geht durch Kochen mit Säuren in Traubenzucker über. $\alpha D = + 140{,}6$.

Die Maltose gährt mit Hefe; reducirt geringere Mengen Kupferoxyd als Traubenzucker.

Milchzucker $C_{12}H_{22}O_{11}$, Bestandtheil der Milch, ebenfalls rechtsdrehend, $\alpha D = + 52{,}53$. Dieser Zucker ist direct nur der Milchsäuregährung fähig, wird aber durch Kochen mit verdünnter Schwefelsäure in eine der alkoholischen Gährung fähige Zuckerart (Lactose, $\alpha D = + 91$) verwandelt.

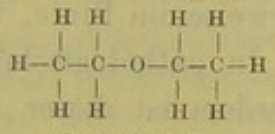
Inosit $C_6H_{12}O_6$, Bestandtheil der Muskeln und einiger anderen Gewebe, nicht drehend, ebenfalls der Milchsäuregährung fähig; kommt auch in Pflanzen vor.

Die Zuckerarten und deren Anhydride (s. unten) werden gewöhnlich unter dem Namen „Kohlehydrate“ zusammengefasst, welcher nur ausdrückt, dass sie, neben Kohlenstoff, H und O in dem Mengenverhältniss, wie sie im Wasser vorkommen, enthalten.

Von näheren Verwandten der Zuckerarten sind hier zu erwähnen die *Glycuronsäure* $C_6H_{10}O_7$, und deren Anhydrid $C_6H_8O_6$, im Harne mit gewissen eingegebenen Stoffen gepaart vorkommend (Cap. III.); auch aus dem indischen Farbstoff Purree darstellbar. Rechtsdrehend (+ 19,25) und reducirend.

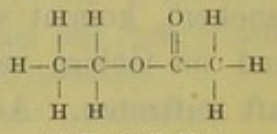
6. N-freie Aetherarten und Anhydride.

Wenn Alkoholradicale oder Säureradicale oder Alkohol- und Säureradicale durch Sauerstoffatome zusammengehalten werden, so entstehen Aether; sind mehrere gleiche Radicale auf diese Weise untereinander verbunden, so nennt man die Verbindungen auch Anhydride. Z. B.



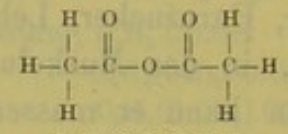
$C_2H_5.O.C_2H_5$

Aethyläthyläther (gewöhnlicher Aether oder Alkoholanhydrid).



$C_2H_5.O.C_2H_3O$

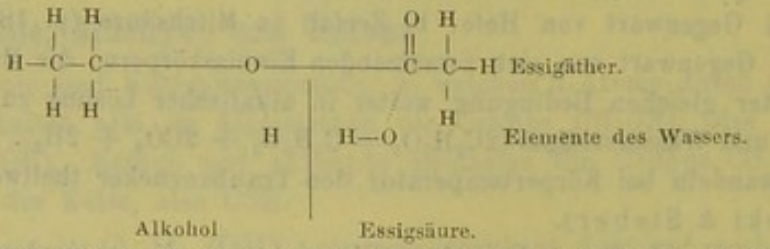
Acetyläthyläther (Essigäther).



$C_2H_3O.O.C_2H_3O$

Acetylacetyläther (Essigsäureanhydrid).

Die Aetherarten und Anhydride entstehen aus den Alkoholen und Säuren durch Austritt von H_2O und gehen umgekehrt durch Aufnahme von H_2O wieder in diese über. Der erstere Process ist eine Synthese, der zweite eine Spaltung; beide Processe kann man zum Unterschied von anderen Synthesen und Spaltungen als hydrolytische bezeichnen. Die Rolle, welche das Wasser dabei spielt, erhellt aus folgendem Schema; man sieht, wie durch Eintritt der Wasseratome in



der angedeuteten Weise die Spaltung in Alkohol und Essigsäure erfolgt. Die hydrolytischen Spaltungen werden zuweilen durch blosse Berührung mit Wasser, in anderen Fällen durch Erhitzung mit Wasser (zuweilen erst über 100°, „Ueberhitzen“) oder durch Kochen mit Wasser und Alkalien oder Mineralsäuren, endlich schon bei mässiger Temperatur durch gewisse („hydrolytische“) Fermente (s. unten) bewirkt. Im Organismus kommen folgende Aether und Anhydride vor:

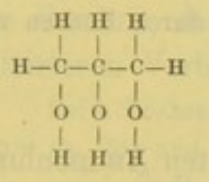
1) *Glycerinäther* (Glyceride).

a. Die *neutralen Fette* (Schema s. umstehend) sind dreifache Aether des 3atomigen Alkohols Glycerin mit den Fettsäuren und der Oelsäure. Thierische Fette sind: Olein, Stearin, Margarin, Palmitin; ausserdem in der Milch (Butterfette) Myristin, Caprinin, Caprylin, Capronin, Butyrin.

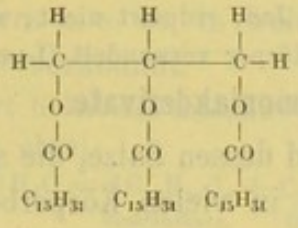
Von den neutralen Fetten sind die C-ärmeren und das Olein bei gewöhnlicher Temperatur flüssig (ölig), die übrigen schmelzbar; in Wasser unlöslich, in Aether

und heissem Alkohol leicht löslich; flüssig machen sie Papier durchscheinend (Fettflecken); durch colloide Substanzen lassen sie sich in Wasser in feinen Tropfen vertheilen, wobei die Flüssigkeit weiss und undurchsichtig wird (Emulsion). Durch hydrolytische Fermente oder durch Ueberhitzen mit Wasser (s. oben) werden sie unter Wasseraufnahme gespalten in Glycerin und freie Fettsäure, welche letztere, wenn sie zu den flüchtigen gehört, den „ranzigen" Geruch bewirkt. Durch Alkalien werden die Fette ebenso zersetzt, indem sich fettsaure Alkalien (Seifen) bilden, in Wasser löslich; diese Lösungen lösen Fette.

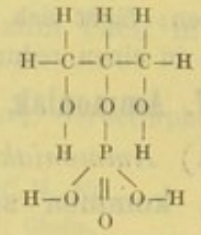
b. Den neutralen Fetten schliesst sich noch ein anderer, aber saurer Glycerinäther an, die Glycerinphosphorsäure $C_3H_9PO_6$, d. h. eine Vereinigung von Glycerin mit Phosphorsäure unter Austritt von 1 Mol. H_2O.



$C_3H_8O_3$
Glycerin.



$C_{51}H_{98}O_6$
Tripalmitin oder Palmitin.
(Neutrales Fett.)



$C_3H_9PO_6$
Glycerinphosphorsäure.

Die Glycerinphosphorsäure ist ein Zersetzungsproduct des Lecithins (s. unten).

2) Im Walrath (aus den Schädelhöhlen einiger Wale) kommen einatomige Aether der Fettsäuren mit dem Cetylalkohol (Aethal) $C_{16}H_{33}.OH$ vor, namentlich *Palmitinsäure-Cetyläther* $C_{16}H_{33}.O.C_{16}H_{31}O$.

3) *Zuckeranhydride.* Im Pflanzenreich sind gewisse Substanzen sehr verbreitet, welche durch hydrolytische Einflüsse (s. oben: Kochen mit verdünnten Säuren, Einwirkung gewisser Fermente) sich unter Wasseraufnahme in Zucker verwandeln, also als Anhydride des Zuckers zu betrachten sind. Die Hauptvertreter derselben sind: Stärke $C_6H_{10}O_5$, Cellulose $C_6H_{10}O_5$, und das Zwischenproduct zwischen Stärke und Zucker: Dextrin $C_6H_{10}O_5$. Die Formeln dieser Körper, welche sich anscheinend zu den Zuckerarten verhalten wie der Aether zu den Alkoholen, wären demnach zu vervielfachen (Stärke $C_{12}H_{20}O_{10}$ oder $C_{18}H_{30}O_{15}$ etc.); und ihre „Umwandlung" in Zucker wäre in Wirklichkeit eine Spaltung. Auch unter den Zuckerarten selbst ist vermuthlich der Milchzucker, der sich durch hydrolytische Einflüsse in eine dem Traubenzucker verwandte Zuckerart, die Lactose, verwandelt oder vielmehr spaltet, ein Aether der Lactose; ähnlich verhält sich anscheinend der Rohrzucker.

Die Verzuckerung der Stärke geht so vor sich, dass das Molecül $n(C_{12}H_{20}O_{10})$ sich zunächst spaltet in Maltose $C_{12}H_{22}O_{11}$ (p. 21) und Dextrin $(n-1)(C_{12}H_{20}O_{10})$, letzteres abermals in Maltose und ein Dextrin von kleinerem Molecül $(n-2)(C_{12}H_{20}O_{10})$ u. s. f., bis zu einem Dextrin, das nicht mehr angegriffen wird.

Andere in den Pflanzen, zum Theil auch in den Thieren vorkommende Körper, die Glucoside, sind Aether aus Zucker und anderen Atomgruppen, und spalten sich daher durch hydrolytische Einflüsse in diese und Traubenzucker.

Im thierischen Körper ist von eigentlichen Zuckeranhydriden fast nur nachgewiesen das

Glycogen $C_6H_{10}O_5$ (wahrscheinlich ein Vielfaches dieser Formel), Bestandtheil der Leber, der Muskeln und, wie es scheint, sämmtlicher embryonalen Organe, in Wasser mit Opalescenz löslich, dem Dextrin in der rothbraunen Jodreaction und dem rechtsseitigen Drehungsvermögen ($\alpha D = +\ 203—226$) am nächsten stehend, durch Säuren in Traubenzucker, durch Fermente in Maltose übergehend.

Im Gehirn findet sich ausserdem eine der Stärke ähnliche, mit Jod sich bläuende Substanz.

Thierisches Gummi $C_{12}H_{20}O_{10}$ ist in zahlreichen Geweben enthalten, und lässt sich aus Mucin, Chondrin, Paralbumin etc. durch hydrolytische Spaltung gewinnen; färbt sich nicht mit Jod, reducirt nicht, wird aber durch Kochen mit Säuren in einen reducirenden Körper verwandelt (Landwehr).

7. Ammoniak und Ammoniakderivate.

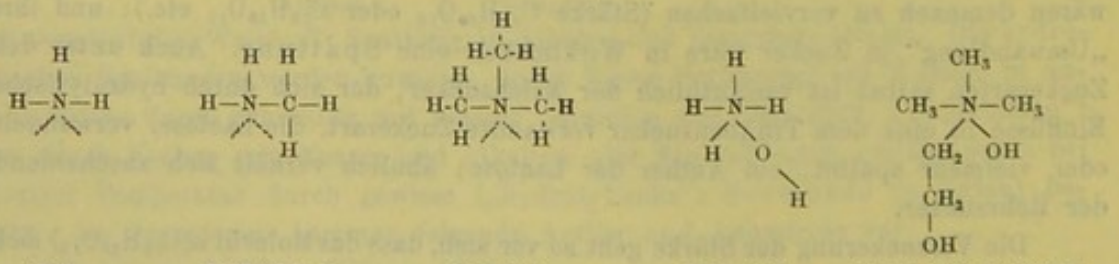
1) *Ammoniak* NH_3 und dessen Salze, die sogenannten Ammoniumsalze, kommen spurweise in vielen Körperbestandtheilen, z. B. im Blute, vor.

Das Ammoniak kann sich an der Bildung von Verbindungen betheiligen, indem es als 1 werthige Gruppe $\acute{N}H_2$ oder als 2 werthige Gruppe $\acute{\acute{N}}H$ 1 oder 2 Valenzen sättigt, oder mit anderen Worten, indem die H-Atome des NH_3 durch andere Atomgruppen vertreten werden.

In die Gruppe der Ammoniakderivate gehören fast alle ihrer Zusammensetzung nach genauer bekannten stickstoffhaltigen Körperbestandtheile; dieselben gehen aus den Eiweisskörpern und deren Abkömmlingen hervor, in welchen also wahrscheinlich ebenfalls Stickstoff in der Form des Ammoniaks vorhanden ist (zum Theil aber vielleicht auch in der Form des Cyans). Hier kommen in Betracht:

a. Amine,

Verbindungen, in welchen H-Atome des Ammoniaks oder des Ammoniumoxydhydrats durch Kohlenwasserstoffgruppen ersetzt sind, z. B.



NH_3	$NH_2(CH_3)$	$N(CH_3)_3$	$NH_4.OH$	$N(CH_3)(C_2H_5O)OH$
Ammoniak.*)	Methylamin.	Trimethylamin.	Ammonium-oxydhydrat.	Cholin.

2) *Methylamin* $NH_2(CH_3)$, und

3) *Trimethylamin*, $N(CH_3)_3$, kommen als Zersetzungsproducte des Cholins und Kreatins (s. unten) vor.

*) Die beiden punctirten Affinitätsstriche im Schema deuten an, dass der Stickstoff auch 5 werthig auftreten kann, z. B. in den Ammoniumsalzen.

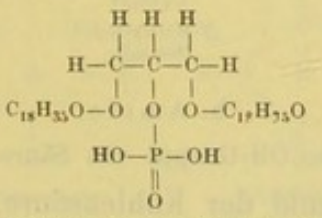
4) *Cholin* oder *Neurin*, $C_5H_{15}NO_2$, Trimethyl-Oxyaethyl-Ammoniumoxydhydrat, ist ein Zersetzungsproduct des Lecithins (s. unten). Man erhält es synthetisch aus Glycolderivaten und Trimethylamin, was leicht aus dem obigen Schema des Cholins zu ersehen ist; denn wenn man die beiden durch die schrägen Striche mit dem N verbundenen Gruppen für sich vereinigt, so erhält man das Modell des Glycols und der Rest ist Trimethylamin Nach Anderen ist das Neurin Trimethyl-Vinyl-Ammoniumoxydhydrat $(CH_3)_3N\langle^{OH}_{CH=CH_2}$, also nicht mit dem Cholin identisch. Es kommt als Fäulnissproduct neben anderen ähnlichen Alkaloiden, den sogen. Ptomainen, in Leichen vor (Brieger). Als eine Verbindung des Cholins ist anzuführen das

Lecithin $C_{44}H_{90}NPO_9$, Bestandtheil der Nervensubstanz, des Blutes, des Samens, des Eidotters u. s. w., in welchen es zum Theil in complicirteren Verbindungen vorkommt.

Beim Kochen mit Baryt liefert das Lecithin: Stearinsäure, Glycerinphosphorsäure (p. 23) und Cholin (s. oben):

$$\underset{\text{Lecithin.}}{C_{44}H_{90}NPO_9} + 3H_2O = 2\underset{\text{Stearinsäure.}}{C_{18}H_{36}O_2} + \underset{\text{Glycerinphosphorsäure.}}{C_3H_9PO_6} + \underset{\text{Cholin.}}{C_5H_{15}NO_2}$$

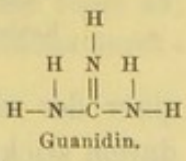
Es ist eine H_2O-ärmere Verbindung des Cholins und der Distearyl-Glycerinphosphorsäure; letztere ist ein Stearin, in welchem statt der dritten Stearinsäure ein Phosphorsäurerest am Glycerin haftet. Ob jene Verbindung ein Salz (Diaconow) oder eine Art Aether ist (Strecker), ist streitig. Das distearylglycerinphosphorsaure Cholin ist neuerdings dargestellt (Drechsel & Hundeshagen), mit dem Lecithin aber nicht identisch.



Distearylglycerinphosphorsäure.

Neben dem Distearinlecithin scheint auch ein Dioleinlecithin, ein Olein-Palmitin-Lecithin u. s. w. vorzukommen.

5) *Guanidin*, Biamido-Imido-Kohlenstoff, $C(NH_2)_2(NH)$ (oder auch Biamido-Imido-Grubengas zu nennen), ein Zersetzungsproduct des Guanins (s. unten). Man erhält es synthetisch aus Chlorpicrin $C(NO_2)Cl_3$ und Ammoniak:

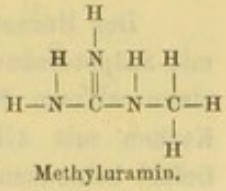


Guanidin.

$$CNO_2Cl_3 + 4NH_3 = C(NH_2)_2(NH) + N_2 + 2H_2O + 3HCl.$$

Das Guanidin ist dem Harnstoff (s. unten) nahe verwandt.

6) *Methyluramin*, Methyl-Guanidin, $C_2H_7N_3$, ein Zersetzungsproduct des Kreatins (s. unten).



Methyluramin.

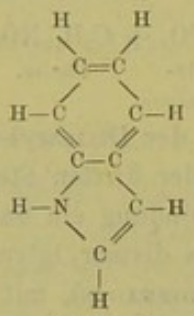
7) *Spermin* C_2H_5N findet sich als Phosphat krystallinisch im menschlichen Samen (Schreiner). Das isomere synthetisch dargestellte Aethyleninim $C_2H_5.NH$ hat ähnliche Eigenschaften.

8) *Indol* C_8H_7N (Baeyer), die Grundsubstanz der Indigokörper und 9) *Scatol* oder *β-Methyl-Indol* C_9H_9N (Nencki & Brieger) kommen als Zersetzungsproducte des Eiweiss im Darminhalt und in faulenden Massen vor, und sind aus Indigo, und auch synthetisch darstellbar.

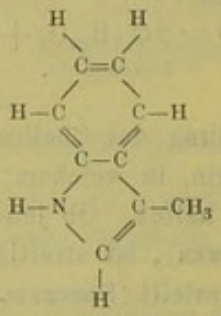
Beide Körper sind krystallinisch, schmelzbar (Indol bei 52°, Scatol bei 95°), flüchtig und höchst übelriechend.

Das Indol ist ein Benzol mit einer an zwei benachbarte C-Atome angreifenden Seitenkette (s. das Schema). Von den zahlreichen denkbaren Methylindolen ist ausser dem β-Körper (Constitution s. unten) auch der α-Körper synthetisch erhalten (Fischer). Sowohl Indol wie Scatol geben wie Benzol Carbonsäuren, welche der Benzoësäure (p. 20) entsprechen.

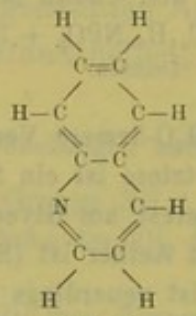
10) *Chinolin* C_9H_7N, kommt im Organismus nur in complicirterer Verbindung vor (Kynurensäure, s. unten). Die wahrscheinliche Constitution ist der des Indols verwandt:



C_8H_7N
Indol.



C_9H_9N
β-Methylindol (Scatol).

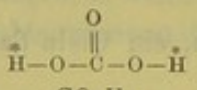


C_9H_7N
Chinolin.

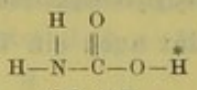
b. Amide,

Verbindungen, in welchen die OH-Gruppe von Säuren durch NH_2 ersetzt ist:

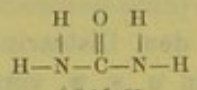
1) *Harnstoff*, Biamid der Kohlensäure, $CO(NH_2)_2$,



CO_3H_2
Kohlensäure.



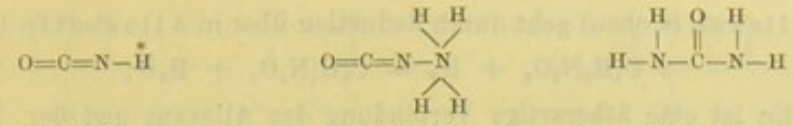
CO_2NH_3
Monamid der Kohlensäure (Carbaminsäure).



CON_2H_4
Biamid der Kohlensäure (Carbamid oder Harnstoff).

einer der einfachsten Amidkörper, welcher das Hauptproduct der Oxydation stickstoffhaltiger Substanzen im Organismus bildet und in grossen Mengen mit dem Harn entleert wird.

Der Harnstoff ist krystallisirbar, in Wasser und Alkohol leicht löslich, giebt mit Salpetersäure ein schwer lösliches Salz, mit salpetersaurem Quecksilberoxyd einen weissen Niederschlag. Bei Gegenwart faulender Substanzen, ferner beim Kochen mit Alkalien, beim Ueberhitzen mit Wasser, nimmt er $2H_2O$ auf und liefert kohlensaures Ammoniak: $CO(NH_2)_2 + 2H_2O = CO(O.NH_4)_2$. Harnstoff war die erste organische Substanz, welche synthetisch dargestellt wurde (Wöhler); man kann ihn auf verschiedene Weise künstlich erhalten, z. B. aus iso-cyansaurem Ammoniak durch Erhitzen, wobei die Atome sich umlagern.

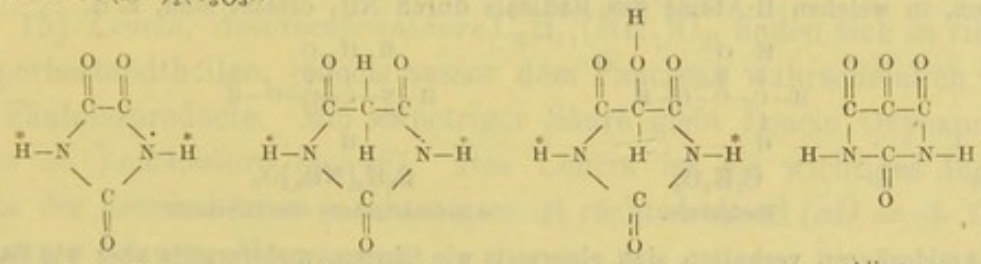


CNOH — Iso-Cyansäure. CNO(NH$_4$) — Iso-cyansaures Ammoniak. CO(NH$_2$)$_2$ — Harnstoff.

ferner aus Chlorkohlenoxyd (Phosgengas) und Ammoniak: $COCl_2 + 2NH_3 = CO(NH_2)_2 + 2HCl$.

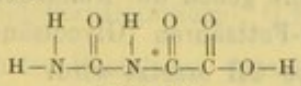
NH_3 — $COCl_2$ Phosgen. — NH_3 — HCl — $CO(NH_2)_2$ Harnstoff. — HCl

In den beiden NH_2-Gruppen des Harnstoffs können noch H-Atome durch Alkohol oder Säureradicale vertreten werden. Verbindungen der letzteren Art, namentlich mit Ersetzung von 2H durch 2 werthige Säureradicale, erhält man vielfach bei der künstlichen Oxydation der Harnsäure neben dem einfachen Harnstoff. Namentlich die Radicale der Oxalsäurereihe und der nächsten Abkömmlinge derselben*) bilden solche zusammengesetzte Harnstoffe; dieselben heissen zum Theil Säuren, weil das letzte noch vorhandene H-Atom der Amidgruppen durch Metall vertreten werden kann. Einige dieser Körper sind: Parabansäure = Oxalylharnstoff $CO(NH)_2(C_2O_2)$, Barbitursäure = Malonylharnstoff $CO(NH)_2(C_3H_2O_2)$, Dialursäure = Tartronylharnstoff $CO(NH)_2(C_3H_2O_3)$, Alloxan = Mesoxalylharnstoff $CO(NH)_2(C_3O_3)$.



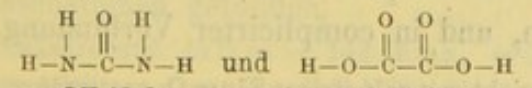
Parabansäure. Barbitursäure. Dialursäure. Alloxan.

Diese Harnstoffe nehmen bei hydrolytischer Behandlung entweder 1 oder $2H_2O$ auf; im ersteren Falle öffnet sich der Ring und es bildet sich eine Säure, in welcher nur noch die eine OH-Gruppe durch Harnstoff vertreten ist; tritt auch das zweite Mol. H_2O ein, so spaltet sich der Harnstoff ganz von der Säure ab; z. B. liefert für die Parabansäure der erste H_2O-Eintritt (an der im Schema durch . bezeichneten Stelle) Oxalursäure:



$C_3H_4N_2O_4$ Oxalursäure.

Der zweite H_2O-Eintritt (an der * Stelle) liefert



CH_4N_2O Harnstoff. und $C_2H_2O_4$ Oxalsäure.

*) Als solche sind hier anzuführen:

Tartronsäure = Oxymalonsäure, HO—CO—CH—CO—OH;

Mesoxalsäure = Dioxymalonsäure minus Wasser, HO—CO—CO—CO—OH.

Das Alloxan (s. oben) geht durch Reduction über in Alloxantin ($C_8H_4N_4O_7$)

$$2\ C_4H_2N_2O_4 + H_2 = C_8H_4N_4O_7 + H_2O;$$

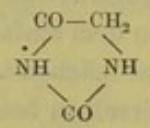
das Alloxantin ist eine ätherartige Verbindung des Alloxans und der Dialursäure (s. oben), und geht in Folge dessen unter H_2O-Aufnahme in diese beiden Körper über:

$$C_8H_4N_4O_7 + H_2O = C_4H_4N_2O_4 + C_4H_2N_2O_4.$$

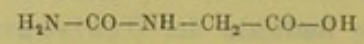
Die Dialursäure erhält man durch weitere Reduction des Alloxans oder des Alloxantins:

$$C_4H_2N_2O_4 + H_2 = C_4H_4N_2O_4; \quad C_8H_4N_4O_7 + H_2O + H_2 = 2\ C_4H_4N_2O_4.$$

Wie die Radicale der Oxalsäurereihe, bilden auch die der Glycolsäurereihe (p. 18) zusammengesetzte Harnstoffe, z. B. Hydantoin = Glycolylharnstoff. Auch hier bildet sich durch Eintritt von H_2O (bei .) eine der Oxalsäure entsprechende Säure, die Hydantoinsäure = Glycolursäure:



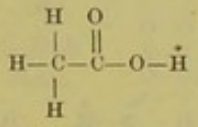
$C_3H_4N_2O_2$
Glycolylharnstoff
oder Hydantoin.



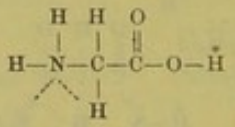
$C_3H_6N_2O_3$
Glycolursäure
oder Hydantoinsäure.

c. Amidosäuren,

Säuren, in welchen H-Atome des Radicals durch NH_2 ersetzt sind, z. B.

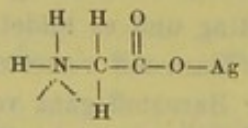


$C_2H_4O_2$
Essigsäure.

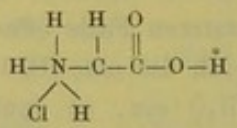


$C_2H_3[NH_2]O_2$
Amidoessigsäure oder Glycocoll.

Die Amidosäuren verhalten sich einerseits wie Säuren, andererseits aber wie Basen, indem das Ammoniak mit Säuren sich verbindet, z. B.



Glycocollsilber (amidoessigsaures Silberoxyd).

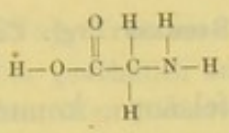


Salzsaures Glycocoll.

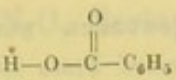
Mit salpetriger Säure behandelt gehen die Amidosäuren in Oxysäuren, also z. B. die Amido-Fettsäuren in Oxy-Fettsäuren (Glycolsäuren, p. 17) über, indem die Gruppe NH_2 durch die Gruppe OH ersetzt wird.

12) *Glycocoll* (Glycin, Leimzucker), oder *Amidoessigsäure* $C_2H_5NO_2$, als solches nicht im Körper vorkommend, wohl aber in sogenannten gepaarten Säuren, und in complicirter Verbindung im Leim.

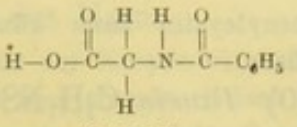
Das Glycocoll giebt mit salpetriger Säure Oxyessigsäure = Glycolsäure (p. 18). Es kann aus Chloressigsäure und Ammoniak (besser Ammoniumcarbonat, Nencki) synthetisch gewonnen werden. Es tritt mit einbasischen Säuren in der Weise in Verbindung, dass ein H des NH_2 durch das Säureradical vertreten wird (die OH-Gruppe und das H-Atom treten als H_2O aus), z. B.



Glycocoll.



Benzoësäure (p. 20).



$C_9H_9NO_3$

Hippursäure.

Solche Verbindungen (welche sämmtlich durch hydrolytische Einflüsse H_2O aufnehmen und in Glycocoll und Säure zerfallen), sogenannte gepaarte Säuren, sind:

Glycocholsäure (Glyco-Cholalsäure) $C_{26}H_{43}NO_6$, Bestandtheil der Galle. Entsprechend in der Schweinegalle *Hyoglycocholsäure* (p. 19) etc.

Hippursäure (Glyco-Benzoësäure) $C_9H_9NO_3$, Bestandtheil des Harns der Pflanzenfresser. Bei jedem Thier tritt sie auf nach dem Genuss von Benzoësäure und einigen anderen aromatischen Säuren (Zimmtsäure, Mandelsäure, Chinasäure), vgl. Cap. III.

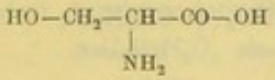
Andere aromatische Säuren, z. B. die mit Cl, OH etc. substituirten, bilden nicht Hippursäure selbst, sondern die ihr entsprechende Säure, in welcher das Benzol wie in der ursprünglichen Säure substituirt ist.

13) *Alanin*, *Amidopropionsäure*, $C_3H_5(NH_2)O_2$, kommt im thierischen Körper nicht vor. Dagegen ist ein Amid dieses Körpers $H_2N.CO.CH_2.CH_2NH_2$, also ein höheres Homologes des Harnstoffs, im Harn gefunden worden.

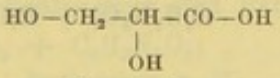
14) *Butalanin*, *Amidobaldriansäure*, $C_5H_9(NH_2)O_2$, und

15) *Leucin*, *Amidocapronsäure* $C_6H_{11}(NH_2)O_2$, finden sich in vielen Körperbestandtheilen, jedoch ausser dem Pancreas wahrscheinlich nur als Fäulnissproducte. Mit salpetriger Säure giebt Leucin Oxycapronsäure = Leucinsäure (p. 18). Das Leucin ist ein wichtiges Ingrediens der Eiweisskörper (s. unten); es ist rechtsdrehend ($\alpha D = +17{,}5$ in saurer Lösung, Mauthner).

16) *Serin* $C_3H_7NO_3$, aus dem Seidenleim (s. unten) neben Leucin und Tyrosin durch Kochen mit Säuren erhalten. Giebt mit salpetriger Säure Dioxypropionsäure oder Glycerinsäure. Das Serin ist α-Amido-β-Oxypropionsäure:



Serin.



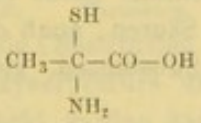
Glycerinsäure.

17) *Asparaginsäure* (Amidobernsteinsäure), $C_4H_5(NH_2)O_4$, und

18) *Glutaminsäure* (nächstes Homologes derselben) $C_5H_7(NH_2)O_4$, beide aus Eiweisskörpern durch hydrolytische Spaltung entstehend.

19) *Cystin* $C_6H_{12}N_2S_2O_4$, Bestandtheil der Nieren, zuweilen auch im Harn und in Blasensteinen gefunden.

Das Cystin ist linksdrehend ($\alpha D = -142$ Külz, $-205{,}85$ Mauthner). Durch Reduction geht es leicht in Cysteïn $C_3H_7NSO_2$ über, dessen Constitution wahrscheinlich ist:



Ein Phenylcystin kann künstlich gewonnen werden (Baumann: vgl. Cap. III. unter Harn).

20) *Taurin* $C_2H_7NSO_3$, Amido-Aethylschwefelsäure, kommt frei

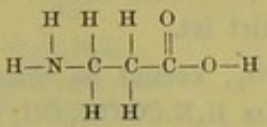
$HO.SO_2.OH$	$HO.SO_2.CH_2.CH_3$	$HO.SO_2.CH_2.CH_2.NH_2$
Schwefelsäure.	Aethylschwefelsäure.	Amido-Aethylschwefelsäure.

in einigen Drüsen, ausserdem wie Glycocoll in gepaarter Verbindung mit Cholalsäure als

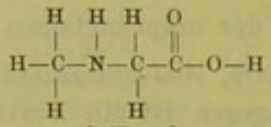
Taurocholsäure $C_{26}H_{45}NSO_7$, in der Galle vor.

d. Amidosäuren, in denen Wasserstoffe der Ammoniakgruppe selbst substituirt sind.

21) *Sarcosin*, Methylamido-Essigsäure oder Methylglycocoll, $C_3H_7NO_2$, erhält man beim Behandeln des Kreatins mit Alkalien (s. unten), oder auch synthetisch aus Chloressigsäure und Methylamin (vergl. oben p. 28 die Synthese des Glycocolls). Es ist dem Alanin (p. 29) isomer.

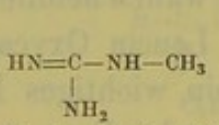


$C_3H_7NO_2$
Alanin.

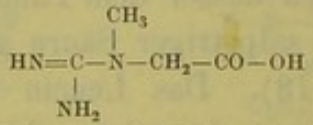


$C_3H_7NO_2$
Sarcosin.

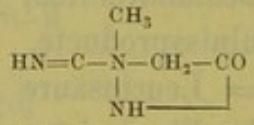
22) *Kreatin*, Methyluramido-Essigsäure $C_4H_9N_3O_2$, Bestandteil des Blutes, der Muskeln, des Gehirns u. s. w.



Methyluramin (p. 25).



Methyluramido-Essigsäure (Kreatin).

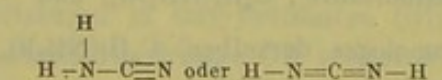


Kreatinin (s. unten).

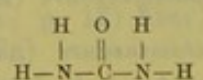
Man erhält das Kreatin synthetisch (Volhard) aus Cyanamid ($CN.NH_2$) und Sarcosin (s. oben); auch erkennt man leicht im Schema des Kreatins links die Gruppe des Cyanamids, rechts die des Sarcosins. — Beim Kochen mit Baryt zerfällt das Kreatin unter Wasseraufnahme in Sarcosin und Harnstoff:

$$C_4H_9N_3O_2 + H_2O = \underset{\text{Sarcosin.}}{C_3H_7NO_2} + \underset{\text{Harnstoff.}}{CH_4N_2O};$$

in der That unterscheidet sich der Harnstoff vom Cyanamid nur durch ein Plus von H_2O:



Cyanamid (Constitution zweifelhaft).



Harnstoff.

Durch Oxydation (mit Quecksilberoxyd, Bleisuperoxyd u. s. w.) liefert das Kreatin: Methyluramin und Oxalsäure, was leicht verständlich ist, da Methyluramin und Essigsäure im Kreatin stecken (s. oben), und Oxalsäure eine zweifach oxydirte Essigsäure ist. Bei anderen Oxydationen liefert das Kreatin Methyl-Parabansäure (über Parabansäure s. p. 27), ebenfalls leicht verständlich.

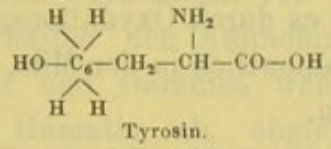
Beim Erhitzen mit starken Säuren, auch durch blosses Kochen mit Wasser, ferner bei Gegenwart faulender Substanzen, giebt das Kreatin H_2O ab und verwandelt sich in

22a) *Kreatinin* $C_4H_7N_3O$, Bestandtheil des Harns.

Die gewöhnlich angegebene stark basische Natur des Kreatinins wird neuerdings bestritten (Salkowski). Es giebt mit Chlorzink eine characteristisch krystallisirende Verbindung, und wird durch Alkalien in Kreatin verwandelt; Constitution s. oben. Aus Guanidin und Sarcosin kann es synthetisch gewonnen werden (Horbaczewski).

23) *Tyrosin* $C_9H_{11}NO_3$, eine aromatische Amidosäure, wird in geringeren Mengen neben Leucin gefunden. Es ist, wie Leucin, ein wichtiges Ingrediens der Eiweisskörper (s. unten).

Beim Erhitzen mit salpetersaurem Quecksilberoxyd in Gegenwart von wenig salpetriger Säure liefert das Tyrosin eine rothe Färbung. Synthetisch erhält man es durch Nitriren von Phenylalanin und Reduciren des gewonnenen Productes (Erlenmeyer & Lipp). Das Tyrosin ist hiernach ein Oxyphenylalanin, und zwar specieller Paraoxyphenyl-αAmidopropionsäure:



Tyrosin.

Eine Phenyl-Amidopropionsäure kommt in Pflanzenkeimlingen vor (Schulze & Barbieri).

e. Sonstige Ammoniakderivate.

24) *Harnsäure* $C_5H_4N_4O_3$, ein Bestandtheil des Harns, bei einigen Thierclassen (Vögel, beschuppte Amphibien, Insecten) der Hauptbestandtheil desselben.

Die Harnsäure ist 2basisch, wie die oben p. 27 angeführten zusammengesetzten Harnstoffe. Von den Salzen, von denen die sauren, wie die Harnsäure selbst, in Wasser sehr schwer löslich sind, kommen besonders harnsaures Natron und Ammoniak, beim Menschen hauptsächlich pathologisch, vor. Durch Oxydation liefert die Harnsäure: a. bei Gegenwart von Säuren: Alloxan und Harnstoff:

$$\underset{}{C_5H_4N_4O_3} + H_2O + O = \underset{\text{Alloxan (p. 27).}}{C_4H_2N_2O_4} + \underset{\text{Harnstoff.}}{CH_4N_2O};$$

das Alloxan liefert durch weitere Oxydation Kohlensäure und Parabansäure:

$$\underset{\text{Alloxan.}}{C_4H_2N_2O_4} + O = CO_2 + \underset{\text{Parabansäure (p. 27).}}{C_3H_2N_2O_3};$$

b. bei Gegenwart von Alkalien: Allantoin (s. unten) und Kohlensäure:

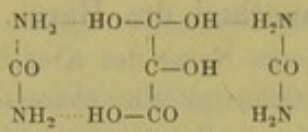
$$\underset{\text{Harnsäure.}}{C_5H_4N_4O_3} + H_2O + O = \underset{\text{Allantoin.}}{C_4H_6N_4O_3} + CO_2;$$

c. mit Salpetersäure zur Trockne verdampft giebt die Harnsäure einen gelbrothen Rückstand, der mit Ammoniak sich purpurroth färbt (Murexid, purpursaures Ammoniak), mit Kali blau.

Synthetisch erhält man Harnsäure aus Trichlormilchsäureamid und Harnstoff (Horbaczewski):

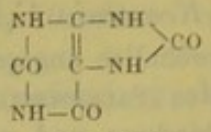
$$\underset{\text{Trichlormilchsäureamid.}}{C_3H_2Cl_3(NH_2)O_2} + 2\ \underset{\text{Harnstoff.}}{CH_4N_2O} = \underset{\text{Harnsäure.}}{C_5H_4N_4O_3} + NH_4Cl + 2\ HCl + H_2O.$$

Hieraus ergiebt sich folgende Constitution der Harnsäure (Medicus) als höchst wahrscheinlich, welche aus Trioxyacrylsäure und 2 Mol. Harnstoff unter Austritt von 4 Mol. H_2O entstanden gedacht werden kann:



Harnstoff. Trioxyacrylsäure (vgl. p. 19). Harnstoff.

(Die Puncte bezeichnen die Stellen des Wasseraustritts.)



Harnsäure.

25) *Xanthin* $C_5H_4N_4O_2$ findet sich spurweise in vielen Organen (auch in Pflanzen) und im Harn, und kann künstlich aus Hypoxanthin und aus Guanin erhalten werden. Ueber die Constitution s. unten bei Guanin.

Ein Methylxanthin (Heteroxanthin) und ein Dimethylxanthin (Paraxanthin, isomer mit dem Theobromin des Cacao) kommen im Harne vor (Salomon).

26) *Hypoxanthin* oder *Sarkin* $C_5H_4N_4O$ kommt in Begleitung des Xanthins vor, in welches es durch Oxydationsmittel übergeführt werden kann. Es findet sich namentlich in der Milz, auch in Pflanzen. Ueber die Constitution s. unten.

27) *Carnin* $C_7H_8N_4O_3$ findet sich im Fleischextract in geringer Menge; durch Brom wird es zu Sarkin oxydirt:

$$\underset{\text{Carnin.}}{C_7H_8N_4O_3} + Br_2 = \underset{\substack{\text{bromwasserstoffsaures}\\ \text{Sarkin.}}}{C_5H_4N_4O.HBr} + \underset{\text{Brommethyl.}}{CH_3Br} + CO_2$$

28) *Adenin* $C_5H_5N_5$, Bestandtheil der Milz und des Pancreas und Spaltungsproduct des Nucleins (s. unten); liefert durch Oxydation Hypoxanthin. Vermuthliche Constitution s. unten.

29) *Guanin* $C_5H_5N_5O$ findet sich in geringen Mengen im Pancreas und in der Leber, ferner im Guano und in den Excementen der Spinnen; es ist ausserdem ein Spaltungsproduct des Nucleins (s. unten).

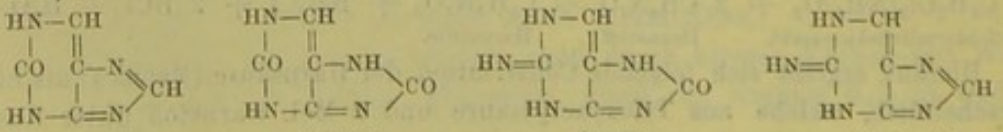
Die Krystalle, welche den Glanz und das Irisiren zahlreicher Hautgebilde bei niederen Wirbelthieren bewirken (v. Wittich), bestehen aus Guanin und Kalkverbindungen desselben (A. Ewald & Krukenberg). Durch Oxydation liefert das Guanin unter N-Entwickelung Xanthin:

$$\underset{\text{Guanin.}}{2\,C_5H_5N_5O} + 3\,O = \underset{\text{Xanthin.}}{2\,C_5H_4N_4O_2} + H_2O + N_2.$$

Andere Oxydationsmittel zerlegen es in Kohlensäure, Parabansäure (p. 27) und Guanidin (p. 25).

$$\underset{\text{Guanin.}}{C_5H_5N_5O} + H_2O + 3\,O = CO_2 + \underset{\text{Parabansäure.}}{C_3H_2N_2O_3} + \underset{\text{Guanidin.}}{CH_5N_3}.$$

Nach einer neueren Vermuthung (E. Fischer) ist die Constitution des Hypoxanthins, Xanthins und Guanins folgende:



Hypoxanthin. Xanthin. Guanin. Adenin (?)

30) *Inosinsäure* $C_{10}H_{14}N_4O_{11}$, Bestandtheil der Muskeln.

31) *Kynurensäure* $C_{10}H_7NO_3$, Bestandtheil des Hundeharns.

Die Kynurensäure entwickelt beim Erhitzen CO_2, und hinterlässt Kynurin C_9H_7NO, welches auch aus Cinchonin und Cinchonidin erhalten werden kann. letzteres lässt sich zu Chinolin C_9H_7N (p. 26) reduciren (Kretschy). Wahrscheinlich ist demnach die Kynurensäure eine Oxy-Chinolin-Carbonsäure:

$$HO—C_9H_5N—CO—OH.$$

32) *Allantoin* $C_4H_6N_4O_3$, Bestandtheil des foetalen und Säuglingsharns (neuerdings auch in Pflanzen gefunden, Schulze & Barbieri).

Man erhält Allantoin durch Oxydation der Harnsäure (s. oben p. 31), Hydrolytische Behandlung spaltet das Allantoin in Harnstoff und Allantursäure:

$$\underset{\text{Allantoin.}}{C_4H_6N_4O_3} + H_2O = \underset{\text{Harnstoff.}}{CH_4N_2O} + \underset{\text{Allantursäure.}}{C_3H_4N_2O_3}.$$

33) *Farbstoffe.* Diese Substanzen, von denen sich die am besten bekannten in ihrem Verhalten den Ammoniakderivaten anschliessen, sind meist krystallisirbar und stammen wahrscheinlich grossentheils von dem eisenhaltigen Hämatin ab, obgleich die meisten eisenfrei sind.

a. *Bilirubin*, auch Biliphaein oder Cholepyrrhin genannt, vielleicht mit Haematoidin identisch (s. unter Galle), $C_{16}H_{18}N_2O_3$, der orangeroth krystallisirende Farbstoff der Galle, unlöslich in Wasser, löslich in Chloroform und in Alkalien, mit denen er wie eine einbasische Säure Verbindungen bildet. Durch Oxydation geht er in Biliverdin, bei stärkerer in Bilicyanin und Choletelin über.

In Berührung mit Salpetersäure, die etwas salpetrige Säure enthält, zeigt die Lösung des Bilirubin in Folge der erwähnten Oxydationen an der Grenze eine regenbogenartige Farbenschichtung, die zur Erkennung kleinster Mengen dienen kann (Gmelin'sche Probe).

b. *Biliverdin* $C_{16}H_{18}N_2O_4$, der grüne Farbstoff mancher Gallen, entsteht auch durch Oxydation des Bilirubins an der Luft und durch andere Oxydationsmittel.

c. *Bilifuscin* $C_{16}H_{20}N_2O_4$? und

d. *Biliprasin* $C_{16}H_{22}N_2O_6$ (= Bilifuscin + H_2O + O) sind in Gallensteinen in geringer Menge gefunden worden.

e. *Bilicyanin* (Heynsius & Campbell), blau, entsteht bei kräftiger Oxydation aller vorgenannten Farbstoffe, u. A. auch bei der Gmelin'schen Probe, hat in saurer Lösung einen Absorptionsstreifen bei F, und kommt in Gallensteinen vor.

f. *Choletelin* (Maly), letztes, braun gefärbtes Oxydationsproduct aller Gallenfarbstoffe ($C_{16}H_{18}N_2O_6$?).

g. *Urobilin* (Jaffe) findet sich im Harn, in der Galle und im Darminhalt, besitzt einen breiten Absorptionsstreifen im Grün (bei F), und zeigt in alkalischer Lösung mit Chlorzink starke Fluorescenz.

Nach Einigen (bestritten von Le Nobel) ist das Urobilin identisch mit *Hydrobilirubin* $C_{32}H_{40}N_4O_7$ (Maly), welches aus Bilirubin durch Reduction in alkalischer Lösung darstellbar ist, und mit *Stercobilin* (Vanlair & Masius), einem Bestandtheil des Kothes. Aus Blutfarbstoff soll es durch Reductionsmittel darstellbar sein (Hoppe-Seyler).

h. *Indigofarbstoffe*: *Indigblau* ($C_{16}H_{10}N_2O_2$) findet sich zuweilen im Harn, wahrscheinlich aber nur als Zersetzungsproduct einer farblosen, ziemlich regelmässig im Harn vorkommenden Indolverbindung (vgl. p. 26), des *Indicans*. Das letztere ist eine gepaarte Schwefelsäure, und nicht identisch mit dem pflanzlichen Indican, welches ein Glucosid ist; Näheres s. im 3. Cap. unter Harn.

i. *Harnfarbstoffe*. Ausser dem schon genannten Urobilin und den Indigokörpern sind im Harn verschiedene, theils eisenhaltige, theils eisenfreie, nicht krystallinische Farbstoffe gefunden worden (Urohämatin, Urrhodin, Uroerythrin), deren Zusammensetzung unbekannt ist.

k. *Hämatin*, ein Zersetzungsproduct des natürlichen Blutfarbstoffs, in welchem es mit Eiweiss verbunden ist. Seine Bildung und Eigenschaften sowie seine Verbindungen werden beim Blute besprochen.

l. *Melanin*, schwarze und braune, zum Theil eisenhaltige, wenig bekannte Farbstoffe der Lungen, Bronchialdrüsen, des Rete Malpighii, der Haare, der Chorioidea (eisenfrei, E. Hirschfeld) u. s. w.

m. *Farbstoffe der Netzhaut*, s. Cap. XII.

8. Complicirtere Körper von unbekannter Constitution.

Wie aus dem p. 13 f. Gesagten hervorgeht, sind die bisher genannten Körper als natürliche oder künstliche Zersetzungsproducte anderer viel complicirterer zu betrachten, in welchen also die Elemente der bisher genannten, z. B. die Gruppen OH, CH_3, NH_2, C_6H_5 in den mannigfaltigsten und verwickeltsten Combinationen vorkommen. Von diesen Substanzen sind nur wenige rein darzustellen, bei den übrigen misslingt dies, weil sie zu unbeständig oder weil sie nicht krystallisirbar sind; man kennt daher von den meisten nicht einmal die Gewichts-Zusammensetzung genau, geschweige denn die Constitution.

Die Zerlegung dieser Verbindungen in einfachere gelingt fast stets leicht durch die p. 14 genannten hydrolytischen Einflüsse. Man kann sie daher sämmtlich oder doch grösstentheils als Anhydride oder ätherartige Verbindungen im Sinne des p. 22 Gesagten betrachten, wie man die daselbst genannten Verbindungen als Alkohol + Alkohol — Wasser, resp. als Alkohol + Säure — Wasser, oder als Säure + Säure — Wasser, die Amide (p. 26) als Säure + Ammoniak —

Wasser, die complicirten Harnstoffe (p. 27) als Säure + Harnstoff — Wasser, die gepaarten Säuren (p. 29) als Glycocoll + Säure — Wasser etc. betrachten kann.

Indessen sind für viele dieser Verbindungen die hydrolytischen Spaltungsproducte noch nicht genügend bekannt, um eine vollständige Uebersicht über den Bau der Verbindung zu gewähren. Ausserdem sind, selbst wenn man die ersteren genau kennen würde, noch immer viele schwer zu entscheidende Möglichkeiten des Baues vorhanden. Schon bei den Zuckeranhydriden z. B. sind, wenn die Stärke auch nur aus Einem Zuckermolecül mit Austritt von 1 H_2O bestände ($C_6H_{10}O_5$), die verschiedensten Möglichkeiten für den Ort des H_2O-Austritts vorhanden; die Zahl derselben wächst aber ungemein, wenn die Stärke aus 2 Zuckermolecülen mit Austritt von 2 H_2O bestände $(C_6H_{10}O_4)_2O_2 = C_{12}H_{20}O_{10}$. So erklärt es sich, dass bei diesen complicirten Körpern so zahlreiche isomere und polymere Verbindungen von nahe übereinstimmenden Eigenschaften vorhanden sind, deren genaue Constitution unbekannt ist. Mit der Zusammenlagerung von immer zahlreicheren Atomcomplexen wächst auch die Complicirtheit der Gewichtsproportionen so, dass sie sich aus den Elementaranalysen nicht deutlich genug ergeben, um Formeln aufstellen zu können. Die Formeln der hier folgenden Substanzen sind deshalb unbekannt.

Wir führen hier folgende Gruppen von Körpern auf:

I. *Peptone und deren Anhydride (Eiweisskörper und Albuminoide).*

Die Peptone selbst entstehen im Organismus erst aus ihren Anhydriden durch hydrolytische Einflüsse (s. unter Verdauung), und gehen anscheinend bald wieder in Anhydride über; dagegen kommen die Anhydride, die Eiweisskörper und Albuminoide, ungemein verbreitet im Körper vor.

Die hydrolytischen Spaltungsproducte der Peptone sind hauptsächlich Amidosäuren, besonders Glycin, Leucin, Tyrosin, Asparaginsäure, Glutaminsäure; ferner Indol und kothartig riechende Substanzen. Dies können jedoch nicht die einzigen Spaltungsproducte sein, da die meisten dieser Körper Schwefel enthalten, anscheinend zum Theil als Schwefelsäure. Der Stickstoff scheint nicht allein in der Gruppirung der Amidosäuren, sondern auch in anderen (Cyan) vorzukommen. Die verschiedenen Peptone unterscheiden sich durch die relativen Mengen der von ihnen gelieferten Amidosäuren; während alle Peptone Leucin liefern, liefert das Leimpepton daneben nur Glycin, die übrigen Peptone neben Leucin nur Tyrosin in erheblicheren Mengen. Die Anhydride etc. liefern bei der hydrolytischen Behandlung zuerst Peptone, und dann erst die weiteren Spaltungsproducte der letzteren.

A) *Peptone.* Von diesen ist nur das aus dem Serumalbumin bei der Verdauung entstehende Pepton der procentischen Zusammensetzung nach annähernd bekannt (C 51,37, H 7,25, N 16,18, S 2,12, O 23,11 pCt.).

Die Peptone sind in Wasser, zum Theil auch in Alkohol (Brücke's „Alkophyr"), leicht löslich, diffundirbar; sie drehen die Polarisationsebene nach links), im Gegensatz zu den Eiweisslösungen werden sie nicht gefällt: durch Hitze, schwachen Alkohol, verdünntere Mineralsäuren und verschiedene Metallsalze, gefällt dagegen durch Sublimat, die Quecksilbernitrate, Silbernitrat, Chlor etc. Sie geben die beiden unten bei den Eiweisskörpern angeführten Reactionen. Ausserdem geben sie mit Kupfersulphat und Kali eine rothe Färbung (sog. Biuretreaction). Ueber ihre hydrolytischen Spaltungsproducte s. oben. Ueber ihre Entstehung s. unter Verdauung. Auch in Pflanzen kommen sie vor (Schulze & Barbieri). Die Angabe, dass sie künstlich (durch Ueberhitzen u. dgl.) in Eiweisskörper verwandelt werden können, ist noch nicht als sicher zu betrachten. Ueber Propepton oder Hemialbumose vgl. Cap. IV. unter Magenverdauung.

B) *Eiweisskörper* (Proteinstoffe, Albuminstoffe). Diese sehr mannigfaltigen Pepton-Anhydride finden sich fast in sämmtlichen Geweben und Flüssigkeiten des Körpers, stets im Verein mit Salzen, in Wasser gelöst oder vielmehr gequollen; diese Lösungen drehen die Polarisationsebene nach links (für Albumin ist $\alpha D = -57$). Sie sind meist nicht krystallisirbar (s. unten), daher nicht sicher zu reinigen und äusserst schwer von unorganischen Beimengungen, mit denen sie zum Theil chemische Verbindungen eingehen, zu befreien. Ihre Lösungen werden durch viele Metallsalze und durch Alkohol gefällt. Durch Hitze, Mineralsäuren und durch anhaltende Einwirkung des Alkohols werden sie in eine unlösliche Modification übergeführt (coagulirt).

Da bei hydrolytischer Behandlung und bei Verdauung der coagulirten Modification zuerst die lösliche Modification und dann erst Pepton entsteht, so scheint die coagulirte Modification ein weiteres Anhydrid der löslichen zu sein.

Auch krystallisirte Eiweisskörper sind zuweilen aus thierischem Material gewonnen worden, z. B. Eieralbumin (Fr. Hofmeister); jedoch sind die im Dotter vorkommenden eiweisshaltigen Krystalle (Dotterplättchen) möglicherweise Eiweissverbindungen. Dagegen kommen in Pflanzen, besonders in Samen, vielfach krystallisirte Eiweissstoffe vor, die sich aus ihren Lösungen wieder krystallinisch abscheiden lassen.

Mit Säuren und mit Alkalien bilden die Eiweisskörper Verbindungen, von denen die ersteren (Säure-Albuminate, Acidalbumin, Syntonin) durch Alkalien, die letzteren (Alkali-Albuminate, Casein) durch Säuren gefällt werden. Auch mit Schwermetallen (Platin, Kupfer etc.) werden Verbindungen gebildet.

Tiefer eingreifende zersetzende Agentien und Oxydationsmittel liefern aus den Eiweisskörpern namentlich Amidosäuren, besonders Leucin, Tyrosin, Asparaginsäure, Glutaminsäure; ferner Guanidin (von Einigen mit Harnstoff verwechselt), flüchtige Fettsäuren, Benzoësäure,

Blausäure, Aldehyde der Fettsäuren und der Benzoësäure, Indol u. s. w., angeblich auch Harnstoff. Im feuchten Zustande fallen sie der Fäulniss anheim, d. h. einer durch microscopische Organismen bewirkten tiefen oxydativen Zersetzung, bei welcher ein specifischer übler Geruch auftritt. Ueber die Producte s. Cap. IV. bei der Darmverdauung.

Salpetersäure färbt die Eiweisskörper (ebenso Peptone, s. oben) gelb („Xanthoproteinsäure"), und Alkalizusatz verwandelt die Farbe in Orange. Concentrirte Salzsäure färbt blau. Mit Zucker und concentrirter Sohwefelsäure entsteht eine rothe, später violette Färbung (Adamkiewicz). In Eisessig gelöste Eiweisskörper werden durch Schwefelsäure violet. — Salpetersaures Quecksilberoxyd färbt bei Anwesenheit von wenig salpetriger Säure die Eiweisskörper bei 60° roth (Millon's Reagens). Diese Reaction, welche mit der des Tyrosins übereinstimmt, beruht möglicherweise auf einer intermediären Bildung von Tyrosin.

Die Herkunft der Eiweisskörper ist nicht sicher bekannt; aber es ist sehr wahrscheinlich, dass sie im thierischen Organismus aus Peptonen, vielleicht sogar aus noch einfacheren Spaltungsproducten derselben, welche durch die Verdauung aus genossenen Eiweisskörpern entstehen, synthetisch regenerirt werden können. Diese Ingredientien stammen in letzter Instanz aus den Pflanzen, den eigentlichen Eiweisserzeugern. Ebensowenig sicher ist ihr weiteres Schicksal im Organismus festgestellt. Es scheint, als ob die sogenannten Albuminoide (s. unten) ihre nächsten Abkömmlinge sind. Bei tieferer Zersetzung im Organismus geht der Stickstoff wahrscheinlich in Amidverbindungen über, deren am meisten oxydirte, z. B. Harnstoff, ausgeschieden werden. Ausserdem aber ist es der Zusammensetzung nach sehr leicht möglich, dass Fette, Glycogen, Zuckerarten aus den Eiweisskörpern hervorgehen, wofür auch wichtige physiologische Thatsachen sprechen. Umgekehrt scheinen auch synthetische Processe höherer Ordnung im Organismus vorzukommen, bei welchen Eiweisskörper complicirtere Verbindungen bilden (s. unten).

Die verschiedenen thierischen Eiweisskörper haben ziemlich ähnliche procentische Zusammensetzung: C 52,7—54,5, H 6,9—7,3, N 15,4—16,5, S 0,8—1,6, O 10,9—23,5 pCt. Bei hydrolytischer Behandlung liefern sie $^1/_4$—2 pCt. Tyrosin und 10—18 pCt. Leucin. Sie unterscheiden sich von einander ausserdem hauptsächlich durch die Bedingungen der Fällung und Coagulation. Die wichtigsten sind:

a) *Albumin*, im Blutserum, Eierweiss (etwas verschieden), und den meisten Gewebssäften. Gerinnt bei 60—70° in neutraler oder schwach saurer Lösung. Durch anhaltende Diffusion verliert das Albumin nahezu seinen ganzen Salzgehalt und seine Coagulirbarkeit durch Hitze.

Nach neueren Untersuchungen (Kühne & Chittenden) besteht das Albumin aus zwei Körpern: dem Antialbumid und Hemialbumin, welche sich bei der Verdauung verschieden verhalten (vgl. Cap. IV.).

Das Casein der Milch ist ein Kalialbuminat, gerinnt daher nicht ohne Weiteres durch Hitze, sondern erst durch Säurezusatz. Durch die meisten Säuren wird es gefällt.

b) *Globulin*, Bestandtheil des Blutes und vieler Gewebe, durch alle Säuren, selbst Kohlensäure, fällbar, und durch Sauerstoffzuleitung wieder lösbar (wahrscheinlich ein Alkalialbuminat). Es existiren verschiedene Modificationen dieses Körpers, die man zum Theil als „Paraglobulin" bezeichnet (s. unter Blutplasma).

Hoppe-Seyler bezeichnet als Globuline die in Wasser unlöslichen, aber in Salzlösungen löslichen Eiweissstoffe, ohne Rücksicht auf ihr Verhalten zu Kohlensäure.

c) *Fibrin*, das fasrige Gerinnsel im geronnenen Blute; eine Fällung, deren Componenten und Bedingungen beim Blute angegeben werden. Durch Erhitzen nimmt es die Eigenschaften coagulirter Eiweisskörper an, und verliert seine catalysirende Eigenschaft (p. 15).

d) *Myosin*, das Gerinnsel der spontan erstarrten Muskeln. Sowohl Fibrin als Myosin sind in verdünnten Salzlösungen löslich, durch weiteren Salzzusatz fällbar, und gehen durch verdünnte Säuren leicht in Säurealbuminat über. Myosinlösungen gerinnen bei 55°.

Das *Syntonin* der Muskeln ist nur ein durch die im Muskel auftretende oder zur Extraction verwandte Säure entstandenes Säurealbuminat.

e) *Vitellin*, ein Eiweisskörper des Eidotters, bei 70—80° coagulirend, dem Myosin sehr ähnlich, aber durch Salzzusatz nicht fällbar.

f) *Paralbumin*, nur pathologisch, in Eierstockscysten vorkommend, bildet zähe Lösungen, die durch Alkohol oder durch schwache Säuren bei Gegenwart von viel Wasser gefällt werden; der Niederschlag ist in Wasser wieder zäh löslich Linksdrehend.

C) *Albuminoide*. Diese Körper, welche in vielen Geweben als wesentliche Bestandtheile vorkommen und den Eiweisskörpern in der Zusammensetzung nahestehen (jedoch sind einige schwefelfrei), werden meist als nächste Abkömmlinge der Eiweisskörper betrachtet; ob sie durch Oxydation oder umgekehrt durch Synthese oder durch andere Vorgänge aus ihnen hervorgehen, ist unbekannt. Sie sind unter einander viel verschiedener als die Eiweisskörper und haben ausser ihrer Unkrystallisirbarkeit und Unfähigkeit ächte Lösungen zu bilden (Colloidsubstanzen) kein gemeinsames Kennzeichen. Bei hydrolytischer Behandlung liefern sie dieselben Producte wie die Eiweisskörper, namentlich tritt Leucin und Tyrosin in grossen Mengen auf.

Einer derselben, das Chondrin, soll beim Kochen mit verdünnter Schwefelsäure Traubenzucker liefern, müsste also als ein Glucosid von den anderen getrennt werden (s. unten p. 42). Die wichtigsten sind:

a) *Mucin, Schleimstoff* (C 52,2, H 7,0, N 12,6, O 28,2 pCt.) bildet in Wasser zähe Quellungen (Schleim), die durch wenig Essigsäure und durch überschüssigen Alkohol gefällt werden. Es findet sich in den schleimigen Secreten und in den schleimigen Bindesubstanzen (Wharton'sche Sulze u. s. w.). Liefert neben Leucin sehr viel Tyrosin (7 pCt.).

Nach neueren Angaben (Landwehr) ist das Mucin schwefelhaltig. Auch wird angegeben dass manche Mucinarten bei der Zersetzung Zucker oder thierisches Gummi liefern.

b) *Glutin, Leim* (C 50,4, H 6,8, N 18,3, S + O 24,5 pCt.) erhält man aus den meisten Bindesubstanzen (Knochen, Sehnen, Häute) durch Kochen mit Wasser. Der Leim quillt in kaltem Wasser gallertig auf, beim Kochen entsteht eine Lösung, die beim Erkalten wieder gelatinirt. Bei anhaltendem Kochen wird er zu ungelatinirbarem Leimpepton gespalten, welches auch bei der Verdauung entsteht. Liefert bei hydrolytischer Behandlung Leucin, Glycocoll und Ammoniak, kein Tyrosin.

c) *Collagen* wird die leimgebende Substanz der Bindegewebe genannt, wahrscheinlich ein Anhydrid des Glutins.

d) *Sericin, Seidenleim* ($C_{15}H_{25}N_5O_8$?), Bestandtheil der Seide.

e) *Keratin, Hornstoff* (C 50,3—52,5, H 6,4—7,0, N 16,2—17,7, S 0,7—5,0, O 20,7—25,0 pCt.), der Rückstand der sogenannten Horngewebe nach Extraction mit Aether, Alkohol, Wasser und Säuren. Eine nur in heissen Alkalien lösliche, in kalten quellende Substanz. Liefert 10 pCt. Leucin, 3,6 pCt. Tyrosin.

f) *Neurokeratin*, eine keratinartige Substanz im Nervengewebe.

g) *Elastin* (C 55,5, H 7,4, N 16,7, O 20,5 pCt.), der Rückstand des Bindegewebes nach Extraction alles Löslichen, die Substanz der elastischen Einlagerungen. Unlöslich in allen nicht zersetzend wirkenden Agentien. Liefert sehr viel Leucin (36—45 pCt.), wenig Tyrosin ($^1/_8$ pCt.), auch Glycocoll und Ammoniak.

h) *Fibroin* (C 48,6, H 6,5, N 17,3, O 27,6 pCt.), der Hauptbestandtheil der Seide, löslich in concentrirten Säuren und Alkalien.

i) *Amyloidsubstanz* (C 53,6, H 7,0, N 15,0, S etwa 1,3, O 24,4 pCt.), nur pathologisch in entarteten Organen vorkommend, unlöslich in Wasser, Magensaft etc., durch Alkalien und Säuren nicht in Albuminate übergehend. Giebt mit Jod eine rothe, mit Jod und Schwefelsäure eine blaue Färbung.

k) *Hydrolytische Fermente*, Körper, welche durch eine noch un-

verständliche Einwirkung in gewissen anderen Körpern eine Spaltung unter Wasseraufnahme bewirken, ohne selbst dabei nachweisbar verbraucht zu werden. Temperatur, Salzgehalt der Flüssigkeit etc. sind für ihre Wirksamkeit massgebend. Manche Fermente bestehen aus kleinen Organismen, mit deren Stoffwechsel die Spaltung innig verknüpft ist; die Wirksamkeit dieser Fermente wird durch vorübergehende Erhitzung und durch gewisse antiseptische Mittel (welche für jene Organismen giftig sind) gehemmt. Im normalen Organismus scheinen nur ungeformte Fermente (Enzyme) vorzukommen. Dieselben können in trocknem Zustande weit über 100° erhitzt werden, ohne ihre Wirksamkeit zu verlieren. Man rechnete sie früher zu den Eiweisskörpern, indessen zeigen die am besten bekannten thierischen Fermente nicht deren Eigenschaften, sondern scheinen den Eiweisskörpern nur sehr leicht mechanisch anzuhängen.

Zur Reindarstellung mancher Fermente kann man die Eigenschaft derselben benutzen, aus ihren wässerigen Lösungen durch voluminöse Niederschläge (Zusatz von Cholesterinlösungen, Collodium u. dgl.) mit niedergerissen zu werden.

Der Organismus enthält folgende hydrolytische Fermente:

α. Zuckerbildende oder *diastatische Fermente* (welche Stärke, Glycogen u. s. w. unter H_2O-Aufnahme in Zucker spalten) im Speichel, Pancreassaft, in der Leber und in vielen anderen Organen.

β. Fettzerlegende Fermente (welche neutrale Fette unter H_2O-Aufnahme in Glycerin und Fettsäure spalten), im Pancreassaft.

γ. Eiweisskörper spaltende Fermente (welche coagulirte und gelöste Eiweisskörper zunächst in Peptone, diese weiter in Leucin, Tyrosin etc. spalten), im Magensaft (Pepsin), Pancreassaft (Trypsin) und vielleicht im Darmsaft.

1. *Eiweisskörper coagulirende Fermente.* Von solchen sind bisher bekannt:

α. Das *Fibrinferment.* Näheres s. in Cap. I.

β. Die *Labfermente.* Näheres s. in Cap. III. unter Milch, und in Cap. IV. bei der Magen- und Darmverdauung.

II. *Körper, welche noch complicirter sind als die Eiweissstoffe.* Mit Sicherheit lässt sich eine solche Complicirtheit der Constitution nur von solchen Körpern behaupten, welche durch Zersetzung Eiweisskörper liefern. Hierher gehört:

1) *Hämoglobin*, der rothe Farbstoff der Blutkörperchen, auch im Serum und in den Muskeln spurweise enthalten, ein krystallisirbarer Körper, dessen Eigenschaften beim Blute besprochen werden.

2) *Vitellinverbindungen* des Eidotters, welche anscheinend neben Vitellin Lecithin enthalten: möglicherweise die Dotterkrystalle bildend (s. oben p. 36).

3) *Ichthin*, ein ähnlich constituirter Körper der Fischeier. (Aehnliche Körper sind Ichthidin, Emydin.)

4) *Nuclein* ($C_{29}H_{49}N_9P_3O_{22}$? Miescher), eine Gruppe noch wenig untersuchter, phosphorhaltiger Körper in den Kernen von Blut- und Eiterkörperchen, in den Samenkörperchen etc., in den meisten Agentien unlöslich. Sie geben bei der Zersetzung Eiweissstoffe, bei tieferer Spaltung Phosphorsäure, Adenin, Guanin, Hypoxanthin.

5) *Jecorin*, ein noch wenig bekannter S- und P-haltiger Stoff der Leber (Drechsel), auch in Milz, Muskeln, Gehirn neben Lecithin vorkommend (Baldi).

Andere Körper, welche als Verbindungen der Eiweisskörper zu betrachten sind, sind bisher noch nicht rein dargestellt. Höchstwahrscheinlich kommt ein solcher in den Muskeln vor, dessen Zersetzungsproduct das Myosin ist. (Vgl. hierüber unter Muskeln.)

III. N-haltige *Glucoside* (vgl. oben p. 23). Folgende N-haltigen Glucoside sind bis jetzt im thierischen Organismus nachgewiesen:

1) *Cerebrin* $C_{17}H_{33}NO_3$?, nach Parcus complicirter und ein Gemenge von drei verschiedenen Körpern, Bestandtheil der Nervensubstanz, leichtes weisses Pulver, in kaltem Wasser unlöslich, in heissem kleisterartig aufquellend, in heissem Alkohol löslich. Wird durch Baryt nicht gespalten, durch Kochen mit Säuren liefert es einen linksdrehenden, nicht gährungsfähigen Zucker, die übrigen Spaltungsproducte sind unbekannt.

2) *Protagon* (Liebreich), ein im Nervenmark enthaltenes phosphorhaltiges Glucosid, von ähnlicher Beschaffenheit wie das Cerebrin, beim Kochen mit Baryt die Zersetzungsproducte des Lecithins liefernd (p. 25). Von Einigen wird es als Gemenge von Cerebrin und Lecithin betrachtet.

3) *Chondrin* (C 47,8, H 6,8, N 13,9, S 0,6, O 31,0 pCt.) wird durch anhaltendes Kochen mit Wasser aus hyalinem Knorpel, Hornhautsubstanz, der Haut der Holothurien etc. gewonnen; in seinem äusseren Verhalten ist es dem Leim sehr ähnlich. Es liefert bei hydrolytischer Behandlung Leucin und Traubenzucker, nach Anderen thierisches Gummi, kein Glycocoll (vgl. Glutin, p. 39).

4) *Chondrigen*, die chondringebende Substanz der eben genannten Gewebe, wahrscheinlich ein Anhydrid des Chondrins.

5) *Glycosamin* $C_6H_{13}NO_5$ (Ledderhose), ein durch Spaltung des Chitins (s. unten) mit Säuren erhaltenes Glucosid, rechtsdrehend ($\alpha D = +69{,}54$). Es liefert mit Alkalien Ammoniak und eine nicht gährungsfähige Zuckerart:

$$C_6H_{13}NO_5 + H_2O = C_6H_{12}O_6 + NH_3.$$

6) *Chitin* $C_{15}H_{26}N_2O_{10}$ (Ledderhose), Hauptbestandtheil des äusseren Gerüstes der Articulaten, ein Glucosid (Berthelot); die Zuckergruppe ist als Glycosamin im Chitin enthalten, welches mit Säuren sich in Glycosamin und Essigsäure spaltet (Ledderhose):

$$\underset{\text{Chitin.}}{2\ C_{15}H_{26}N_2O_{10}} + 6\ H_2O = \underset{\text{Glycosamin.}}{4\ C_6H_{13}NO_5} + \underset{\text{Essigsäure.}}{3\ C_2H_4O_2}$$

7) *Hyalin*, N-haltiges Glucosid der Echinococcus-Blasen.

Ausserdem wird das Mucin (p. 39) von Einigen als Glucosid betrachtet. Bei allen hier genannten Glucosiden ist es zweifelhaft, ob die durch Spaltung erhaltenen reducirenden Substanzen wahre Zucker sind.

Erstes Capitel.

Das Blut und seine Bewegung.

A. Das Blut.

1. Allgemeine Uebersicht der Blutbestandtheile.

Beim Einschneiden in den Körper eines lebenden Wirbelthieres fliesst stets (es sei denn, dass nur ein sog. Horngebilde angeschnitten ist) eine rothe, alkalisch reagirende Flüssigkeit aus, welche man Blut nennt, — bald in starkem, selbst beträchtlich ansteigenden Strahle, bald in mässigerem, nur der Schwere folgenden Strome, bald endlich nur in schwachem Rieseln und Sickern. Nähere Untersuchung lehrt bald, dass die Art des Ausfliessens weniger von der Grösse der Wunde, als von der Art der angeschnittenen Blutgefässe abhängt; aufsteigenden, zugleich hellrothen Strahl liefern nur Arterien, starken passiven, zugleich dunkelrothen Strom die grösseren Venen, schwaches Rieseln die kleinen Venen und die Capillaren. Das specifische Gewicht des menschlichen Blutes ist 1,05—1,06.

Die alkalische Reaction des Blutes ist am leichtesten am Serum (s. unten) festzustellen; beim Gesammtblut muss man nach dem Eintauchen den Lacmusstreifen durch schnelles Abspülen mit Wasser von den rothen Körperchen befreien; am besten gelingt dies, wenn der Streifen vorher mit starker Kochsalzlösung befeuchtet war. Der Alkaligehalt des Blutes entspricht dem einer Sodalösung von 0,2—0,4 pCt. (Zuntz). — Das spec. Gewicht ist beim Neugebornen am grössten (1,066), sinkt in den ersten Lebensjahren und steigt dann wieder; beim Manne ist es höher als bei der Frau (L. Jones).

Das Blut verliert kurze Zeit nach dem Ausfliessen seine flüssige Beschaffenheit, es gerinnt. Die geronnene rothe weiche Masse (Cruor genannt) zieht sich dann langsam allseitig etwas zusammen, und bildet nunmehr einen festeren verjüngten Abguss des Gefässes, in welchem die Gerinnung stattgefunden hat, den Blutkuchen;

während dieser Zusammenziehung sondert sich aus der Masse eine gelbe Flüssigkeit aus, welche den Blutkuchen umgiebt, das Blutwasser oder Blutserum.

Wird dagegen das Blut gleich nach seiner Entleerung, vor der Gerinnung, mit einem Stabe oder dgl. geschlagen, so setzt sich eine feste Masse an den Stab an, welche beim Auswaschen als ein weisser Faserfilz erscheint, der Faserstoff oder das Fibrin. Die rothe Flüssigkeit gerinnt nun nicht, und führt den Namen geschlagenes oder defibrinirtes Blut.

Die microscopische Untersuchung des ungeronnenen Blutes zeigt, dass das Blut aus zahllosen, kleinen, stark gefärbten Körperchen besteht, den Blutkörperchen, welche in einer wenig gefärbten Flüssigkeit, der Blutflüssigkeit oder dem Blutplasma, suspendirt sind. Die Blutkörperchen erscheinen in dickerer Schicht roth und heissen daher rothe Blutkörperchen, in dünner Schicht, oder einzeln, grüngelblich; sie sind offenbar die Ursache der rothen Blutfarbe. Das defibrinirte Blut zeigt denselben microscopischen Anblick wie das natürliche; der Blutkuchen dagegen zeigt die Blutkörperchen in eine farblose, fasrige oder häutige Masse eingehüllt, welche mit dem Faserstoff identisch ist. Hieraus folgt unmittelbar, dass der Faserstoff die Ursache der Blutgerinnung ist; bei ruhigem Gerinnen des Blutes ist die Ausscheidung des Faserstoffs gleichmässig in der ganzen Blutmasse vertheilt und bei der Zusammenziehung des Gerinnsels nimmt dasselbe die suspendirten Körperchen mit (wie das Klärungsgerinnsel der Zuckerraffinerien die suspendirten Staubtheilchen), und bildet mit ihnen den Blutkuchen. Beim Schlagen dagegen sammelt sich das Gerinnsel für sich an dem schlagenden Stabe, und die Blutkörperchen bleiben in der Flüssigkeit suspendirt.

Zur völligen Aufklärung der Gerinnung ist noch zu entscheiden, ob der Faserstoff aus dem Plasma oder aus den Blutkörperchen stammt. Hierzu ist eine Trennung beider letzteren vor der Gerinnung erforderlich. Durch Filtration gelingt dieselbe nur bei sehr grossen Blutkörperchen, z. B. beim Froschblut, wenn man das Blut mit einer 2procentigen Zuckerlösung verdünnt; das farblose Filtrat scheidet Fibrin ab, welches also nur aus dem Plasma stammen kann. Besser als durch diesen (von Joh. Müller herrührenden) Versuch wird das Gleiche bewiesen durch die Gerinnung solchen Blutes, in welchem sich die Blutkörperchen vor der Gerinnung durch ihre Schwere etwas gesenkt haben; dies geschieht normal beim Pferdeblut, und kann

künstlich durch Abkühlung des Blutes, welche die Gerinnung verzögert, herbeigeführt, oder durch Centrifugiren befördert werden. Die oberste, körperchenfreie Plasmaschicht liefert dann ebenfalls eine Schicht des Blutkuchens, welche natürlich nicht roth ist, sondern gelblich, und nur aus Faserstoff besteht. Diese Speckschicht oder „Speckhaut“ beweist, dass das Plasma für sich Fibrin liefert. Folglich ist die nach der Gerinnung auftretende gelbe Flüssigkeit, das Serum, nicht identisch mit dem Plasma, sondern Plasma minus Fibrin, und die ganze Scheidung bei der Gerinnung lässt sich durch folgende Schemata darstellen:

Ruhiges Gerinnen:

Blut

Blutkörperchen Plasma

Fibrin Serum

Blutkuchen.

Gerinnen beim Schlagen:

Blut

Blutkörperchen Plasma

Serum Fibrin

Defibrinirtes Blut.

Weiteres über die Umstände, das Wesen und die Ursache der Blutgerinnung s. unter Plasma.

Die Blutgerinnung ist für den Organismus wichtig, indem sie die Oeffnungen verletzter Gefässe verstopft und so der Blutung Einhalt thut.

2. Die rothen Blutkörperchen.

Die rothen Blutkörperchen des Menschen sind runde, in der Mitte verdünnte (biconcave) Scheiben; ihr grösster Durchmesser beträgt durchschnittlich $^1/_{126}$ mm. Sie sind sehr weich, biegsam und elastisch; weder eine Membran noch ein Kern ist an ihnen nachzuweisen, so dass man sie nicht als Zellen bezeichnen kann. Im entleerten Blute des Menschen haben sie die Neigung, sich zu geldrollenartigen Säulchen zu vereinigen. Im stehenden Blute senken sie sich sehr allmählich zu Boden, weil sie etwas schwerer sind als das Plasma; die Gerinnung unterbricht diese Senkung, im defibrinirten Blute vollzieht sie sich etwas vollständiger. Durch die Centrifuge wird die Senkung beschleunigt.

Die Blutkörperchen der Säugethiere sind mit Ausnahme der elliptischen des Kameels ähnlich den menschlichen. Die der Vögel, Amphibien und Fische sind elliptisch, biconvex und haben Kerne, manche auch Kernkörperchen; sie sind ferner grösser als die der Säugethiere, am grössten die der nackten Amphibien (bis zu $^1/_{15}$ mm. bei Proteus). In der gleichen Thierclasse haben in der Regel die grösseren Thiere grössere Blutkörperchen; doch giebt es hiervon bemerkenswerthe Ausnahmen; so sind die Blutkörperchen des Menschen viel grösser als die der grössten Wiederkäuer. — Fast alle Wirbellosen, und von den Wirbelthieren der

Amphioxus lanceolatus, haben farbloses oder gelbliches Blut, mit farblosen Körperchen von mannigfacher Gestalt, doch besitzen einige auch rothes Blut mit ähnlichen Farbstoffen wie das der Wirbelthiere.

Geschichtliches. Die rothen Blutkörper wurden bald nach Erfindung des Microscops entdeckt, zuerst 1658 die grösseren (des Frosches etc.) von Swammerdam, dann die des Menschen und der Säugethiere 1661 von Malpighi. — Die farblosen Körper sind erst von Hewson entdeckt worden, ihre Bewegungen 1846 von Wharton Jones am Rochen, 1850 von Davaine am Menschen.

Die Anwesenheit der rothen Blutkörperchen ist nicht allein die Ursache der rothen Farbe, sondern auch der Undurchsichtigkeit des Blutes. Durch eine Anzahl von Mitteln (zuerst am Aether durch v. Wittich beobachtet) lässt sich der rothe Farbstoff von den Blutkörperchen trennen, wobei er sich im Plasma löst und dieses roth färbt; das Blut wird hierdurch in dünnen Schichten durchsichtig („lackfarben" Rollett), gleichzeitig aber dunkler, weil die Reflexion von den hohlspiegelartigen rothen Scheiben wegfällt; umgekehrt wird das Blut heller roth, wenn die Blutkörperchen durch Zusatz von Salzen zusammenschrumpfen und dadurch das reflectirte Licht mehr concentrirt wird. Die Blutkörperchen schwellen bei der Entfärbung zugleich vom Rande her auf (Hermann) und werden endlich kugelig; der entfärbte, sehr blasse kugelige Rest des Körperchens heisst das Stroma (Rollett).

Die erwähnten Einwirkungen sind: Verdünnen des Blutes mit Wasser (mindestens 4 Th. auf 3 Blut, Kowalewsky), Gefrieren und Wiederaufthauen des Blutes (Rollett), Durchleiten electrischer Entladungsschläge (Rollett), Entgasung des Blutes (Cap. II.), Behandlung mit gallensauren Salzen (v. Dusch), Aether (v. Wittich), Chloroform (Böttcher), kleinen Mengen Alkohol (Rollett), Schwefelkohlenstoff (Hermann). Ausser der erstgenannten und der Entgasung lösen alle diese Einwirkungen bald nach der Entfärbung auch das Stroma im Plasma auf, zuweilen mit Hinterlassung eines klebrigen Körnchens. Salze ändern die Resistenz der Blutkörperchen gegen die genannten Mittel (Bernstein), in stärkerer Concentration machen viele Salze das Blut im Gegentheil selbst lackfarben (Kowalewsky).

An den kernhaltigen Blutkörperchen der Amphibien lässt sich durch Borsäure eine rothe, den Kern enthaltende Masse im Zusammenhange aus dem farblos zurückbleibenden Stroma austreiben; man muss also annehmen, dass jene zu Bewegungen fähige Masse (das „Zooid") in die Poren des farblosen Stroma („Oecoid") infiltrirt sei (Brücke).

Die Zahl der rothen Blutkörperchen ist so gross, dass sie im Blute dicht gedrängt sind, und ein Kubik-Millimeter mehrere Millionen enthält.

Zur Zählung wird entweder ein bekanntes sehr kleines Volumen Blut mit indifferenter Flüssigkeit verdünnt und auf einem quadratisch eingetheilten Object-

träger durchgezählt, oder in bekanntem Verhältniss verdünntes Blut in ein Capillarrohr von bekanntem Querschnitt gebracht und in gemessenen Längen successive unter dem Microscop die Zahl ermittelt. Da die Fehler sich stark multipliciren, sind die ermittelten Werthe unsicher. Durch Herstellung von stark vergrösserten, möglichst ähnlichen Modellen der Körperchen lässt sich auch Oberfläche und Rauminhalt eines einzelnen Körperchens, sowie ihrer Summe in einem Blutvolum abschätzen. Einige Resultate giebt folgende Tabelle nach Welcker:

Thierart:	1 Blutkörperchen hat:				1 Cub.-mm. Blut enthält			
					Blutkörperchen:			Plasma:
	Länge	Breite	Oberfl.[1])	Volum[2])	Zahl	Oberfl.[3])	Volum[4])	Volum[5])
Mensch	0,0077		128	72	5000000	640	0.36	0,64
Ziege (8 Tage alt)	0,0055		56	20	9720000	545	0,20	0,80
Lama	0 0080	0 0040	64	26	13900000	893	0,37	0,63
Buchfink	0,0124	0,0075	162	88	3600000	592	0,32	0,68
Lacerta agilis . .	0,0159	0,0099	274	201	1420000	387	0,28	0,72
Rana temporaria .	0,0220	0,0156	602	644	404000	243	0,26	0,74
Proteus anguineus	0,0582	0.0337	3444	9200	36000	124	0,33	0,67
Tinca Chrysitis .	0,0128	0.0102	—	—	—	—	—	—

[1]) In Milliontel Quadrat-mm.
[2]) In Tausendmilliontel Cub.-mm.
[3]) In Quadrat-mm.
[4]) In Cub.-mm.

Die grosse Blutkörperchenoberfläche in einem Cub.-mm. Blut ist sehr bemerkenswerth, besonders für die Athmung. Beim Menschen würde (für 6 Liter Blut) die Gesammtoberfläche aller Blutkörperchen 3840 Quadratmeter (über $^1/_3$ Hectare) betragen, d. h. das 2560fache der Körperoberfläche.

Die chemischen Bestandtheile der rothen Blutkörperchen sind folgende:

a. Der Farbstoff.

Der färbende Bestandtheil der rothen Körperchen ist das *Hämoglobin* (syn. Hämatoglobulin, Hämatokrystallin), ein rother, eisenhaltiger Farbstoff, in Wasser wenig löslich, viel leichter in verdünnten Alkalien. Der Farbstoff ist in den farblosen Rest des Blutkörperchens wahrscheinlich nicht einfach mechanisch infiltrirt, sondern an andere Bestandtheile chemisch gebunden. Das Hämoglobin ist eine gefärbte, bei vielen Blutarten krystallisirbare Eiweissverbindung von nur unvollkommen bekannter Zusammensetzung.

Folgende Procentzahlen geben eine ungefähre Vorstellung derselben:

	Hämoglobin von:		
	Hund.	Pferd.	Huhn.
C	54,57	51,15	52,47
H	7,22	6,76	7,19
N	16,38	17,94	16,45
O	20,93	23,42	22,5
S	0,568	0,3899	0,8586
Fe	0,336	0,3351	0,3353
	(Jaquet.)	(Zinoffski.)	(Jaquet.)

Aus dem Bindungsvermögen für Gase (s. unten) würde sich, wenn man annimmt, dass 1 Molecül Hämoglobin 1 Mol. Gas bindet, das Moleculargewicht 14133 ergeben. wozu die Formel $C_{636}H_{1025}N_{164}FeS_3O_{189}$ passen würde (Hüfner): jedoch sind die Hämoglobine etwas verschieden zusammengesetzt; einige enthalten z. B. nur 2 S auf 1 Fe, Hühnerhämoglobin 9 S auf 2 Fe.

Krystalle des Hämoglobins, die sogen. Blutkrystalle (meist rhombische Prismen oder Tafeln, seltener, z. B. beim Meerschweinchenblut, rhombische Tetraeder), erhält man durch Zerstörung der Blutkörperchen (mit Wasser, Aether, gallensauren Salzen, s. oben), und Eindunstung oder Abkühlung der jetzt durchweg rothgefärbten (lackfarbenen) Flüssigkeit. Leicht krystallisiren Hunde-, Pferde-Meerschweinchen-, Vögelblut, schwer Menschen-, Kaninchen-, Schweine- und Schafblut, und anscheinend gar nicht Rindsblut. Ohne Zweifel sind also die Hämoglobine der verschiedenen Thiere einander nahe verwandt, aber, wie auch die Analysen zeigen, nicht identisch. In ihrem Verhalten gegen Gase, gegen das Licht, und ihren Zerstreuungsproducten ist bisher noch kein Unterschied gefunden worden; jedoch ist die Resistenz gegen zersetzende Agentien verschieden (Körber, Krüger).

Die wichtigste Eigenschaft des Hämoglobins ist sein Verhalten zu Sauerstoff und einigen anderen Gasen. Die Art, wie diese Eigenschaft aufgefunden worden ist, ist aus der Lehre von den Blutgasen (Cap. II.) zu ersehen. Hämoglobinlösungen nehmen relativ grosse Mengen Sauerstoff auf, und zwar fast unabhängig vom Druck. Hieraus folgt, dass nur ein kleiner Theil des Gases wirklich absorbirt (d. h. nach dem Dalton'schen Gesetze dem Partiardruck des Gases proportional aufgenommen) wird (vgl. Cap. II.); dieser kleine Theil fällt unzweifelhaft auf Rechnung des Wassers der Lösung. Der grösste Theil wird also in festem Verhältniss aufgenommen, d. h. chemisch gebunden (L. Meyer). Die Menge beträgt auf 1 grm. Hämoglobin 1,6—1,8 (nach Hüfner 1,592) ccm. O_2, gemessen bei 0° und mittlerem Atmosphärendruck (760 mm. Hg); dies würde bedeuten, dass auf 1 Atom Fe 1 Molecül O_2 gebunden wird.

Der aufgenommene Sauerstoff lässt sich durch dieselben Mittel wie einfach absorbirte Gase wieder entziehen, d. h. durch das Vacuum, durch Wärme und durch Hindurchleiten fremder Gase (vgl. Cap. II.). Die chemische Verbindung des Sauerstoffs mit dem Hämoglobin, das Oxyhämoglobin, wird also dissociirt durch dieselben Einflüsse, welche absorbirte Gase entbinden; d. h. sie hat eine Spannung von Sauerstoff, und kann nur bestehen, wenn in der umgebenden Atmosphäre mindestens die gleiche Sauerstoffspannung herrscht. Diese Spannung, walche durch Wärme erhöht wird, ist zu 30 mm. Hg für 12° C. bestimmt worden (Worm-Müller).

Das Oxyhämoglobin ist heller roth (auch in seinen Lösungen) und etwas weniger löslich als Hämoglobin. Die Lösungen des letz-

teren sind dichroitisch (Brücke): in dünnen Schichten grün, in dicken bläulich roth, die des Oxyhämoglobins immer roth. Dieses Verhalten zeigt sich auch an der Farbe des Blutes im Ganzen: das O-freie Erstickungsblut ist dichroitisch, das arterielle Blut nicht. Noch grösser zeigt sich der Unterschied bei spectraler Untersuchung (s. unten).

Aus dem Oxyhämoglobin wird der Sauerstoff durch Kohlenoxydgas verdrängt (L. Meyer), aus dem Kohlenoxydhämoglobin das Kohlenoxyd ebenso durch Stickoxydgas (Hermann). Das verdrängende Gas tritt in gleichem Volumen ein, wie das verdrängte enthalten war. Die genannten Gase bilden also festere, aber äquivalente Verbindungen mit Hämoglobin. Auch diese Gase werden durch das Vacuum ausgetrieben (Donders u. A.), haben also in ihren Verbindungen mit Hämoglobin eine Spannung, die freilich kleiner ist als die des Oxyhämoglobins. Die Verbindungen sind ebenso hell roth, wie die letztere, die des CO hat einen bläulichen Schein.

Die Reduction des Oxyhämoglobins zu Hämoglobin geschieht noch leichter als durch die oben genannten physicalischen Mittel durch chemische Reductionsmittel, wie Schwefelwasserstoff, Schwefelammonium, alkalische Oxydullösungen, Eisenfeile, kleine Mengen Stickoxyd, thierische Gewebe (vgl. Cap. II.).

Ueber Beziehungen des Hämoglobins zur Kohlensäure s. Cap. II.

Das Hämoglobin, sowie seine Verbindungen und Zersetzungsproducte, haben ein characteristisches Verhalten zu farbigem Licht, durch welches Blut von anderen rothen Flüssigkeiten leicht zu unterscheiden ist. Es löscht nämlich schon in dünnen Schichten, resp. verdünnten Lösungen*), gewisse Strahlen vollständig aus, während andere noch durchgehen. Das Oxyhämoglobin, in Folge dessen auch das gewöhnliche Blut, zeigt ausser einer allgemeinen Auslöschung im Blau und Violett namentlich zwei solche Auslöschungen oder Absorptionsstreifen im Gelbgrün zwischen den Fraunhofer'schen Linien D und E, welche die Fig. 1 und 2 verdeutlichen. Das reducirte Hämoglobin und das Erstickungsblut hat nur einen verwaschneren Absorptionsstreifen, etwa entsprechend dem Zwischenraum der beiden ersteren, und an der Linie D einen schmalen undeutlich getrennten Nebenstreifen (Hermann). Das CO- und NO-Hämoglobin haben zwei

*) Da es bei den Absorptionen, ähnlich wie bei den Drehungen der Polarisationsebene (s. oben p. 18) nur auf die Anzahl der hinter einander vom Lichte durchlaufenen Molecüle ankommt, so ergiebt sich die „wirksame Schicht" aus dem Product von absoluter Schichtdicke und Concentration; so dass der Effect z. B. genau der gleiche bleibt, wenn man bei doppelter Concentration die halbe absolute Schichtdicke nimmt.

Streifen, die mit denen des O-Hämoglobins identisch sind (beim CO ein wenig verschoben).

Um die Absorptionsstreifen zu sehen, hat man nur auf irgend eine Weise ein Spectrum herzustellen, und dann die Blutschicht irgendwie in den Weg der Strahlen zu bringen, z. B. zwischen Licht und Spalt, oder zwischen Spalt uud Prisma, oder zwischen Prisma und Auge. Der gewöhnliche Spectralapparat hat ein mit einem Spalt endendes Rohr vor der einen Fläche des Prismenwinkels und ein Fernrohr vor der anderen; das Blut wird in einem planparallelen Gefäss zwischen Spalt und Licht gebracht. Bei beständiger Vermehrung der Schichtdicke oder der Concentration breiten sich die Absorptionen immer mehr aus und laufen zusammen, zuerst die beiden Absorptionsstreifen des Oxyhämoglobins untereinander, dann diese mit der Absorption im Blau, zuletzt verschwindet selbst das rothe Licht. Fig. 1

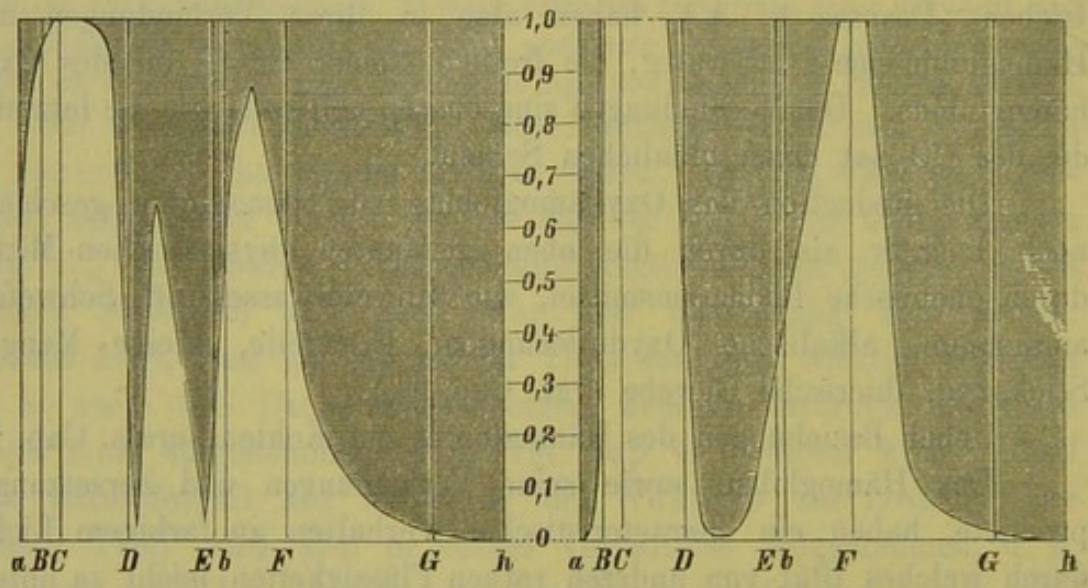


Fig. 1.
Spectrale Absorption des Oxyhämoglobins und des reducirten Hämoglobins (nach Rollett).

stellt dies Verhalten, links für Oxyhämoglobin, rechts für reducirtes, leicht verständlich dar; die verticalen Linien sind die Fraunhofer'schen, die horizontalen Mittelstriche zeigen die Zunahme der wirksamen Schicht (vgl. p. 49. Anm.) an, und die von der betr. Horizontale geschnittenen Theile der dunklen Felder bezeichnen die Breite der entsprechenden Absorptionsstreifen. Bringt man eine verdünnte Blutlösung in einem keilförmigen Gefäss, das nach unten zu breiter wird, vor den Spectralapparat, so sieht man die Figur ohne Weiteres. — In Fig. 2 stellt das Spec-

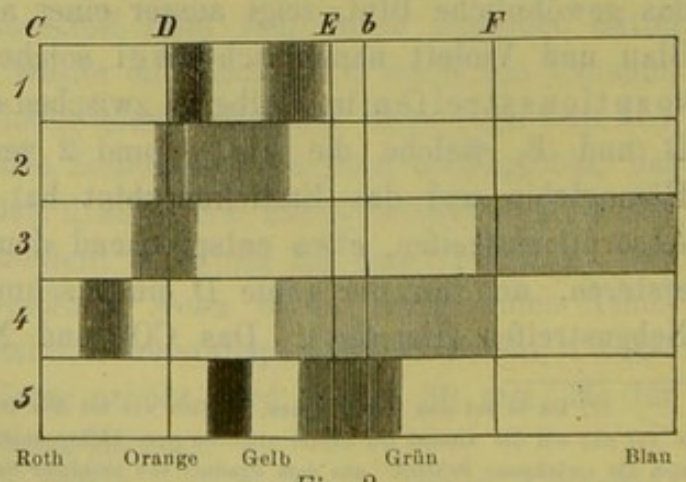


Fig. 2.
Absorptionsspectra: 1 des Oxy-Hämoglobins, 2 des reducirten Hämoglobins, 3 des Hämatins in alkalischer Lösung, 4 des Hämatins in saurer Lösung, 6 des Hämochromogens.

trum 1 die Absorptionsstreifen des Oxyhämoglobins und das Spectrum 2 denjenigendes reducirten Hämoglobins bei mittlerer wirksamer Schicht dar.

Quantitative Bestimmungen der Absorption für eine bestimmte am Spectralapparat eingestellte Farbe (des sog. Extinctionscoëfficienten) kann man ausführen, indem man einen Theil des Spaltes von der Lösung frei lässt, und auf anderen Wegen, z. B. durch Verengerung oder durch polarisatorische Verdunkelung, den entsprechenden Theil des Gesichtsfeldes in gleichem Grade verdunkelt, wie es die Lösung thut (Vierordt u. A.).

Das Hämoglobin ist sehr zersetzlich. Es zerfällt sehr leicht unter Auftreten eines anscheinend dem Globulin (s. unten) am nächsten stehenden Eiweisskörpers (der aber nicht wie Globulin durch Sauerstoff gelöst wird) und eines Farbstoffes, Hämatin. Dieser Zerfall wird bewirkt durch alle eiweisscoagulirenden und eiweissfällenden Einflüsse (Hitze, Alkohol, Mineralsäuren), ausserdem durch alle, auch die schwächsten Säuren (selbst Kohlensäure, bei Gegenwart von viel Wasser), endlich durch starke Alkalien.

Das gefärbte Spaltungsproduct des Hämoglobins, das Hämatin ($C_{32}H_{32}N_4FeO_4$ Nencki & Sieber), welches im Körper für sich nicht vorkommt, ist ein krystallinischer, getrocknet blauschwarzer, metallglänzender Farbstoff, in Wasser und Alkohol nicht löslich, wohl aber in wässrigen oder alkoholischen Säure- und Alkalilösungen, in welchen es jedoch Zersetzungen erleidet; die sauren Lösungen sind braun, die alkalischen dichroitisch: in dünnen Schichten grün, in dickeren roth. Wird eingetrocknetes Blut bei Gegenwart von etwas Kochsalz mit starker Essigsäure erhitzt, so entstehen beim Abkühlen rhombische Krystalle, was zur Erkennung von Blut benutzt wird (Teichmann's Häminkrystalle). Die Krystalle sind salzsaures Hämatin (Hoppe-Seyler), $C_{32}H_{30}N_4FeO_3HCl$.

Auch das Hämatin hat ein characteristisches Spectrum, welches jedoch in alkalischer und in saurer Lösung verschieden ist. In Fig. 2 ist bei 3 das erstere, bei 4 das letztere dargestellt. Es verbindet sich wie das Hämoglobin mit Stickoxyd, und das Stickoxyd-Hämoglobin geht durch Alkalien in Stickoxyd-Hämatin über (Linossier).

Bei der Zersetzung des Oxyhämoglobins durch Säuren wird der Sauerstoff nicht frei und kann auch nicht ausgepumpt werden: er wird also durch eins der Zersetzungsproducte fest chemisch gebunden (L. Meyer, Zuntz, Strassburg). Dasselbe ist der Fall bei der Zersetzung des O-Hämoglobins durch Hitze, und auch das CO- und NO-Hämoglobin zeigen dasselbe Verhalten (Hermann & Steger). Nach Hoppe Seyler geht im ersteren Falle nur die Hälfte des Sauerstoffs in eine feste Verbindung über, welche man direct erhält, wenn Hämo-

globin mit schwachen Säuren oder weniger eingreifenden Oxydationsmitteln behandelt wird: das Methämoglobin. Das Spectrum desselben stimmt mit dem der sauren Hämatinlösungen nahe überein. Durch Reduction geht das Methämoglobin in Hämoglobin über.

Andere Autoren (Jäderholm) halten das Methämoglobin für ein O-reicheres Peroxyhämoglobin, welches durch Reduction zunächst in Oxyhämoglobin und dann in Hämoglobin übergeht. Weitere Zersetzungsproducte des Hämoglobins sind:

Hämochromogen (Hoppe-Seyler), ein von Stokes zuerst durch Reduction von Hämatinlösungen erhaltener und als reducirtes Hämatin bezeichneter Farbstoff, mit zwei Absorptionsstreifen (bei 5, Fig. 2), welche denen des Oxyhämoglobins entfernt ähnlich sind, der dem Roth nähere ist ungemein schwarz; die Substanz geht bei Sauerstoffzutritt sofort in Hämatin über. Sie entsteht auch durch Spaltung des reducirten Hämoglobins durch Säuren, Hitze u. dgl. bei Luftabschluss. Das aus Muskeln gewonnene Myohämatin (Max Munn) ist Hämochromogen, durch Zersetzung von Hämoglobin entstanden (Levy).

Hämatoporphyrin (Hoppe-Seyler) oder *eisenfreies Hämatin* (Mulder) entsteht durch Einwirkung starker Mineralsäuren auf Hämatin, wobei Eisen als Oxydulsalz abgespalten wird (Scherer), oder durch Reduction saurer alkoholischer Hämatinlösungen. Seine Spectra in alkalischer und saurer Lösung haben eine grössere Anzahl Absorptionsstreifen. Nach neueren Untersuchungen (Nencki & Sieber) hat es die Zusammensetzung des Bilirubins (p. 33) $C_{16}H_{18}N_2O_3$, ist also diesem isomer.

Hydrobilirubin (oder *Urobilin* $C_{32}H_{40}N_4O_7$, vgl. p. 34) entsteht durch Reduction alkoholischer Hämatinlösungen mit Zinn und Salzsäure (Hoppe-Seyler).

Hämatoidin (Virchow), orangerothe rhombische Tafeln, welche im Organismus durch Zersetzung von in Organen eingeschlossenen Blutergüssen entstehen. Der Körper steht dem Bilirubin (p. 33) in seinen Eigenschaften sehr nahe oder ist mit ihm identisch (vgl. Cap. III. unter Galle).

Hämosiderin (E. Neumann), ein eisenhaltiges Pigment, welches in lebenden Geweben durch Zersetzung des Hämoglobins entsteht, während Hämatoidin sich im Innern der Blutergüsse bildet.

Nach den vorstehenden Angaben ist das Hämoglobin als eine Eiweissverbindnng des Hämatins zu betrachten, und verdankt wahrscheinlich letzterem Bestandtheil sein Krystallisationsvermögen. Jedoch wird immer wieder von Einzelnen behauptet, dass die Blutkrystalle entfärbt werden können und Globulinkrystalle seien, denen der Farbstoff anhaftet.

b. Die übrigen Bestandtheile der rothen Blutkörperchen.

1. Ein durch Kohlensäure fällbarer, durch Luftzuleitung sich wieder lösender Eiweisskörper, das Globulin.

Die Kerne der kernhaltigen Blutkörperchen (s. oben) enthalten eine mucinartige Substanz (Brunton) und Nuclein (Miescher).

2. Geringe Mengen in Aether löslicher Substanzen: Fette, Seifen, Cholesterin, Lecithin und dessen Zersetzungsproducte (Glycerinphosphorsäure etc,).

3. *Salze*, namentlich Kali- und Phosphorsäure-Verbindungen, wenig Chloride, sehr wenig oder gar kein Natron.

4. *Wasser*.

5. *Gase;* dieselben werden bei der Athmungslehre im Zusammenhang besprochen (Cap. II.).

3. Die farblosen Blutkörperchen und andre Formbestandtheile.

Neben den rothen enthält das Blut regelmässig auch eine viel geringere Zahl farbloser Blutkörperchen (Lymphkörperchen), kuglige kernhaltige Zellen, mit granulösem Inhalt und maulbeerförmiger Oberfläche, grösser als die rothen (etwa $^1/_{100}$ mm). Sie zeigen die grösste Aehnlichkeit mit den Zellen der Lymphe, von denen sie auch grossentheils herstammen. Diese (membranlosen) Zellen zeigen bei der Körpertemperatur lebhafte Bewegungen: Aussenden und Wiedereinziehen von Fortsätzen, wodurch fremde Körnchen in das Innere eindringen können, ferner Theilungen. Ihre chemischen Bestandtheile sind noch fast unbekannt, vermuthlich sind es, mit Ausnahme des Farbstoffs, nahezu die der rothen.

Die farblosen Körperchen senken sich weniger schnell als die rothen und finden sich daher vorzugsweise in der Speckhaut (p. 45). Beim Centrifugiren (p. 45) bilden sie, namentlich wenn die Gerinnung verhindert wird, eine Schicht zwischen dem rothen Theil und dem Plasma.

Die Zahl der farblosen Blutkörperchen ist ungemein schwankend; eins derselben kommt auf 350—600, ja 1200 rothe; im Milzvenenblut steigt ihre Zahl auf 1 : 70 (Hirt). Das defibrinirte Blut ist stets viel ärmer an farblosen Elementen als das ursprüngliche (A. Schmidt). Ueber die Beziehungen der farblosen Körper zur Blutgerinnung s. unten.

Ausserdem finden sich im Blute noch andere, weniger constante, morphologische Bestandtheile, z. B. feine Körnchen, ferner Plättchen (Blutplättchen, Bizzozero), und im Blute der Vögel, Amphibien und Fische kleine spindelförmige Elemente, deren Bedeutung noch zweifelhaft ist. Während die letztgenannten kernhaltige Zellen sind (Eberth), werden die Blutplättchen von Einigen als fibrinartige Ausscheidungen betrachtet (Löwit).

4. Das Blutplasma.

Das Plasma, welches man, wie schon erwähnt (p. 44), durch Senkung der Körperchen in abgekühltem Blut, sowie durch den Müller'schen Versuch gewinnen kann, reagirt alkalisch. Seine Bestandtheile sind mit Ausnahme des Fibrins zugleich die des Serums.

a. Die Blutgerinnung und das Fibrin.

Der Ablauf der Blutgerinnung im entleerten Blute ist oben schon im Allgemeinen geschildert worden. Er erfolgt bei Vögeln fast augenblicklich, bei Säugethieren langsamer, beim Pferde besonders langsam, nach 5—13 Minuten, beim Menschen nach 1—6 Minuten, beim Frosche noch langsamer als bei Säugern.

Beschleunigt wird die Gerinnung durch Wärme, sowie durch die Berührung mit rauhen Flächen, z. B. durch Schlagen. Umgekehrt bleibt auch das entleerte Blut unter Oel oder in feuchten Membranen lange flüssig (Freund); es scheint sich also wie eine übersättigte Lösung zu verhalten. Die Ursache, warum das circulirende Blut flüssig bleibt, kann nicht in diesem Umstande liegen, da es nach dem Tode in den Gefässen gerinnt, und ebenso im lebenden Körper da wo es in einem Gefässe stillsteht, z. B. nach Unterbindungen. Wahrscheinlich übt die Berührung mit der lebenden Gefässwand, welcher besonders beim Durchgang durch die Capillaren jedes Blutheilchen unterliegt, einen (bisher nicht näher erklärten) gerinnungshindernden Einfluss aus; auch in isolirten lebenden Gefässen, z. B. im pulsirenden Froschherzen, gerinnt das Blut nicht (Brücke).

Verhindert wird die Gerinnung, auch im entleerten Blute, durch Kälte, Zusatz von Alkalien oder alkalisch reagirenden Salzen; ferner durch eine aus den Mund- und Schlundtheilen des Blutegels extrahirbare Substanz (Haycraft). Auch gerinnt das entleerte Blut nicht, wenn dem lebenden Thiere Pepton injicirt worden ist (Schmidt-Mülheim) Fano), oder wenn grössere Blutmengen entzogen und nach Defibrinirung wieder eingespritzt worden sind (Lewaschew). Kann das Blut eines Thieres nur durch Herz und Lungen kreisen, so verliert es ebenfalls die Fähigkeit, zu gerinnen (Martin & Donaldson, Stolnikow, Pawlow). Endlich giebt es Menschen, sog. Bluter, deren Blut nicht gerinnt, so dass sie durch geringe Verletzungen in Lebensgefahr kommen (vgl. p. 45); diese Eigenschaft (Hämophilie) kommt erblich vor. — Das Blut jüngerer Embryonen gerinnt nicht (Boll).

Die Menge des sich abscheidenden Fibrins ist trotz des grossen Volums, welches es, namentlich anfangs, bei der Gerinnung einnimmt, sehr gering, und, selbst für verschiedene Proben desselben Blutes (S. Mayer), äusserst variabel; im Mittel beträgt sie etwa 0,2 pCt. des Blutes. Seitdem es gelungen ist, aus gewissen, aus Plasma und anderen thierischen Flüssigkeiten darstellbaren Eiweisskörpern, den Fibringeneratoren, eine Fibrincoagulation künstlich herbeizuführen,

wird angenommen, dass das Fibrin nicht als solches im Blute präexistirt, sondern erst bei der Blutgerinnung sich bildet, und zwar unter der Einwirkung eines Fermentes, welches gleichzeitig entsteht (A. Schmidt).

Nach A. Schmidt giebt es zwei Fibringeneratoren, die fibrinogene und die fibrinoplastische Substanz. Dieselben sind auch in vielen anderen normalen und pathologischen Flüssigkeiten enthalten, z. B. in Lymphe, Chylus, Liquor pericardii, Hydroceleflüssigkeiten u. s. w.; die beiden ersteren bilden auch das Ferment, coaguliren also spontan, aber langsamer als Blut; die übrigen bilden kein Ferment, gerinnen daher nur auf Zusatz desselben oder Blutzusatz. — Die fibrinogene und fibrinoplastische Substanz stehen dem Globulin am nächten; aus ihrer natürlichen Lösung im Plasma gewinnt man sie durch Zusatz von Wasser und Einleiten von Kohlensäure; die fibrinoplastische Substanz fällt zuerst aus und reisst Ferment mechanisch mit nieder. Beide sind in Alkalien, auch in Säuren, Salzlösungen löslich und lösen sich in Wasser bei Einleitung von Sauerstoff. Sie unterscheiden sich hauptsächlich dadurch, dass das Fibrinogen in der Salzlösung schon bei 55—60° gerinnt, die fibrinoplastische Substanz erst bei 75°. Das Ferment erhält man durch Ausfällen des Blutes mit Alkohol und Extrahiren des nach längerer Zeit (damit nicht fibrinoplastische Substanz mit in Lösung gehe) abfiltrirten Niederschlags mit Wasser; unmittelbar aus der Ader in Alkohol einströmendes Blut liefert kein Ferment. Die fibrinogene und fibrinoplastische Substanz liefern beim Zusammenfügen ihrer Lösungen bei Gegenwart des Ferments das Fibrin als anfangs gelatinöse, später sich zusammenziehende Ausscheidung; die Menge beider Substanzen ist von Einfluss auf die Menge des Fibrins, jedoch in einer noch nicht völlig übersehbaren Weise; die Menge des Ferments ist nur für die Geschwindigkeit der Ausscheidung von Bedeutung. Das Serum enthält noch überschüssige fibrinoplastische Substanz (Rind 0,7—0,8, Pferd 0,3—0,6 pCt.). Gegenwart von unkrystallisirtem Hämoglobin, Kohle, Platin etc. beschleunigt die Fibrinbildung, wenn im Uebrigen alle Bedingungen erfüllt sind. Werden die Lösungen der Fibringeneratoren und des Fermentes vor der Vereinigung durch Wasserstoff O-frei gemacht, so bildet sich kein Fibrin. Sind die Lösungen der Fibringeneratoren durch Diffusion salzfrei gemacht, so liefern sie unter der Einwirkung des Ferments keine Fibrinausscheidung, sondern ein lösliches Zwischenproduct.

Die angeführten Thatsachen liefern noch keineswegs eine befriedigende Erklärung der Blutgerinnung und des verhindernden Einflusses der oben angeführten Umstände. Namentlich ist die Bildung des Fermentes im entleerten Blute sehr dunkel. Manche suchen seine Quelle in der Zerstörung der farblosen Blutkörperchen, welche bei der Gerinnung stark abnehmen (A. Schmidt): indess lässt sich auch aus centrifugirtem Plasma, ferner durch Extraction drüsiger Organe, Ferment gewinnen (Wooldridge); die letzteren Extracte können in den Gefässen lebender Thiere Gerinnung bewirken. Neuerdings wird eine Beziehung des Ferments zum Lecithin behauptet.

Die Angabe (Heynsius), dass auch die (ausgewaschenen) Blutkörperchen Fibrin liefern, wird bestritten; nach Andern (Landois) ist dies „Stromafibrin“ vom „Plasmafibrin“ verschieden.

Eine neuere Theorie (Freund), nach welcher die Gerinnung auf der Ausfäl-

lung von Kalkphosphat beruhe, indem das Plasma Kalk, die Blutkörperchen Phosphorsäure hergeben, und der Niederschlag durch Adhäsion wie ein Fremdkörper Fibrin zur Abscheidung bringe, hat mannigfachen Widerspruch erfahren.

Die Blutgerinnung kann als eine Erscheinung des Absterbens des Blutes bezeichnet werden, und ist wahrscheinlich nur ein Theil complicirterer, grösstentheils noch unbekannter Veränderungen. Auf solche deutet die Thatsache, dass die alkalische Reaction des Blutes bis zur Gerinnung beständig abnimmt (Pflüger & Zuntz), also eine Säurebildung stattfindet. Zugleich finden gewisse Aenderungen im Gasgehalt statt (s. Cap. II.). Auf tiefere chemische Umsetzungen deutet auch die geringe bei der Gerinnung beobachtete Wärmebildung (Schiffer), für deren Erklärung die Aenderung des Aggregatzustandes bei der geringen Menge des Fibrins wohl kaum ausreicht. Auf galvanische Vorgänge beim Absterben des Blutes deuten die bei Gelegenheit des Muskelstroms zu erwähnenden Ströme bluthaltiger Froschdrüsen.

b. Die übrigen Bestandtheile des Plasma (Bestandtheile des Serum).

1. *Andere Eiweisskörper*, d. h. solche, welche auch im Serum enthalten sind. Die Hauptmasse (über 6—7 pCt. des Plasma) bildet das gewöhnliche Albumin. Nach Ausfällung desselben durch Hitze liefern Essigsäure und (nach Verdünnen mit Wasser) Kohlensäure weitere Eiweissfällungen, welche man neuerdings als Serumglobulin bezeichnet (etwa 0,5—1 pCt.).

Die letztere Substanz ist identisch mit der fibrinoplastischen Substanz von Schmidt, welche bei der Gerinnung nicht völlig verbraucht wird. Von anderen Globulinen unterscheidet sie sich hauptsächlich durch ihre hohe Gerinnungstemperatur in neutralen Lösungen (75°). Sie wurde früher auch als Paraglobulin Serumcasein etc. bezeichnet.

2. *Kreatin*, *Sarkin*, *Harnstoff*, *Carbaminsäure* (?), zuweilen auch *Hippursäure*, sämmtlich in sehr geringer Menge (sogenannte Extractivstoffe).

3. *Traubenzucker*, in geringer und nach dem Orte verschiedener Menge (Näheres s. bei der Lehre vom Leberzucker, Cap. IV.).

4. *Fette*, *Fettsäuren*, *Cholesterin*, *Lecithin*, die Fette theils mittels der Seifen gelöst, theils emulgirt, ebenfalls nur in geringer, übrigens schwankender Menge (0,1—0,2 pCt.).

5. Ein, jeder Blutart eigenthümlicher *Riechstoff*.

6. Ein gelber *Farbstoff*.

7. *Salze*, und zwar vorwiegend Natriumsalze, Chloride und Carbonate, also besonders Kochsalz und Natriumcarbonat.

8. *Wasser*.

9. *Gase*; dieselben werden bei der Athmungslehre besprochen (Cap. II.).

Die alkalische Reaction des Serums ist nur etwa halb so stark wie die des

Gesammtblutes, also (vgl. p. 43) entsprechend einer 0,1—0,2procent. Sodalösung (Zuntz). Das spec. Gewicht des Serums ist bedeutend kleiner als das des Gesammtblutes (1,028 Arronet; vgl. p. 43).

5. Quantitative Zusammensetzung und Menge des Blutes.

Das Verhältniss der Blutkörperchen zum Plasma ist dem Gewichte nach nur schwer auf Umwegen zu bestimmen (über Schätzungen des Volumverhältnisses s. oben p. 47). Die angegebenen Zahlen schwanken von 53 : 47 bis 33 : 67. Die Analysen des Plasma für sich sind genauer, als die der Körperchen für sich, weil man zwar leicht Plasma (oder Serum) ohne Körperchen, aber kaum Körperchen ohne Serum gewinnen kann.

Als Beispiel mögen folgende Analysen venösen Blutes dienen (aus Hoppe-Seyler's Laboratorium:

		Pferd	Hund
In 100 Th. Blut	Körperchen	32,6	38,3
	Plasma	67,4	61,7
In 100 Th. Körperchen	Feste Stoffe	43,5	—
	Wasser	56,5	—
In 100 Th. Plasma	Feste Stoffe	9,2	7,9
	Fibrin	1,0	0,2
	Albumin	7,8	6,1
	Fette	0,1	0,2
	Extractivstoffe	0,4	0,4
	Lösliche Salze	0,6	0,8
	Unlösl. Salze	0,2	0,2
	Wasser	90,8	92,1

Der Hämoglobingehalt des Blutes wird für den Hund zu 13,8, für den Menschen beim Manne zu 13,8, beim Weibe zu 12,6 auf 100 Gewichtstheile Blut angegeben (Preyer, Otto).

Man unterscheidet zwei Arten von Blut, das hellrothe arterielle und das dunkelrothe venöse Blut; das Wesentliche ihres Unterschiedes wird bei der Athmung angegeben. Während das arterielle Blut überall im Körper die gleiche Zusammensetzung besitzt, ist das venöse Blut verschieden zusammengesetzt, je nach dem Organe, aus dem es herauskommt. Auch diese Unterschiede werden später erörtert werden.

Die Menge des Blutes bestimmt man am besten (Welcker-Heidenhain), indem man das freiwillig ausfliessende Blut des enthaupteten Körpers auffängt, und den in den Gefässen bleibenden Rest durch Ausspritzen der Gefässe und Auslaugen des zerstückelten Körpers mit Wasser gewinnt; der Blutgehalt des Spülwassers wird ermittelt durch Verdünnen einer gemessenen Blutprobe bis zu gleicher Färbung mit dem Spülwasser. Das Hämoglobin der Muskeln muss in Abzug ge-

bracht werden. Der Blutgehalt einzelner Glieder kann nach Abtrennung in gefrorenem Zustande, oder plötzlicher Abbindung intra vitam, bestimmt werden.

Am lebenden Thiere kann man die Blutmenge bestimmen, wenn man eine gemessene Menge Kohlenoxydgas einathmen lässt, und vor- und nachher eine Blutprobe entzieht; das Absorptionsvermögen für Sauerstoff ist in der zweiten Probe vermindert (vgl. p. 49); aus der Grösse der Verminderung lässt sich die Blutmenge berechnen (Gréhant & Quinquaud).

Die Blutmenge ist beim Menschen zu 7—8 pCt. des Körpergewichts bestimmt worden (Bischoff, von Anderen bis 12,5 pCt.). Beim Hunde beträgt sie 8—9 pCt., beim Kaninchen weniger. Bei letzterem enthalten die Muskeln nur 2,5, die Eingeweide 20,9 pCt. Blut (J. Ranke). Dass neugeborene Thiere und Menschen wesentlich blutärmer seien, als erwachsene, wird bestritten.

Durch Entziehung (Aderlass) und Einspritzung (Transfusion) kann die Blutmenge erheblich verändert werden. Bemerkenswerth ist, dass jedes Thier im Allgemeinen nur das Blut seiner eigenen Art in seinen Gefässen verträgt; Transfusion fremdartigen Blutes bewirkt tödtliche Erkrankung. Die wesentliche Ursache der letzteren liegt in schneller Zerstörung der fremden Blutkörper, deren Farbstoff durch die Nieren (die sich dabei entzünden) in den Harn übergeht, und deren klebrige Reste Kreislaufsstörungen bewirken (Panum u. A.). Ein Hund wird getödtet durch 2 p. mille seines Gewichtes Schweine- oder Kalbsblut, 12 p. mille Lammblut, 20—25 p. mille Hühnerblut (Ponfick). Ueber Kochsalztransfusion s. sub 6.

6. Allgemeine Bedeutung des Blutes.

Das Blut kreist beständig durch alle Organe des Körpers und steht mit denselben in lebhaftem Stoffaustausch. Im Allgemeinen kann ein Organ auf keinem anderen Wege Stoffe aufnehmen und ausgeben als aus dem Blute und an das Blut. Das letztere ist daher der Vermittler des ganzen Stoffverkehrs zwischen den Organen, und hierin, nicht etwa in eigener Vollziehung chemischer Umsetzungen, welche noch nie mit Sicherheit nachgewiesen werden konnte, liegt seine Bedeutung. Die Einfuhr und Ausfuhr von Stoffen vollzieht auch der Gesammtorganismus so, dass das Blut diese Stoffe in gewissen Organen von aussen empfängt oder nach aussen abgiebt. Besonders klar ist die stofftransportirende Rolle des Blutes bei der Athmung erwiesen.

Ausser seiner ernährenden hat das Blut auch eine rein mechanische

Bedeutung. Es kann daher für gewisse Zeit zum Theil durch andere indifferente Flüssigkeiten, namentlich körperwarme 0,6procentige Kochsalzlösung ersetzt werden, was bei grossen Blutverlusten von practischer Wichtigkeit ist. Bei mässiger Injectionsgeschwindigkeit (bis 3 ccm pro Kilo Thier in der Minute, Dastre & Loye) können grosse Mengen dieser Lösung (bis zu $^2/_3$ des Körpergewichts) in die Venen eintreten, da dieselbe schnell wieder ausgeschieden wird (vgl. unten sub 9 b.)

B. Die Blutbewegung.

1. Allgemeine Uebersicht der Blutbewegung.

Geschichtliches. Obwohl schon den Alten die Communication der Blutgefässe mit dem Herzen, der Klappenmechanismus des letzteren, der Synchronismus des Arterienpulses mit dem Herzstoss bekannt war, stand der Erkenntniss des Blutkreislaufs vor Allem der fundamentale Irrthum im Wege, dass die Arterien lufthaltig seien. Dieser Luftgehalt, zu dessen Annahme ohne Zweifel die Blutleere der Arterien in der Leiche geführt hatte, wurde von den Lungen, durch die Lungenvenen und das linke Herz, hergeleitet. Man nahm daher an, dass das Herz durch die Venen Blut, durch die Arterien Luft (Pneuma) in die Organe entsende; das durch die Venen wegströmende Blut liess man nach jedem Herzschlage auf demselben Wege zurückkehren. Der Alexandriner Herophilus (um 300 v. Chr.) nahm jedoch in den Arterien eine Mischung von Blut und Pneuma an, und sein Zeitgenosse Erasistratus ahnte die peripherische Communication der Arterien und Venen. Erst Galen (131—201 n. Chr.) bewies den Blutgehalt der Arterien, den er aber ebenfalls als mit Pneuma vermischt angenommen zu haben scheint, erkannte also den grossen Kreislauf im Wesentlichen richtig (ob er der erste gewesen ist, welcher dem Venenblut die ausschliessliche Richtung nach dem Herzen hin zuschrieb, ist zweifelhaft). Anstatt aber aus dem rechten Herzen das Blut in die Lunge strömen zu lassen, nahm er an, dass die noch brauchbaren Theile desselben durch die Herzscheidewand in das linke Herz übertreten, der unbrauchbare „Russ“ aber durch die Lungenarterie den Lungen zugeführt und dort exhalirt werde, während „Pneuma“ aus diesen durch die Lungenvenen ins linke Herz gehe, um sich mit dem Blute zu mischen. Diese Anschauung erhielt sich das ganze Mittelalter hindurch. Erst Vesal und seine Zeitgenossen (16. Jahrhundert) sahen ein, dass die Herzscheidewand vollkommen undurchgängig ist, und darauf hin, und nachdem die Entdeckung der Venenklappen (Cannani 1546, Fabricius ab Aquapendente 1574) den Weg des Venenblutes zum Herzen hin über allen Zweifel erhoben hatte, begannen Einzelne, wie Mich. Serveto (1509—1553), Realdo Colombo († 1559), Andr. Cesalpino (1519—1603) den Weg des Blutes vom rechten Herzen durch die Lungen in das linke Herz zu lehren, aber in unvollkommener und unrichtiger Weise, indem immer noch die Lungenvenen, das linke Herz und selbst die Arterien neben dem Blute etwas anderes, an das Pneuma Erinnerndes enthalten; auch sonst waren über die Functionen der Arterien vielfache Irrthümer verbreitet; man hielt ihren Puls für activ und liess sie in den feinsten Zweigen Russ ausscheiden und Luft aufnehmen. William Harvey (1578—1658) war es vorbehalten, die grosse

Wahrheit zu erkennen und in einer kurzen classischen Schrift (Exercitatio anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus. Francofurti 1628) unwiderleglich zu beweisen. Anatomisch wurde der peripherische Zusammenhang der Arterien und Venen erst nach 1660 durch Injectionen und das Microscop nachgewiesen (de Marchettis, Blankaard, Ruysch), und durch die microscopische Beobachtung des Capillar-Kreislaufs in Lunge und Gekröse des Frosches (Malpighi 1661) und am Warmblüter (Cowper 1697) vollends erkannt.

Schon oben (p. 43) ist angegeben, dass das Blut aus Arterien in starkem Strahl, d. h. unter hohem Druck, aus Venen ohne Druckerscheinungen ausfliesst, was darauf deutet, dass die Arterien unter unmittelbarer Einwirkung einer Triebkraft stehen. Oeffnet man eine Arterie, so strömt das Blut meist nur aus ihrem centralen, dem Herzen näheren Ende aus, comprimirt man eine Arterie, so schwillt das centrale Stück an, das peripherische ab (wenn nicht collaterale Verbindungen in der Nähe sind), und in allen peripherischer gelegenen Zweigen desselben steht das Blut still, und fliesst bei Verletzungen nicht aus. In den Arterien strömt also das Blut beständig unter dem Drucke des Herzens nach den feineren Aesten und Zweigen und nach den Capillaren. Umgekehrt ist es bei den Venen; hier fliesst das Blut aus dem peripherischen Ende aus, und bei localer Compression schwillt das peripherische Stück an, das centrale ab, und in letzterem steht das Blut still. In den Venen strömt also das Blut von den Capillaren nach den Zweigen und Stämmen und so zum Herzen. Diese Sätze gelten sowohl für das Körper- als für das Lungengefässsystem.

Da nun die Körpervenen durch die rechte Herzhälfte mit den Lungenarterien, und die Lungenvenen durch die linke Herzhälfte mit den Körperarterien communiciren, so vollzieht das Blut unaufhörlich einen einzigen Kreislauf, in welchem jedes Bluttheilchen abwechselnd Capillaren des Körpers und Capillaren der Lunge passiren muss.

Das Blut hat hellrothe, arterielle Beschaffenheit in den Lungenvenen, in der linken Herzhälfte und in den Körperarterien, dunkelrothe, venöse Beschaffenheit in den Körpervenen, in der rechten Herzhälfte und in den Lungenarterien. Die Verwandlung arteriellen Blutes in venöses geschieht also in den Körpercapillaren, der umgekehrte Process in den Lungencapillaren.

Wird das Herz abgebunden oder zum Stillstand gebracht, so steht alsbald das Blut in allen Theilen des Gefässsystems still, nachdem die vorhandenen Spannungsunterschiede sich durch die Elasticität

der Gefässwände ausgeglichen haben. Die Herzbewegung ist also die Triebkraft, welche den Kreislauf unterhält.

Der Kreislauf zerfällt nach dem Gesagten in eine arterielle und eine venöse Abtheilung. Bei den höheren Wirbelthieren ist in jede dieser beiden Abtheilungen eine Herzhälfte als Triebkraft eingeschaltet, die linke in die arterielle, die rechte in die venöse Bahn. Eine Communication beider Herzhälften findet nicht statt. Obwohl hiernach die ganze Blutbewegung ein einziger Kreislauf ist, wird doch oft missbräuchlich der Abschnitt vom linken Herzen durch die Körpercapillaren zum rechten Herzen als grosser oder Körper-Kreislauf, der andere als kleiner oder Lungen-Kreislauf bezeichnet. — Ein Theil des Körpervenenblutes, nämlich das aus den Capillaren des Magens, des Darmes und der Milz kommende, vereinigt sich in einem Venenstamm (Pfortader), welcher nicht ohne Weiteres zum rechten Herzen geht, sondern sich erst, wie eine Arterie, zu einem zweiten Capillarsystem in der Leber verzweigt; erst aus diesem gelangt das Blut in die direct zum Herzen führenden Venen; auch dieser Abschnitt des Gefässsystems wird missbräuchlich als Pfortader-Kreislauf bezeichnet. Fig 3 stellt den Kreislauf der Säugethiere und Vögel schematisch dar.

Bei den Fischen existirt nur ein der rechten Herzhälfte der Säuger entsprechendes venöses Herz (s. Fig. 4); die Kiemenvenen gehen direct in die Körperarterien über.

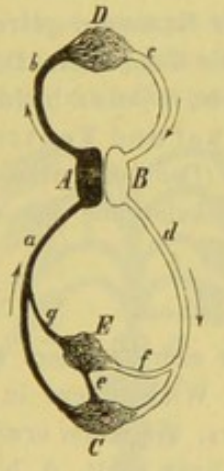


Fig. 3.

Schema des Säugethierkreislaufs. *A* rechtes oder venöses Herz. *B* linkes oder arterielles Herz. *C* Körpercapillaren. *D* Lungencapillaren. *a* Körpervenen. *b* Lungenarterien. *c* Lungenvenen. *d* Körperarterien. *e* Pfortader. *f* Leberarterie. *E* Lebercapillaren. *g* Lebervenen.

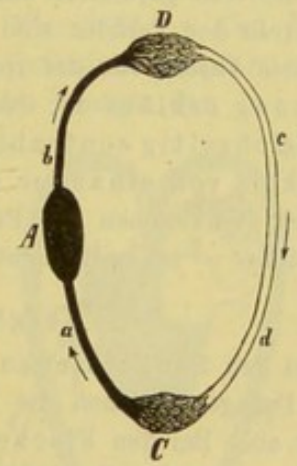


Fig. 4.

Schema des Fischkreislaufs. *A* Herz. *C* Körpercapillaren. *D* Kiemencapillaren. *a* Körpervenen. *b* Kiemenarterien. *c d* Kiemenvenen und Körperarterien.

In Fig. 3—8 ist durchweg venöser Inhalt der Gefässe schwarz, arterieller weiss bezeichnet.

2. Die Herzbewegung.

a. Der Bau des Herzens.

Das Herz besteht aus zwei vollständig getrennten, übereinstimmend gebauten musculösen Hohlorganen, deren jedes durch rhythmische

Zusammenziehungen und ventilartige Vorrichtungen seinen Inhalt in bestimmter Richtung durch sich selbst hindurchbefördert. Die rechte Herzhälfte ist, wie aus der allgemeinen Uebersicht hervorgeht, in die venöse, die linke in die arterielle Hälfte des Blutkreislaufs eingeschaltet; jene befördert das aus dem Körper kommende, durch die Hohlvenen einströmende Blut in die Lungenarterie, diese das aus den Lungen durch die Lungenvenen zurückkehrende in die Aorta. Jede Herzhälfte besteht aus einer dünnwandigen Vorkammer (Vorhof, Atrium), welche das einströmende Blut zunächst aufnimmt, und einer dickwandigen Kammer (Ventrikel), welche es in die Arterie presst.

Die Muskelfasern, welche den grössten Theil der Herzwand bilden, sind, obgleich dem Willen gänzlich entzogen, quergestreift, und, abweichend von fast allen übrigen, verzweigt und untereinander netzartig zusammenhängend. Jede Faser besteht aus einer grossen Anzahl aneinandergereihter Muskelzellen, deren Grenzen an den Herzen verschiedener Thiere bald mehr, bald weniger deutlich sind. Die Fasern bilden mehrfache, verschieden gerichtete, zum Theil spiralig gewundene Schichten: die der Ventrikel entspringen von den faserknorpeligen Ringen an den Vorhofsgrenzen und setzen sich theils ebendaselbst wieder an, theils nachdem sie sich in die Mm. papillares umgeschlagen, an die Chordae tendineae der Klappen. Die Muskeln der Vorhöfe sind völlig von denen der Kammern getrennt; dagegen gehen viele Fasern von der rechten Herzhälfte auf die linke über. Diese Muskelanordnung erklärt es, dass stets beide Vorhöfe oder beide Ventrikel sich gleichzeitig contrahiren, während Vorhof und Ventrikel in ihrer Thätigkeit von einander unabhängig sind. (Das von pathologischer Seite behauptete Vorkommen von Pulsationen eines Ventrikels ohne den andern — sog. Hemisystolie — ist noch nicht genügend aufgeklärt.)

Vergleichend Anatomisches.

Bei den Säugethieren und Vögeln verhält sich das Herz wie beim Menschen. Dagegen weichen die Herzen der niederen Wirbelthiere in mannigfacher Hinsicht ab. Bei den Fischen entspricht das Herz, wie schon erwähnt, lediglich der rechten, venösen Herzhälfte des Menschen; die linke fehlt, d. h. das aus dem Athmungsorgane (Kiemen) zurückkehrende arterielle Blut geht direct in die Körperarterien über: die Kiemenvenen verbinden sich zu den beiden Aortae descendentes, welche sich weiter unten vereinigen. Ein ganz ähnlicher Zustand findet sich bei den Larven der Amphibien, und bei den höheren Wirbelthieren in der Embryonalzeit (vgl. Cap. XIV.). Das Fischherz besteht aus einer Vorkammer mit Herzohr und einer Kammer; die Körpervenen münden aber in erstere nicht direct, sondern in einen selbstständig pulsirenden Venensinus. Auch geht die Aorta, welche die Kiemenarterien liefert, nicht direct aus der Kammer, sondern aus einem selbstständig pulsirenden Arterienbulbus hervor (vgl. Fig. 5).

Complicirter ist das Verhalten bei den Amphibien. Während bei den Fischen das Blut bei jedem Umlauf einmal das Athmungsorgan passiren muss und die Arterien rein arterielles Blut enthalten, findet bei den Amphibien nur eine partielle Athmung statt, d. h. die Lungenarterien sind Aeste der Aorta, so dass

bei jedem Umlauf nur ein Theil des Blutes die Lungen passirt. Das arterielle Lungenvenenblut gelangt in einen linken Vorhof, beide Vorhöfe senden ihr Blut in eine gemeinsame Kammer, aus welcher (mittels eines Bulbus wie bei den Fischen) die beiden Aortenbögen hervorgehen. Kammer und Arterien, mit Einschluss der Lungenarterien, führen also ein Gemisch von arteriellem und venösem Blut; rein arterielles Blut enthalten nur Lungenvenen und linker Vorhof, rein venöses die Körpervenen. der Venensinus und der rechte Vorhof. Bei den höheren Amphibien, besonders den ungeschwänzten Batrachiern, bildet sich im Aortenbulbus eine longitudinale Scheidewand aus, welche so liegt, dass die Lungenarterien vorzugsweise das aus der rechten Vorkammer in die Kammer einströmende, also rein venöses Blut aufnehmen, wodurch die Partialathmung ergiebiger wird. Noch weiter geht in dieser Hinsicht der Kreislauf der Reptilien, bei welchen die Bulbusscheidewand sich, wenn auch unvollkommen, in die Kammer hinein fortsetzt, so dass ähnlich wie bei den Warmblütern, zwei Kammern existiren; die rechte, vorzugsweise venöses Blut enthaltende, speist jetzt die Lungenarterien, ausserdem aber in der Regel den linken Aortenbogen, während der rechte, mit der linken Kammer communicirende Aortenbogen vorzugsweise arterielles Blut empfängt, die Aorta also gemischtes. Der Uebergang aus dieser Anordnung zu der der Vögel besteht einfach darin, dass die Scheidewand vollkommen wird und der linke Aortenbogen vergeht. Bei Säugethieren entspricht der bleibende Aortenbogen dem linken, der hier aber mit dem linken Ventrikel communicirt. Ueber die Beziehung der Aortenbögen zu den Kiemengefässen und deren embryonale Umwandlung beim Warmblüter s. Cap. XIV.

Die folgenden vier Schemata, in welchen venöser Gefässinhalt schwarz, arterieller weiss, gemischter schraffirt angedeutet ist, stellen das Gesagte dar.

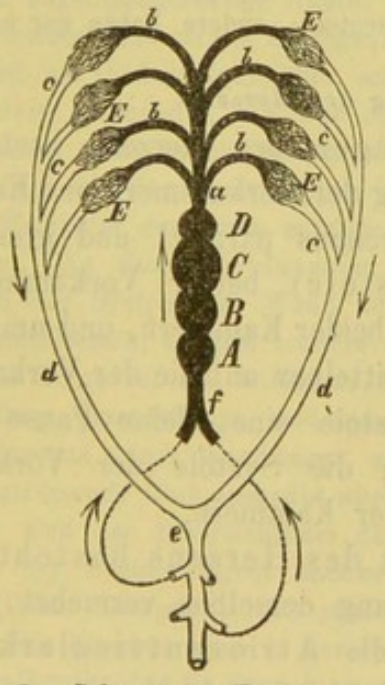


Fig. 5. Schema des Fischherzens.

A Venensinus. *B* Vorkammer. *C* Kammer. *D* Aortenbulbus. *a* Aorta ascendens. *bbb* Kiemenarterien. *EE* Kiemencapillaren. *ccc* Kiemenvenen. *d* Absteigende Aorten, bei *e* vereinigt. *f* Körpervenen.

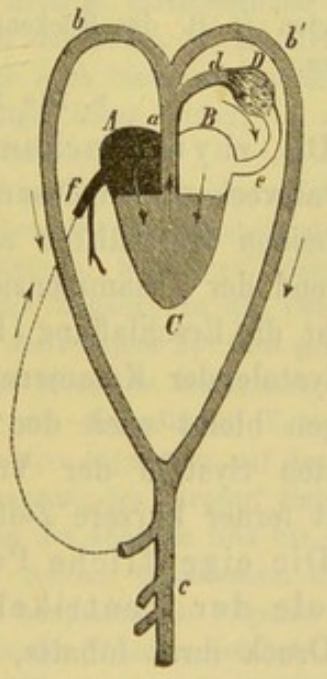


Fig. 6. Schema des Herzens geschwänzter Amphibien.

A Rechter Vorhof. *B* Linker Vorhof. *C* Kammer. *a* Aorta ascendens. *b* rechter Aortenbogen. *b'* linker Aortenbogen. *c* Aorta descendens. *d* Lungenarterien. *D* Lungencapillaren. *e* Lungenvenen. *f* Körpervenen.

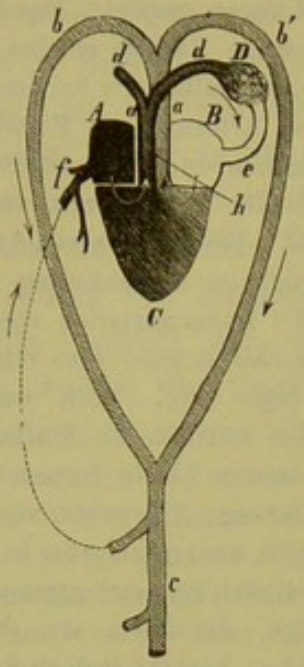


Fig. 7. Schema des Herzens der ungeschwänzten Batrachier.

Bezeichnungen wie Fig. 6; *h* Scheidewand des Bulbus aortae, welche das Blut des rechten Vorhofs vorzugsweise in die Lungenarterie leitet.

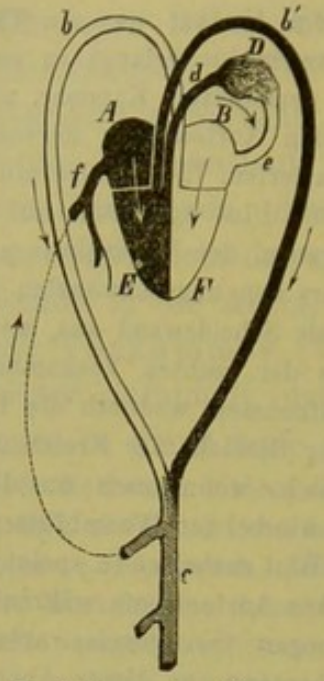


Fig. 8. Schema des Herzens der beschuppten Amphibien.

E Rechte Kammer. *F* Linke Kammer. Uebrige Bezeichnungen wie Fig. 6.

Bei den Wirbellosen, wo meist kein abgeschlossenes Gefässsystem existirt, kommt ein eigentliches Herz mit Kammern und Vorkammern nur in wenigen Abtheilungen vor; in anderen ist nur ein offener, mit Klappen versehener Schlauch vorhanden (z. B. das Rückengefäss der Insecten); andere haben gar nichts dergleichen.

b. Die Pumpwirkung des Herzens.

Die rhythmischen Bewegungen des Herzens bestehen in einer abwechselnden Zusammenziehung der Vorkammern und Kammern. Die beiden Herzhälften arbeiten durchaus parallel und gleichzeitig. Während der Zusammenziehung (Systole) beider Vorkammern geschieht die Erschlaffung (Diastole) beider Kammern, und umgekehrt; die Systole der Kammern folgt unmittelbar auf die der Vorkammern; dagegen bleibt nach der Kammersystole eine kleine Pause bis zur nächsten Systole der Vorkammern; die Systole der Vorkammern dauert ferner kürzere Zeit, als die der Kammern.

Die eigentliche Pumparbeit des Herzens besteht in der Systole der Ventrikel; der Anfang derselben vermehrt plötzlich den Druck ihres Inhalts, wodurch die Atrioventricularklappen sich schliessen. Der Klappenverschluss wird durch die gleichzeitige Contraction der Papillarmuskeln noch befestigt, und die Zusammenziehung der Kammern presst nun deren ganzen Inhalt mit grosser Kraft in die Arterien (Aorta und Pulmonalis). Sowie die Systole

aufhört, verschliesst der hohe Druck in den Anfängen der Arterien die Semilunarklappen, so dass ein Rücktritt des Blutes in die erschlafften Ventrikel unmöglich ist. Ueber den Grad der Entleerung der Kammern s. unten sub 3h.

Die Atrioventricularklappen, rechts die Tricuspidalis, links die Bicuspidalis oder Mitralis, bestehen aus 3 resp. 2 häutigen Platten, die mit breiter Basis an den Wänden der Grenzöffnung angewachsen, mit ihren freien Rändern und ihrer Ventrikeloberfläche durch die Chordae tendineae an den Mm. papillares und der Ventrikelwand befestigt sind. In der Ruhe liegen sie im leeren Herzen der Ventrikelwand an; im gefüllten flottiren sie wahrscheinlich im Blute. Sobald aber im Ventrikel ein höherer Druck herrscht als im Vorhof, treibt sie der Rückstrom nach oben, bläht sie auf, und da ihr Umschlagen in den Vorhof durch die Chordae verhindert ist, so werden ihre Vorhofsflächen längs der inneren Ränder aneinander gepresst, so dass ein vollständiger Verschluss zu Stande kommt. Auch den im Basaltheil der Klappen befindlichen Muskelfasern wird ein Antheil am Klappenschluss zugeschrieben (Paladino). Nur am contrahirten oder todtenstarren Herzen ist der Klappenschluss vollständig (Krehl). — Die Bedeutung der Papillarmuskeln scheint wesentlich darin zu liegen (Hermann), dass sie die Annäherung zwischen Basis und Spitze des Ventrikels, welche die Chordae schlaff machen würde, durch ihre Verkürzung compensiren. Ausserdem tragen sie wohl zum völligen Verschwinden des Lumens, also zur vollständigen Entleerung der Kammern bei; Herzen, welche in heissen Alkohol geworfen sind, haben kein Lumen (Lutze).

Die Semilunarklappen sind je drei am Umfange des Arterieneingangs angeheftete wagentaschenartige Häute. Dem in die Arterien einströmenden Blute setzen sie keinen Widerstand entgegen. Sobald aber der Druck in den Arterien grösser wird, als in den Ventrikeln, schlagen sie sich nach innen und stossen mit ihren Rändern aneinander, die nun einen dreistrahligen Stern bilden; in dieser Lage bilden sie einen festen Verschluss gegen die Ventrikel.

Die Lage der Semilunarklappen in der Systole und ihr Verhalten zu den in den Sinus Valsalvae der Aorta entspringenden Coronararterien ist Gegenstand einer Controverse. Die Einen (Scaramuzzi, Thebesius, Brücke) behaupten, dass die Klappen in der Systole der Wand anliegen, also die Zugänge zu den Coronararterien verschliessen, so dass letztere erst während der Diastole mit Blut gespeist werden; die Folge sei ein leichteres Eindringen des Blutes in die Herzsubstanz (während ihrer Erschlaffung), und eine Ausdehnung des diastolischen Ventrikels durch Turgescenz seiner Wandungen, wodurch eine active Aspiration auf das vom Vorhof einströmende Blut ausgeübt würde („Selbststeuerung des Herzens" Brücke); auch lässt sich der Blutreichthum der Herzwand in der Diastole und die Blutarmuth in der Systole direct nachweisen (Klug). Andere (Hamberger, Hyrtl, Rüdinger, Oehl, Ceradini u. A.) erheben hiergegen hauptsächlich folgende Einwände; 1) Die Klappen seien in der Systole nicht an die Wand angedrückt, sondern sehnenförmig über die Sinus hinweg gespannt. 2) Die Coronararterien spritzen, wenn man sie anschneidet, hauptsächlich während der Systole, und zwar aus dem centralen Ende; dem entsprechend ist auch ihr Puls demjenigen der Körperarterien synchronisch (Martin & Sedgwick). 3) Der Durchgang durch Muskelcapillaren findet während der Contraction weniger Widerstand als während der Erschlaffung

(vergl. die Muskelphysiologie). 4) Das Herzlumen wird durch Injection in die Coronararterien nicht vergrössert, sondern verkleinert.

Nach Ceradini soll der diastolische Schluss der Klappen nicht durch eine Regurgitation, sondern im Moment der Unterbrechung des systolischen Axenstroms durch die jetzt frei werdende Spannung an der Peripherie des Bulbus stattfinden, wo während des Durchströmens der Druck grösser ist als in der sich schnell bewegenden Axenschicht. Ueber die Wirkung der Unterbindung von Coronararterien s. unten bei der Innervation des Herzens.

Die Kraft der Herzkammer ist bisher nur beim Frosch gemessen worden. Der Druck, welchen sie überwinden kann, wird zu 80 (Dreser) bis 95 (Foderà) cm. Blutsäule angegeben.

Während der Diastole der Kammern füllen sich dieselben aus den Vorhöfen wieder mit Blut. Früher glaubte man, dass letzteres durch die Systole der Vorhöfe eingepresst werde, indess ist eine pumpenartige Wirkung der Vorhöfe unverständlich, weil dieselben keine Eingangsklappen an den Venenmündungen haben; auch würde der Zweck zweier hinter einander arbeitenden Pumpenstiefel unbegreiflich sein. Viel verständlicher ist die (zuerst von Skoda ausgesprochene) Ansicht, dass die Vorkammer nur ein Venenende mit variablem Lumen darstellt, welches es ermöglicht, dass das Venenblut ununterbrochen in das Herz einströmt, indem während des Schlusses der Atrioventricularklappen der Vorhof sich erweitert, und nach Oeffnung derselben das unterdess beherbergte Blutquantum durch seine Systole nachträglich in den Ventrikel ergiesst. Für diese Ansicht spricht erstens, dass die Venen nur geringe Spuren cardialer Pulsation zeigen (s. unten), und zweitens, dass der Vorhof bei der Systole nie wirklich blutleer wird. Vielmehr scheint er bei der Systole nur sich zu einem gemeinsamen Stamm der einmündenden Venen zu verengen, und nur das Herzohr, welches auch einen dafür geeigneten trabeculären Bau besitzt, wirklich sich vollkommen zu entleeren.

Das Schema Fig 9 stellt eine nach Art des Herzens wirkende Pumpe dar, welche durch den vorgesetzten Stiefel A, dessen Querschnitt nur halb so gross ist als der von B, den Strom im Saugrohr a trotz des Pumpens constant hält. B ist die dem Ventrikel entsprechende eigentliche Pumpe mit ihren beiden Klappen c und d. Hätte A denselben Querschnitt wie B, so würde die Einsaugung aus a dadurch, statt auf die Zeit des Kolbenhubs in B (wie es ohne die Vorkammer A sein

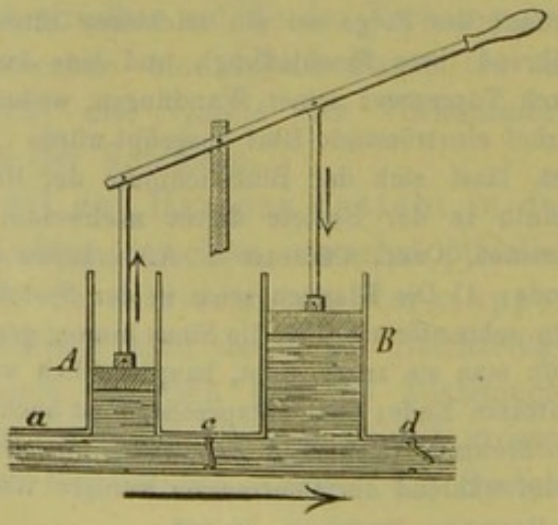


Fig. 9.

würde), auf die Zeit des Niedergangs in B verlegt; auf das Herz übertragen würde dies heissen, dass die venöse Ansaugung durch die Vorkammer auf die Zeit der Ventrikelsystole statt auf die der Diastole verlegt würde. Hat aber A genau den halben Querschnitt von B, so wird die Einsaugung genau gleichmässig auf Diastole und Systole von B vertheilt. Ein ähnliches Verhältniss ist beim Herzen anzunehmen, da die venöse Einströmung ununterbrochen ist, und die Vorkammer bei allen Herzen ein beträchtlich kleineres Lumen hat als die Kammer.

Dass dabei jede Vorhofscontraction den Druck in der Kammer etwas erhöht und auch auf die unmittelbar angrenzenden Venenabschnitte (bis zu den nächsten Klappen) etwas zurückwirkt (François-Franck), kann die wesentlich compensatorische Bedeutung der Vorhöfe nicht widerlegen. Beim Frosche sieht man übrigens, wenn das Herz sehr langsam schlägt, ganz direct, dass jede Vorhofssystole die Kammer etwas stärker füllt (so dass deren trabeculärer Bau durch Füllung der Zwischenräume mit Blut sichtbar wird). Grade hier aber ist evident, dass die Kammer sich schon in der Pause, lange vor der Vorhofssystole, gefüllt hat. Die mechanische Bedeutung der Vorhöfe und des dem rechten Vorhof noch vorgeordneten, ebenfalls pulsirenden und klappenlosen Sinus venosus, sowie des nach dem Ventrikel sich selbstständig contrahirenden Aortenbulbus ist hier weniger klar; der ganze Ablauf der Pulsation vom Venensinus bis zum Aortenbulbus erinnert noch an den allgemeinen Embryonalzustand, wo das Herz ein Schlauch ist, in welchem jede Contraction vom venösen bis zum arteriellen Ende peristaltisch fortschreitet.

Es bleibt nun noch die eigentliche Ursache des Bluteinströmens in das erschlaffte Herz zu untersuchen. Die Hauptursache des Bluteintritts liegt jedenfalls in dem Umstande, dass das Herz und die Gefässstämme unter dem negativen Druck des Thorax stehen (s. die Lehre von der Athmung). Da aber auch bei weit geöffnetem Thorax ein in die Kammer eingeführtes Manometer, welches ein nach innen sich öffnendes Ventil enthält, also den Minimaldruck anzeigt, einen negativen Druck anfweist (Galtz & Gaule), so ist bewiesen, dass die Kammer selbst bei der Diastole saugend wirkt.

Die Saugkraft kann in der linken Kammer bis 200 mm Hg gehen (Rolleston). Indess ist der Versuch am Minimal-Manometer nicht absolut beweisend, da die Trägheit der herausgeschleuderten Blutmasse auf die Kammer eine momentane Aspirationskraft ausüben könnte (Moens; vgl. unten bei der Pulslehre). Zum Beweise einer diastolischen Saugkraft wird auch angeführt, dass zur Verhinderung der diastolischen Erweiterung der Kammer ein äusserer Druck im Herzbeutel nöthig ist, welcher höher ist als der gleichzeitige Innendruck, die Kammerwand muss also eine diastolische Kraft besitzen, welche in der Differenz beider Drücke ihren Ausdruck findet (Stefani).

Ueber die Natur dieser Saugkraft sind die Ansichten sehr verschieden. Die Einen nehmen an, dass der entleerte Ventrikel durch blosse Elasticität seiner Wand ein Lumen zu gewinnen sucht, was sich auch am todten Herzen nachweisen lässt (L. Fick). Andre lassen diese Entfaltungskraft durch die Blutinjection in die Wandgefässe, also eine Art Erection, befördert werden (Brücke, vgl. jedoch p. 66)

Auch wird behauptet, dass die Dehnung der Arterienstämme eine erweiternde Rückwirkung auf die Kammern habe (Mink). Von italienischen Autoren (Ceradini u. A.) wird der Musculatur der Kammer eine der Contraction entgegengesetzte Activität, welche zur Erweiterung führt, zugeschrieben („active Diastole"). Für diese, sonst wenig wahrscheinliche Ansicht wird neuerdings der Umstand, dass Vagusreizung den Erschlaffungsgrad des Herzens steigert (Heidenhain u. A., vgl. unten sub 7.a), und auch die im vorigen Absatz erwähnte Druckdifferenz, also die diastolische Kraft steigert (Stefani), von Manchen verwerthet. Uebrigens fehlt es nicht an Autoren, welche die Saugkraft der Kammern überhaupt bestreiten (Donaldson).

Die Venen des Herzens selbst (Coronarvenen) haben an ihrer Mündung in den rechten Vorhof Klappen (Valvula Thebessi u. A.), was vielleicht damit zusammenhängt, dass auf diese, ganz im Thorax liegenden Venen die Brustsaugung nicht wirken kann, also während der Vorhofssystole leicht Blut in sie zurücktreten könnte. Dagegen liegen die Wurzeln der Lungenvenen ausserhalb des negativen Druckbereichs, so dass sie sich mechanisch wie die Körpervenen verhalten.

c. Die Herztöne.

Sowohl am blossgelegten Herzen, wie am Thorax in der Herzgegend, hört man mit dem aufgelegten Ohre oder mittels des Stethoscops je zwei schnell aufeinanderfolgende Töne, die Herztöne. Der erste (systolische) Herzton ist dumpf, am stärksten in der Gegend der Kammern hörbar, und hält so lange an wie die Systole der Kammern. Einige schreiben ihn den Schwingungen der gespannten membranösen Atrioventricularklappen zu. Andere erklären ihn für das Muskelgeräusch des Herzens (s. die Muskelphysiologie). Dass das letztere daran betheiligt ist, ergiebt sich daraus, dass man auch am ausgeschnittenen blutleeren Herzen noch den systolischen Ton hört (Ludwig & Dogiel), dass er ferner nicht ausbleibt, wenn man durch eingeführte Instrumente den Klappenschluss verhindert (Krehl), oder die Vorhöfe von den Kammern abklemmt (Kasem-Beck), dass er endlich bei verblutenden Thieren noch vorhanden ist, nachdem jeder Klappenschluss und somit auch der zweite Herzton aufgehört hat (Krehl). Mit geeigneten Resonatoren soll man einen kurzen hohen Klappenton und einen langen tiefen Muskelton nebeneinander im ersten Herzton wahrnehmen können (Wintrich).

Der zweite (diastolische) Herzton folgt dem ersten unmittelbar, fällt also in den Anfang der Kammerdiastole. Er ist kürzer und heller, am stärksten an den Ostia arteriosa, wird durch die grossen Arterien fortgeleitet, und rührt jedenfalls von dem plötzlichen Schlusse der Semilunarklappen her, an deren Schlussfähigkeit er gebunden ist (Williams).

d. Der Herzstoss und die Cardiographie.

An der Brust sieht und fühlt man bei jeder Ventrikelsystole in der Gegend der Herzspitze eine Erhebung oder Erschütterung der Weichtheile, den Herzstoss oder Spitzenstoss, herrührend von einer systolischen Vordrängung der Herzspitze. Genauer liegt die Stossstelle im fünften, seltener im vierten Intercostalraum (nach Namias umgekehrt häufiger im vierten, besonders bei Frauen), etwas einwärts von der Verticale der Brustwarze. Bei den verschiedenen Körperstellungen ändert die Stelle sich etwas, entsprechend den geringen Verlagerungen des Herzens durch die Schwere. Für den Herzstoss werden folgende Erklärungen gegeben: 1. (Ludwig) Der schiefe abgeplattete Kegel, den die erschlafften Ventrikel darstellen, geht durch die Systole in einen graden mit runder Basis über; die Aufrichtung der schief nach unten und vorn zielenden Axe muss die Herzspitze nach oben und vorn drängen. 2. (Gutbrod, Skoda). Das systolische Ausströmen des Blutes nach hinten und oben bewirkt, nach dem Princip der Erhaltung des Schwerpuncts, einen Reactionsstoss nach vorn und unten. 3. (Bamberger) Die Dehnung der sich füllenden Arterienstämme muss das Herz in gleicher Richtung zurückdrängen; zugleich wird ihre spiralige gegenseitige Umwindung eine geringe Drehung des Herzens bewirken (Kornitzer; eine ähnliche Drehung wird auch am ausgeschnittenen Herzen beobachtet, so dass vielleicht die spiralige Anordnung der Muskeln (p. 62) betheiligt ist (Oehl).

Aus freilich unsicheren Deutungen der cardiographischen Curve (s. unten) schliesst Martius, dass die Herzspitze im Beginn der Systole nur so lange vorrückt, bis die Semilunarklappen geöffnet sind, während der Blutentleerung selbst aber zurückweicht; dies würde die Gutbrod'sche und die Bamberger'sche Theorie widerlegen. Ob das blutleere Herz einen Spitzenstoss ausführt, was für die Ludwig'sche Erklärung sprechen würde, ist streitig. Beim plötzlichen Zuklemmen der arteriellen Gefässstämme hört der Herzstoss auf (Guttmann, Jahn).

Durch Anlegen eines mit einer Pelotte versehenen Luftkissens an die Stelle des Spitzenstosses und durch Verbindung des Luftkissens mit einer registrirenden Membran (vgl. p. 2) kann man Curven gewinnen, welche über den zeitlichen Verlauf der Herzbewegung Aufschluss geben (Cardiographie). Dieselben zeigen als Haupterscheinung eine der systolischen Vortreibung der Herzspitze entsprechende steile Erhebung. Der genauere Verlauf der Curven ist aber wegen der zwischenliegenden dicken und unregelmässig gebauten Brustwand äusserst inconstant, und daher alle auf diese Curven ge-

gründeten Schlüsse streitig. Etwas directere Resultate erhält man in Fällen von Fissura sterni, wo die zwischenliegenden Weichtheile dünn und nachgiebiger sind, noch directere durch Anlegen von Schreibhebeln an das blosgelegte Herz von Thieren, oder durch Einführung von Röhren, welche mit registrirenden Manometern verbunden sind, in die Herzhöhlen selbst, sei es durch die Gefässstämme oder mit Durchbohrung der Herzwand (innere Cardiographie). Endlich kann auch die Registrirung der Druckschwankung im Herzbeutel oder der Volumschwankung in künstlichen Behältern, in welche das Herz eingeführt wird, cardiographische Curven liefern (Herz-Plethysmographie).

Die hauptsächlichsten Fragen, welche man an der Hand solcher Curven zu lösen versucht hat, sind: 1) die Dauer der Systole und der Diastole der Vorkammern und der Kammern; 2) die Frage, ob die Vorkammersystole ein Blutquantum in die Kammer einpresst; 3) die Frage, ob die Kammer schon beim Beginn ihrer Systole Blut austreibt, oder Zeit braucht, um die Semilunarklappen zu öffnen,*) ferner ob sie sich bei der Systole vollständig entleert (s. unten sub 3h); 4) Die Frage nach der Natur des ersten Herztons und des Spitzenstosses. Für keine dieser Fragen ist auf dem angegebenen Wege eine endgültige Lösung gefunden worden, obwohl man durch gleichzeitiges Auscultiren den Moment der Herztöne auf die Curve zu übertragen gesucht hat. Es wird daher auf die betr. Angaben (Marey, Landois, Ziemssen, Martius u. viele Andere) hier nicht eingegangen. Die Angaben über die Dauer der Kammersystole schwanken zwischen 35 und 42% der ganzen Periode.

Zur blossen graphischen Registrirung der Pulsfrequenz kann auch der Arterienpuls (s. unten) und die cardiale Druckschwankung im Athmungscanal (s. Cap. II.) benutzt werden.

e. Die Pulsfrequenz.

Die Frequenz der Herzschläge wird, weil sie am bequemsten am Arterienpulse gezählt wird (s. unten), gewöhnlich Pulsfrequenz genannt. Sie beträgt im Mittel beim Erwachsenen 72 in der Minute; beim Fötus ist sie sehr gross (140 kurz vor der Geburt), und sinkt bis zum 21. Jahre. Bei Männern ist sie um einige Schläge geringer als bei Weibern, bei grossen Personen geringer als bei kleinen (ähnlich auch in der Säugethierreihe, z. B. Pferd: männlich 30, weiblich 40, neugeboren 100—120; Rind 35—42; Schaf 68—80; mittlerer Hund 90—100; Kaninchen 140 und mehr). — Die wirkliche Pulsfrequenz ist sehr veränderlich. Sie wird erhöht durch Wärme,

---

*) Diese Frage scheint jetzt auf anderem Wege entschieden; mit einem Differentialmanometer, welches den Druck im Ventrikel und in der Aorta direct vergleicht, findet man, dass ersterer erst 0,02 sec. nach Beginn der Systole den Aortendruck erreicht, also die Klappe öffnet (Hürthle). Denselben Schluss hatten Einige auch aus der cardiographischen Curve in Verbindung mit dem zweiten Herzton gezogen (Martius, François-Franck).

Muskelanstrengung, verticale Körperstellung (auch passiv, ohne Muskelarbeit, z. B. wenn die Person auf ein drehbares Brett geschnallt ist), während der Verdauung, und ist auch beim Hungernden von der Tageszeit etwas abhängig (ein Maximum nach dem Aufstehen, ein zweites Nachmittags). Ausserdem wirken Gemüthsbewegungen in mannigfachster Weise ein, endlich viele Arzneistoffe und Gifte. Ueber die Einwirkung des Nervensystems, welche die vorgenannten Einflüsse vermittelt, sowie über den Einfluss des Blutdrucks, s. unten sub 4a.

Die Arbeitsleistung und die Capacität des Herzens kommen im Folgenden gelegentlich zur Sprache (sub 3b und e).

3. Die Blutbewegung in den Gefässen.

a. Die Triebkraft und der Blutdruck im Allgemeinen.

Physicalische Vorbemerkungen. Bei jeder stationären Strömung durch ein Röhrensystem muss durch jeden Gesammtquerschnitt in gleicher Zeit gleich viel Flüssigkeit gehen, die mittlere Geschwindigkeit in jedem Querschnitt also der Grösse des Querschnitts umgekehrt proportional sein. In den einzelnen Theilen desselben Gesammtquerschnittes kann die Geschwindigkeit ganz ungleich sein, seien es nun verschiedene neben einander angeordnete Aeste, oder die Schichten in einem einzigen Rohre. Das constante Product aus der Geschwindigkeit v mit dem Gesammtquerschnitt ist das in der Zeiteinheit durchströmende Volumen V. Ist das System ein einziges cylindrisches Rohr vom Radius r, so ist

$$1) \quad V = r^2 \pi v.$$

Als Ursache der Strömung, d. h. als Triebkraft kann man sich stets ein Reservoir von bestimmter Druckhöhe h denken. Bei freiem und widerstandlosem Ausströmen aus diesem Reservoir ergiebt sich die Geschwindigkeit v aus dem Toricelli'schen Theorem:

$$2) \quad v^2 = 2gh,$$

worin g die Beschleunigung des freien Falles. An jeder einzelnen Rohrstelle aber kann man ebenfalls die vorhandene Geschwindigkeit als Resultat einer an der gleichen Stelle herrschenden Triebkraft von der Höhe h nach derselben Formel betrachten („Geschwindigkeitshöhe").

Ausserdem übt aber die in einem Rohre strömende Flüssigkeit an jeder Stelle einen wirklichen Druck auf die Wand aus, vermöge dessen sie in einem an das Rohr angesetzten verticalen offenen Rohre bis zu einer gewissen Höhe („Druckhöhe") aufsteigt, oder eine in dem angesetzten Rohre befindliche andere Flüssigkeit, z. B. Quecksilber, deren specifischem Gewicht entsprechend, in die Höhe treibt. Offenbar ist die gesammte Triebkraft gleich der Summe von Geschwindigkeits- und Druckhöhe.

Die Druckhöhe ist derjenige Antheil der Triebkraft, welcher wegen der dem Ausfliessen entgegenwirkenden Widerstände sich nicht in Geschwindigkeit umsetzen kann; sie ist daher bei gleicher Triebkraft um so grösser, je grösser diese Widerstände. An der Ausflussstelle selbst ist sie Null, und weiter rückwärts an jeder Stelle um so grösser, je grösser die Summe der von dieser Stelle bis zum Ausfluss vorhandenen Widerstände. In einem gleichmässig weiten Rohre, das an jeder

Stelle gleichen Widerstand bietet, fällt also der Druck gradlinig in der Richtung der Strömung ab, während die Geschwindigkeitshöhe an allen Stellen gleich gross ist.

In ungleich weiten Röhren ist der Widerstand jedes Abschnittes um so grösser, je enger er ist; besondere, durch Wirbel und die damit verbundene besondere Reibung bedingte Widerstände finden sich ausserdem an Stellen, wo das Rohr sich krümmt oder knickt, sich plötzlich verengt oder erweitert, und wo es sich verzweigt. Die Curve des Drucks längs des Rohres lässt überall an der Steilheit ihres Gefälles die Grösse des örtlichen Widerstandes erkennen, da jeder Widerstand rückwärts den Druck erhöht und vorwärts ihn vermindert. Man kann sagen, dass die Triebkraft durch die Widerstände längs des Rohres immer mehr aufgezehrt wird. Da die Widerstände gleich den Differenzen der Seitendrücke sind, so kann man auch sagen, dass bei stationärer Strömung die Triebkraft an einer Stelle gleich der Summe aller folgenden Widerstände und der Geschwindigkeitshöhe ist.

Für capillare Röhren wird der Einfluss der Röhrlänge l und des Radius r auf das bei der Reservoirhöhe h ausströmende Volum V durch die empirisch gewonnene Poiseuille'sche Formel

$$3)\quad V = k \cdot \frac{r^4}{l} \cdot h$$

ausgedrückt, worin k eine von der Temperatur und den Substanzen von Rohr und Flüssigkeit abhängige Constante. Aus (1) und (3) folgt für Capillarröhren

$$4)\quad v = \frac{kr^2 h}{\pi l},$$

d. h. die Geschwindigkeit ist dem Quadrate des Radius, also dem Querschnitt und nicht dem Umfang proportional, woraus folgt, dass der Widerstand nicht allein von der Reibung an der Wand, sondern auch von inneren Reibungen der Flüssigkeitstheilchen herrührt; in der That reibt sich jede Flüssigkeitsschicht an der nächst äusseren, und die die Wand benetzende Schicht kann als stillstehend betrachtet werden, während die Axenschicht am schnellsten strömt. Die mittlere Geschwindigkeit berechnet sich etwa halb so gross, wie die maximale (v. Kries).

Die Constante k in den obigen Formeln wird neuerdings als Transpirationscoëfficient bezeichnet (Haro). Setzt man sie für Wasser in Glascapillaren = 1, so ist sie für Hundeblut in gleichen Röhren 0,27, für menschliches Blut 0,41 (C. A. Ewald). Durch Wärme wird sie vergrössert, und durch Zusätze zum Blut stark verändert. Für rhythmische Strömung scheint der Widerstand der Capillaren kleiner zu sein als für continuirliche (Kronecker & Hamel).

Der Blutkreislauf besteht in einer nur annähernd stationären Strömung; er wird nämlich durch die rhythmisch wirkende Herzpumpe bewirkt, und in den Arterien zeigt sich eine dem Herzrhythmus entsprechende Druckschwankung, der Puls. Betrachtet man indess statt der kleinsten Zeittheilchen etwas grössere Zeiten, so kann man die Blutströmung als stationär bezeichnen, insofern in denselben genau soviel Blut durch eine Herzhälfte wie durch jeden anderen Gesammtquerschnitt des Gefässsystems strömt. In den Capillaren ist die Strömung wirklich gleichmässig, das Herz pumpt also

im Ganzen so viel Blut rhythmisch aus den Venen in die Arterien über, wie durch die Capillaren gleichmässig aus den Arterien in die Venen fliesst. Auch muss, da beide Herzhälften genau synchronisch arbeiten, jede Systole des rechten und des linken Ventrikels genau gleich viel Blut in die zugehörige Arterie treiben.

Der durch eingesetzte Manometer messbare Blutdruck nimmt vom Herzen aus längs den Arterien ab, und ist in den Capillaren und Venen beträchtlich kleiner, als in den Arterien. Da der Widerstand der Verzweigungsstellen und der engen Röhren bosonders gross ist, so ist der hohe Blutdruck der Arterien aus dem grossen Widerstande der Capillaren leicht erklärlich (s. oben).

Die Umsetzung der rhythmischen Triebkraft des Herzens in die continuirliche Strömung der Capillaren wird durch die Elasticität der Arterien ermöglicht und bedingt. In einem starren, unelastischen System müsste jede Systole die ganze Blutsäule vor sich herschieben, dies würde bei den vorhandenen Widerständen eine ungeheure Kraft erfordern.

In einem elastischen Rohre entspricht dem localen Seitendruck eine Erweiterung des Lumens durch Dehnung der Rohrwand, und bei stationärer Strömung ist der Dehnungsgrad der Rohrstellen dem Druckgefälle entsprechend. Hört die Triebkraft auf, so bewirkt die elastische Kraft der gedehnten Rohrstellen noch weiteres Ausfliessen, bis der Gleichgewichtszustand erreicht ist, d. h. die Triebkraft wird nicht unmittelbar ganz in Strömungsarbeit umgesetzt, sondern ein Theil als elastische Kraft aufgesammelt. Eine einzelne plötzliche Eintreibung in ein solches Rohr bewirkt zunächst eine locale Ausdehnung, deren Elasticität dann eine Strömung hervorruft, bis zur Herstellung des Gleichgewichtszustandes durch Ausfluss des eingetriebenen Quantums. Folgen sich solche Eintreibungen in kürzeren Intervallen als zur Ausgleichung erforderlich sind, so vermehrt jede Eintreibung die Ausdehnung, zugleich aber die Strömungsgeschwindigkeit, und bei regelmässigem Rhythmus stellt sich ein dynamischer Gleichgewichtszustand her, in welchem die Ausflussmengen den eingetriebenen Mengen gleich sind, wenn von der Vertheilung auf die Zeit abgesehen wird. Einen solchen Zustand stellt das Arteriensystem während des Lebens dar, ebenso das Ausflusssystem einer Feuerspritze mit Windkessel, dessen elastischer Luftinhalt dieselbe Rolle spielt wie die elastische Arterienwand.

Die Strömung in einem solchen System ist nicht stationär, sondern abwechselnd schneller und langsamer. Die Periodicität der Geschwindigkeit und des Druckes ist an der Eintreibungsstelle am stärksten ausgeprägt, und nimmt längs dem Rohre in dem Grade ab, dass sie in einer gewissen Entfernung unmerklich wird. Der Grund hiervon liegt darin, dass jeder Widerstand die Ausgleichung der elastischen Spannungen verzögert und in Folge dessen auf die Schwankung dämpfend wirkt. Das Arteriensystem zeigt also in allen seinen Theilen eine Schwankung der Strömungsgeschwindigkeit, des Druckes und der Rohrweite, deren Periode

überall die gleiche und mit der des Herzschlages gleich ist, deren Amplitude aber wegen der zunehmenden Dämpfung vom Herzen nach den Capillaren zu beständig abnimmt, nach demselben Gesetze wie das Gefälle des (mittleren) Druckes selbst. Hinter besonders grossen Widerständen fällt diese Schwankung ganz fort; so kann man z. B. die Pulsschwankung im Manometer durch einen eingeschalteten engen Hahn beseitigen (Setschenow).

Die Phasen dieser Schwankung sind aber längs dem Arteriensystem nicht gleichzeitig, sondern haben eine wellenförmige Succession, da die zu Grunde liegende Ausgleichung der elastischen Spannungsunterschiede Zeit erfordert. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit solcher Wellen hängt von der Natur und Weite des Rohrs und der Flüssigkeit ab. Sie ist (nach Moens)

$$c = k \cdot \sqrt{\frac{g\,E\,a}{s\,d}},$$

worin k eine Constante, E die Elasticität der Rohrsubstanz, a die Wanddicke, d der Rohrdurchmesser, s das specifische Gewicht der Flüssigkeit und g die Fallbeschleunigung bedeutet. Für Kautschukschläuche beträgt sie 10—18 m (nach E. H Weber und Anderen). Vom Drucke ist sie nur insoweit abhängig, als dieser den Elasticitätscoëfficienten beeinflusst; also nicht bei solchen Röhren, welche sich dem Druck proportional dehnen; wächst die Dehnung langsamer als der Druck, so nimmt die Wellengeschwindigkeit mit dem Drucke zu, im entgegengesetzten Falle ab (Grunmach). Vgl. auch unten p. 77.

Ein vollständiger Einblick in die Natur der arteriellen Blutströmung würde nur durch die mathematische Theorie zu gewinnen sein, welche ihrer Schwierigkeit wegen noch nicht einmal durchgeführt ist. Aus den Untersuchungen von Th. Young, W. und E. H. Weber ist Folgendes zu entnehmen. Wird ein mit Flüssigkeit erfüllter elastischer Schlauch an einem Ende plötzlich zusammengedrückt und wieder losgelassen, so läuft eine mit Erweiterung verbundene Drucksteigerung, welcher eine mit Verengerung verbundene Druckverminderung unmittelbar folgt, wellenförmig über den ganzen Schlauch ab; wir haben eine Berg- und Thalwelle. Jedes Flüssigkeitstheilchen legt dabei eine in sich geschlossene Bahn zurück, welche in Fig. 10 für die eine Hälfte des Schlauchlängsschnitts *DDDD* schematisch dargestellt ist; diese Bahnen *a b* sind Ellipsen, welche nach der Axe (*AA*) zu immer gestreckter werden, und in der Axe selbst in eine hin und her gehende grade Linie übergehen; umgekehrt nach der Wand zu werden die Ellipsen immer kürzer und höher und gehen an der Wand selbst in eine radiale grade Linie *c a* über. (*DcD* ist also der Wandzustand zur Zeit des Wellenbergs, *DdD* zur Zeit des Wellenthals, *DoD* in der Ruhe). Eine definitive Verlagerung der Theilchen, eine nutzbare Strömung findet dabei also nicht statt. Folgt dagegen der Compression des Schlauchanfangs keine Entlastung, oder wird erstere durch definitive Eintreibung eines Flüssigkeitsquantums ersetzt, so folgt der Bergwelle keine Thalwelle. Die Bahnen der Theilchen bestehen jetzt nur in der äusseren, in Fig 10 ausgezogen dargestellten Hälfte der Ellipsen (von *c d* bleibt nur die Hälfte *o d* übrig, welche hin und zurück durchlaufen wird); jedes Theilchen rückt also definitiv um eine Strecke vor, welche in der Axe am längsten, an der Wand selbst Null ist. Die Geschwindigkeit ist also in den Schichten verschieden, und die unten (sub e) betrachtete die mittlere. Auch variirt die Geschwindigkeit jeder Schicht mit der

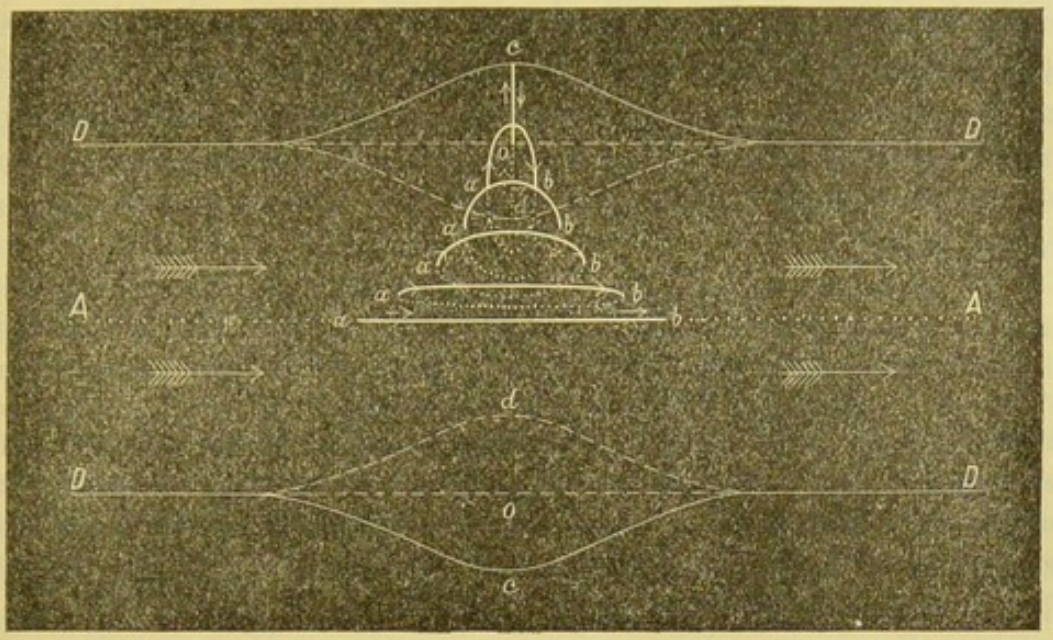


Fig. 10.

Zeit, sie ist beim Durchgang des Maximums der Pulswelle am grössten. Zu der Figur ist noch zu bemerken, dass die Länge der Pulswelle und der Blutverschiebung im Verhältniss zum Gefässcaliber viel zu klein dargestellt werden mussten und auch unter einander nicht das wahre Verhältniss haben. Die nicht punctirten Linien der Figur gelten also für den Kreislauf; es ist aber ferner zu berücksichtigen, dass die Verzweigung und Erweiterung des Gefässsystems nach der Peripherie und die allmähliche Amortisation der Pulswelle, d. h. der Uebergang der periodischen in continuirliche Strömung, den wirklichen Vorgang ausserordentlich complicirt. Ferner wird möglicherweise durch die Plötzlichkeit der systolischen Eintreibung der Blutmasse eine Geschwindigkeit ertheilt, welche vermöge der Trägheit eine gewisse Entleerung des Anfangsstücks bewirkt; dies müsste eine rudimentäre Thalwelle bewirken, welche dem Gipfel der Pulswelle nachfolgt (Moens; vgl. unten p. 79). In einem einfachen geschlossenen Rohre würden endlich die Wellen am Ende mit gleicher Phase reflectirt werden und rückwärts ablaufen, was am Arteriensystem wahrscheinlich durch die allmähliche Amortisation verhindert wird (s. auch unten sub d. 1).

b. Der arterielle Blutdruck.

Die Messung des Blutdrucks geschieht durch das gewöhnliche offene Manometer, mit Quecksilber als Flüssigkeit (bei sehr kleinen Thieren auch wohl Wasser, oder das Blut selbst). Zwischen Blut und Quecksilber wird zur Verhütung der Gerinnung eine Lösung von Soda oder Magnesiumsulphat eingeschaltet, oder vielleicht Peptonlösung in die Gefässe gespritzt u. dgl. (p. 54). Eine andere Methode der Druckmessung, welche in neuerer Zeit ausgebildet worden ist (Marey, Waldenburg, Potain, v. Basch, Talma, Roy & Brown) besteht in äusserer Compression der Arterie bis zur Unterdrückung der Puls-

schwankungen; der hierzu erforderliche Druck wird dem in der Arterie herrschenden (mit zweifelhaftem Rechte) gleichgesetzt. Die hierauf beruhenden Apparate (Tonometer, Angiometer, Sphygmomanometer) haben den Vortheil, auch an Menschen anwendbar zu sein, wo das Manometer nur ausnahmsweise (bei Amputationen) applicirt werden kann.

Ein Instrument letzterer Art, v. Basch's Sphygmomanometer, besteht in einer mit Wasser gefüllten Kautschukpelotte, welche der Arterienstelle angedrückt wird; der aufgewendete Druck wird dadurch gemessen, dass das eingeschlossene Wasser mit einem passenden Quecksilber- oder Metall-Manometer communicirt. Der Druck wird soweit getrieben, bis der Puls unterhalb der comprimirten Stelle verschwindet. Nach Potain ist dieser Druck um 1—2 cm Hg höher als der Maximumdruck der Arterie. (Bei Compression eines endständigen Gefässgebietes, z. B. des Fingers, durch Umgebung mit comprimirter Flüssigkeit, verschwindet übrigens der Puls selbst bei dem Doppelten des arteriellen Druckes nicht; Marey.)

c. Die örtlichen Verschiedenheiten des arteriellen Druckes.

Die Druckmessungen ergeben den schon p. 73 erwähnten Satz, dass der Druck mit zunehmender Entfernung vom Herzen abnimmt. In den kleinen Arterien ist er aber nur wenig kleiner als in der Aorta, weil die Hauptwiderstände erst in den feinsten Verzweigungen auftreten. Die absolute Höhe ist ferner in der gleichen Arterie im Allgemeinen um so höher, je grösser das Thier.

In der Carotis beträgt der Blutdruck: am Pferde über 300 mm. Hg, am Schaf gegen 200, am Hunde gegen 170, an der Katze 150. Am Menschen ist er gelegentlich bei Amputationen in der Femoralis und Brachialis zu 110—120 mm. bestimmt worden (Faivre), in den Unterschenkelarterien zu 100—160 mm. (Albert), mit dem Sphygmomanometer in der Radialis zu 125—180 mm (v. Basch).

Bei Blutdruckmessungen im linken Ventrikel (vgl. p. 70) ergiebt sich paradoxerweise der Druck bei der Systole kleiner als in der Aorta (Fick), dies rührt aber nur daher, dass das Manometer der schnellen Drucksteigerung nicht genügend folgt; wird ein nach aussen sich öffnendes Ventil eingefügt, so stellt sich nach einigen Systolen der zu erwartende hohe Manometerstand ein (Goltz & Gaule). Durch Compression der Aorta kann der Ventrikeldruck auf das Doppelte und mehr gesteigert werden, wobei die Klappen versagen und die Entleerung unvollständiger wird (Roy & Adams).

In der Lungenarterie (und im rechten Ventrikel) ist der Blutdruck viel niedriger als in der Aorta ($^1/_2$ Beutner, $^2/_5$ Goltz & Gaule, $^1/_7$ Knoll), was sich aus dem viel geringeren Widerstande der Lungencapillaren im Vergleich zu den Körpercapillaren erklärt.

Dem entsprechend sind auch die Arbeiten (d. h. die Producte aus den bewegten Massen mit den Hubhöhen, hier Druckhöhen) des rechten Ventrikels viel kleiner, und deshalb seine Muskelschicht dünner, als die des linken. Die Arbeit

einer Systole des letzteren berechnet sich, wenn man die entleerte Blutmenge s. unten sub h) auf 175 grm. und den Aortendruck auf 250 mm. Hg. = 3 m. Blut veranschlagt, zu 0,525 Kilogrammmeter, also die 24stündige Arbeit (75 Systolen in der Minute) zu 56700 Kgrmtr. Die Arbeit des ganzen Herzens ist also etwa 75600 Kgrmtr. pro Tag = $^1/_{86}$ Pferdekraft. Da das Gewicht des Herzens 292 grm. beträgt, so würde dasselbe sein eigenes Gewicht in einer Stunde 10788 m. heben können. Mit niedrigerer Annahme der Herzausgabe (s. unten) werden diese Zahlen natürlich entsprechend kleiner. Die ganze Herzarbeit wird durch die Reibung in den Gefässen verbraucht, d. h. in Wärme verwandelt.

d. Die zeitlichen Verschiedenheiten des arteriellen Drucks.

1) Cardiale Periodik, Arterienpuls.

Der Puls der Arterien (p. 72) ist an den oberflächlich gelegenen dem Gefühl und Gesicht unmittelbar zugänglich. Er verschwindet, wenn die Arterie oberhalb der untersuchten Stelle in gewissem Grade comprimirt wird (vgl. p. 74). Der Puls ist mit dem Herzstoss nicht genau gleichzeitig, sondern zwischen beiden liegt eine mit der Entfernung der Arterienstelle vom Herzen zunehmende Zeit (für die Carotis etwa 0,1, Radialis 0,17, Femoralis 0,16—0,19, Fussarterien 0,24—0,28 Sec.). Hieraus berechnet sich eine Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Pulswelle von 6—9 m.; aber ausserdem ergiebt sich, dass die Welle nicht im Momente des Herzstosses vom Herzen abgeht, sondern etwa 0,06—0,09 Sec. später (Donders, Marey u. A.)

Der zeitliche Verlauf der Pulsschwankung wird am besten mit graphischen Apparaten ermittelt (Ludwig), welche entweder die manometrische Schwankung registriren (Kymographen) oder die Durchmesseränderung der Arterienwand (Sphygmographen), oder endlich die Volumschwankung eines ganzen Gliedes (Plethysmographen), an welcher freilich auch die Venenfüllung Antheil hat.

Der älteste (Ludwig'sche) Kymograph ist ein mit schreibendem Schwimmer versehenes Quecksilbermanometer. Wegen der Trägheit und geringen Reibung des Quecksilbers giebt das Instrument nur die Frequenz und Amplitude, nicht den zeitlichen Verlauf des Pulses richtig wieder. Mehr aperiodisirte Apparate, d. h. solche ohne Eigenschwingungen, gewinnt man durch Anwendung elastischer Manometer mit leichten Schreibhebeln, z. B. Bourdon'scher Federmanometer oder blosser Membranen von thierischem Stoff oder Kautschuk (Fick, Hürthle), selbst bis zu nur noch microscopischen Excursionen, welche durch vergrössernde Hebel aufgeschrieben oder mit optischer Vergrösserung abgelesen werden (Marey). Aus der Kymographencurve (Fig. 12) kann der mittlere Blutdruck entweder durch Aufsuchung der mittleren Ordinate einer Strecke der Curve berechnet oder durch völlige Amortisirung der Manometerschwankungen mittels eingeschalteter Widerstände (vgl. p. 77) direct dargestellt werden. Die mittlere Ordinate findet man am einfachsten durch Ausschneiden des Flächenstücks zwischen Curve und Abscisse,

Bestimmung seiner Grösse durch Wägung des Papiers, und Division derselben durch die Abscissenlänge.

Der von Vierordt erfundene Sphygmograph, welcher den grossen Vortheil der Anwendbarkeit am unversehrten Menschen hat, wurde erst brauchbar, als ihn Marey durch Leichtigkeit des Hebels und Gegenwirkung einer Feder aperiodisch machte, und ihm ein leichtes Uhrwerk unmittelbar anfügte. Dies Instrument liefert ein genaues Bild der Pulsschwankung (s. Fig. 11). Ein ähnliches erhält

Sphygmographencurven der menschlichen Radialis.

Fig. 11.

man, wenn man auf die Pulsstelle ein Spiegelchen klebt, und einen von demselben reflectirten Lichtstrahl auf vorüberziehendes photographisches Papier wirken lässt (Bernstein). Endlich kann man den Puls auch auf eine manometrische Flamme wirken lassen (Gassphygmoscop, Landois, S. Mayer) und deren Bewegungen photographiren (v. Kries).

Der Plethysmograph (Fick, Mosso) ist ein mit Wasser ganz gefülltes enges Gefäss, in welches eine Extremität oder ein noch mit dem Gefässsystem zusammenhängendes Organ (Milz, Niere) wasserdicht eingefügt wird; die im Wesentlichen vom Arterienpulse herrührenden Volumschwankungen verdrängen Wasser in ein communicirendes Rohr, dessen Niveaustand aufgeschrieben wird. Für Organe wie Milz und Niere wird das Gefäss möglichst eng anschliessend genommen und mit warmem Oel gefüllt; die Innenwand desselben wird von einer feinen Membran gebildet, in welche das Organ gleichsam eingestülpt wird (Oncograph von Roy). — Die Schädelkapsel bildet für das Gehirn eine Art von natürlichem Plethysmographen, der nur durch eine künstliche Oeffnung mit einem Volumschreiber zu verbinden ist (Mosso, vgl. Cap. XI). Ueber die theoretische Verwendung der Volumcurven s. unten sub e).

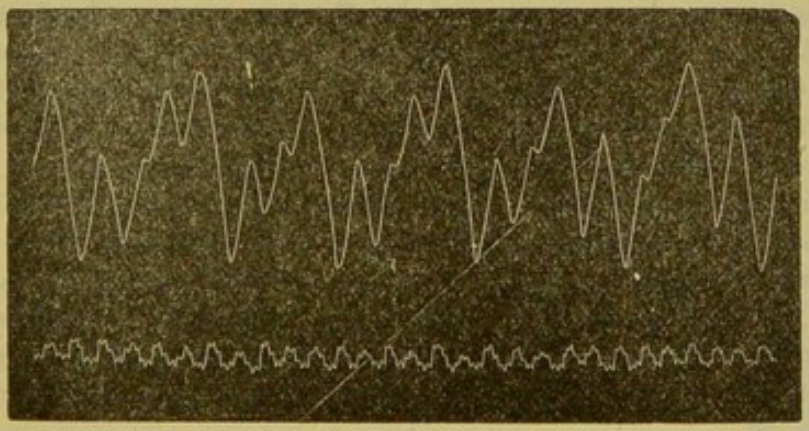
Die Curve des Pulses ist, wie sie durch den Marey'schen Sphygmographen oder elastische Kymographen verzeichnet wird, ist steil ansteigend und langsamer fallend. Der absteigende Schenkel besitzt noch eine variable Anzahl secundärer Gipfel (Marey), der Puls ist mindestens doppelschlägig (dicrot), meist aber tri- oder tetracrot. Die Ursache dieser secundären Schwankungen liegt im Gefässsystem selbst, denn sie sind auch an dem Strahle spritzender Arterien zu beobachten (Landois). Ihre Erklärung ist noch nicht widerspruchsfrei festgestellt.

Einige (Fick, v. Frey) deuten die erste (dicrotische) secundäre Elevation als Wirkung der von den Capillaren reflectirten Pulswelle (vgl. p. 75), wogegen eingewendet wird, dass sie bei Einschaltung eines Schlauches zwischen Aufnahmestelle and Capillaren sich nicht zeitlich hinausschiebt (Bernstein). Ob sie an den dem Herzen näheren Arterienstellen vom Hauptgipfel entfernter ist, ist streitig. Da sich auch an gewöhnlichen elastischen Systemen ähnliche Erscheinungen zeigen, so ist es wahrscheinlicher, dass die dem Hauptgipfel folgende vorübergehende Senkung von einer durch die Trägheitssaugung (vgl. p. 67 und 75) bewirkten Thalwelle herrührt, und auch die folgenden Oscillationen der polycreten Curven ähnlichen Ursprungs sind (Moens). Andere Erklärungen (Grashey, Fleming u. A.) sind complicirter, enthalten aber ähnliche Elemente. Auch aus activen Contractionen der Arterienwand als Reaction auf die plötzliche Blutdrucksteigerung hat man die Polycrotie zu erklären versucht (Roy), ferner durch die Regurgitation beim Schluss der Semilunarklappen. Endlich wird behauptet, dass schon die Herzcontraction selbst den mehrgipfeligen Verlauf hat, welchen die Pulscurve wiedergiebt (Talma, Fredericq). Bei erhöhtem Blutdruck nähert sich die dicrotische Elevation dem Hauptgipfel (v. Frey & Krehl).

Der Betrag der Druckschwankung wird durch den gewöhnlichen (Quecksilber-) Kymographen viel zu klein angegeben. Mit elastischen Manometern ergiebt sich derselbe zu etwa $^1/_3$ bis $^1/_2$ des Minimaldruckes (Fick, Hürthle).

2) Respiratorische Periodik.

Der Kymograph zeigt ausser der cardialen noch eine zweite, mit der Athmung isorhythmische Druckschwankung, auf welche die erstere aufgesetzt ist (Fig. 12). Der Druck steigt während der Inspiration und sinkt während der Exspiration (Ludwig & Einbrodt). Die Ursache dieser Schwankung ist ebenfalls noch streitig. Beim Menschen wurde sie mit dem Manometer vermisst (Albert); mit dem Sphygmomanometer fand man sie nur bei tiefer Respiration (Schweinburg).



Kymographencurven der Carotis des Hundes (oben) und des Kaninchens (unten).

Fig. 12.

Für die Erklärung dieser Schwankungen ist es von Wichtigkeit, dass ihr

zeitliches Verhältniss zu den Athmungsphasen bei verschiedenen Thieren verschieden ist (Fredericq): bei Hund und Schwein gilt das im Text angegebene Verhalten, bei Kaninchen, Kalb, Schaf, Pferd, Katze etc. steigt dagegen der Druck bei der Exspiration. Die Angabe, dass die Schwankungen wegfallen, wenn das Zwerchfell gelähmt, oder die Bauchhöhle weit geöffnet, oder die Bauchaorta comprimirt ist (Schweinburg), wird bestritten (de Jager).

Die Athembewegung enthält folgende Momente, welche auf den arteriellen Blutdruck einwirken können: 1. Die Aspiration des Thorax, welche beständig Blut in die intrathoracischen Gefässsysteme einsaugt, nimmt bei der Inspiration zu; die Inspiration muss also den Druck im ganzen Gefässsystem vermindern, in den Arterien allerdings viel weniger als in den Venen. 2. Die stärkere Venenaspiration während der Inspiration muss alsbald die Blutspeisung des linken Herzens und der Aorta vermehren (Einbrodt). 3. Die inspiratorische Dehnung der Lunge verändert Weite und Widerstand ihrer Gefässe, und zwar erstere vergrössernd, wenn sie durch Aspiration, wie bei der natürlichen Athmung, geschieht (bei Aufblasung vermindernd); die natürliche Inspiration muss also die Speisung des linken Herzens und der Arterien im Anfang etwas vermindern, weil die Lunge selbst mehr Blut aufnimmt, dann aber vergrössern wegen des verminderten Strömungswiderstandes (Quincke & Pfeiffer; Funke & Latschenberger; Bowditch & Garland; de Jager). 4. Die Inspiration kann den Druck auf das Herz vermindern und dadurch dessen diastolische Füllung vermehren (Heinricius & Kronecker). — Da bei Hunden die Schwankungen auch bei weit geöffnetem Thorax vorhanden sind (Wertheimer & Meyer), so können hier die bisher genannten Momente nicht ausschlaggebend sein. — 5. Die respiratorische Schwankung der Pulsfrequenz (s. unter Innervation) besteht beim Hunde in einer bedeutenden exspiratorischen Verlangsamung; hier muss also die Blutspeisung der Arterien bei der Inspiration grösser sein, also der Blutdruck steigen; bei den Thieren, denen dieser Einfluss fehlt (Kaninchen u. A., s. oben), und, bei Hunden, wenn er (durch Atropin) beseitigt wird, kehrt sich die Schwankung um; wonach dieses Moment hauptsächlich beim Hunde über das ad 1 genannte den Sieg davonträgt, welches sonst ausschlaggebend wirkt (Fredericq). 6. Die inspiratorischen Schwankungen des Gefässtonus (inspiratorische Abnahme, exspiratorische Zunahme, vgl. unten) müssen den Druck während der Exspiration steigern (Schiff, Fredericq). Da die Wirkung aller dieser Momente auf den arteriellen Blutdruck eine gewisse Zeit erfordert, welche bei jedem derselben eine andere und nirgends genau bekannt ist, kann man aus der Coincidenz der Athmungs- und Druckphasen nicht sicher ersehen, welches das eigentlich wirksame Moment ist; auch die Versuche mit experimenteller Ausschliessung der einzelnen Momente haben zu keinem durchschlagenden Resultate geführt.

3) Abhängigkeit des Blutdrucks von functionellen Einflüssen.

Aus der p. 73 gegebenen Darstellung ergiebt sich ohne Weiteres, dass der (mittlere) Blutdruck einer Arterie abhängen muss: 1) von der Pulsfrequenz, mit welcher er steigt und fällt; alle functionellen und nervösen Einflüsse auf diese (vgl. p. 70 und unten sub 7a) beherrschen daher auch den Arteriendruck; 2) von der Grösse der systolischen Ausgabe des Herzens (s. unten sub h) in gleichem

Sinne; 3) von dem Widerstande, welcher sich der Entleerung der Arterien entgegenstellt, also vor allem von deren Contractionszustand oder Tonus (s. unten sub 7b); 4) von dem Füllungsgrade des ganzen Gefässystems, also von der Blutmenge; dieser Einfluss hat jedoch nach neueren Untersuchungen (Ludwig mit Worm Müller und Lesser) enge Grenzen; bei Blutinjectionen und Blutentziehungen ändert sich der Druck nicht im erwarteten Maasse, was theils durch eine Anpassung des Gefässsystems an seinen Inhalt, theils durch compensatorische Transsudation und Resorption erklärt wird.

Die Dehnbarkeit der Arterien ist merkwürdigerweise bei einem gewissen mittleren, dem viralen entsprechenden Drucke am grössten (Roy, Zwaardemaker): hieraus würde sich erklären, warum beim mittleren Druck Aenderungen der Füllung relativ kleine Druckänderungen hervorbringen. Unter der oben erwähnten Anpassung des Gefässsystems an seinen Inhalt sind sowohl Tonusänderungen der Arterien (Ludwig) wie modificirte Herzthätigkeit (Johansson & Tigerstedt) zu verstehen. Der Gegenstand ist noch nicht völlig aufgeklärt.

Dasselbe gilt von dem Einfluss der Körperstellung auf den Blutdruck. Im Sitzen ist er in der Regel höher als im Stehen, noch höher im Liegen (Marey). Bei Thieren, welche auf ein Brett gebunden sind, ist er in beiden Verticalstellungen (Kopf oder Beine nach oben) kleiner als in Horizontalstellung (Hermann mit Blumberg und Wagner).

e. Die Strömungsgeschwindigkeit in den Arterien.

Zur Messung der Strömungsgeschwindigkeit in den Arterien dienen folgende Methoden: 1. Volkmann's Hämodromometer ist ein mit Wasser gefülltes Glasrohr von bekanntem Volum, das man plötzlich in den Strom der Arterie einschalten kann; man misst mit der Uhr die Zeit, die das eindringende Blut gebraucht, um das Rohr zu durchlaufen, also alles Wasser hinauszudrängen. Eine Modification hiervon ist die Stromuhr von Ludwig (Fig. 13); sie besteht aus zwei (kugelförmigen) Dromometerschenkeln, von denen einer mit Oel, der andere mit Blut gefüllt ist; der Oelschenkel A ist mit dem centralen, der Blutschenkel B mit dem peripherischen Ende p der Arterie in Verbindung. Ist nun das Oel aus A in B verdrängt, während B sein Blut an die Arterie abgegeben hat, so wird durch eine Drehung um 180° der nunmehrige Oelschenkel B mit dem centralen und A mit dem peripherischen Arterienende verbunden, so dass das Spiel sich immer wiederholen kann. Beide Apparate ergeben die sog. Volumgeschwindigkeit, d. h. das in der Zeiteinheit durch den Arterienquerschnitt strömende Volum. Durch Division mit der Querschnittfläche erhält man die mittlere (vgl. p. 72) Längengeschwindigkeit. 2. Direct erhält man letztere durch das Strompendel oder Tachometer (von Vierordt angewandt), ein in die Arterie eingeschaltetes Rohr, das ein leichtes Pendelchen enthält; die Ausschläge, welche man von Aussen

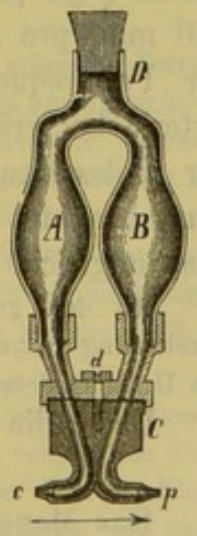


Fig. 13.

beobachten kann, stehen in einer vorher zu ermittelnden Beziehung zu den Geschwindigkeiten der das Pendel ablenkenden Ströme. Ist der abgelenkte Körper mit einem ausserhalb des Rohres befindlichen Schreibhebel verbunden, so kann man Curven gewinnen, deren Ordinaten die Stromgeschwindigkeit darstellen (Dromograph, Chauveau, Lortet). 3. Die Pitot'schen Röhrchen sind zwei nahe bei einander in die Lichtung des Gefässes eingeführte, aussen mit Manometern verbundene Röhren; innen biegen beide rechtwinklig um, das eine gegen die Strömung, das andere in der Richtung der Strömung. Der Unterschied im Stande beider Manometer, welcher mit einer Differentialvorrichtung direct aufgeschrieben werden kann (Marey), liefert ein Maass der Strömungsgeschwindigkeit. 4. Die Volumgeschwindigkeit ergiebt sich auch mittels der aus einer geöffneten Arterie in der Zeiteinheit ausfliessenden Blutmenge, während man die Spannung durch Regulirung der Oeffnungsgrösse unverändert erhält (Vierordt); der freie Ausfluss ist viel kleiner, als dem Drucke und dem Querschnitt entspricht, weil sich die Oeffnung zusammenzieht (J. R. Ewald). Eine zweckmässige Modification dieses Verfahrens besteht darin, das Blut nicht frei, sondern in einen dünnen Kautschukbeutel abfliessen zu lassen, aus welchem man es in die Gefässe zurückdrücken kann (Ludwig). Noch besser ist es, den Kautschukbeutel in ein Gefäss mit Salzlösung zu stecken, welches mit dem peripherischen Arterienende communicirt; das ausfliessende Blut muss jetzt Salzlösung in letzteres verdrängen, der Ausfluss geschieht also unter normalem Widerstand (Solera & Capparelli). 5. Auch die plethysmographische Curve (p. 78) giebt über die Volumgeschwindigkeit der Arterien Aufschluss, wenn diejenige der Venen constant ist; ihre Differentialquotienten entsprechen den Veränderungen der Geschwindigkeit (Fick); verbindet man den Plethysmographen mit einer empfindlichen Flamme und photographirt deren Bewegung, so erhält man die Curve der Geschwindigkeitsänderungen direct, da die Flamme nur auf Aenderungen der Zuflussgeschwindigkeit reagirt (v. Kries). 6. Ueber Bestimmungen mittels des Leitungswiderstandes injicirter Salzslösungen s. unten sub h.

Die Strömungsgeschwindigkeit ist in den Stämmen grösser als in den Aesten, weil der Gesammtquerschnitt mit der Verzweigung zunimmt (vgl. p. 71). In der Carotis des Hundes beträgt sie 200 bis 750 mm. pro sec.; beim Menschen ist sie unbekannt. Sie nimmt mit der Pulsfrequenz und dem Blutdruck zu, und ist in der gleichen Arterie bei grösseren Thieren grösser. Ausserdem schwankt sie mit der Pulsschwankung auf und nieder (Lortet, vgl. p. 73f.); und es muss beachtet werden, dass die verschiedenen Schichten der Blutsäule ganz ungleiche Geschwindigkeiten haben (p. 72).

An den grösseren Arterien hört man je zwei Töne, einen mit der Pulserweiterung zusammenfallenden und einen mit dem zweiten Herzton synchronischen. Die Ursache derselben ist streitig.

Ueber die Contractilität der Arterien s. unten beim Nerveneinfluss.

f. Die Erscheinungen an den Venen.

Das Manometer zeigt in den Venenstämmen meist einen negativen Druck, der bei der Inspiration besonders stark wird, so

dass bei geöffneter Vene Luft eingesogen werden kann, was freilich meist durch ventilartigen Schluss der Vene selbst verhindert wird. Dieser Lufteintritt ist sehr gefährlich, weil die Luft die Lungencapillaren verstopft und schon durch ihre Anwesenheit im Herzen die Systolen fast unwirksam macht, indem diese die Luft comprimiren anstatt Blut auszutreiben. Bei der Exspiration steigt der Druck und kann sogar positiv werden; letzteres ist besonders bei activer Exspiration mit Hindernissen, z. B. bei geschlossener Stimmritze, beim Blasen, Schreien, Husten der Fall; die Venen schwellen hierbei stark an; ihr Inhalt kann zum Stillstand kommen. Die Ursache all dieser Erscheinungen ist die Saugkraft des Brustkastens (s. Athmung), welche auf die Venen aspirirend wirkt, am stärksten bei der Inspiration. Bei activer Exspiration mit Hindernissen geht der negative Brustdruck in positiven über.

Bei der Dünnwandigkeit der Venen ist ferner häufige Compression derselben durch anliegende Theile, besonders Muskeln, unvermeidlich; jede solche Compression kann aber das Blut, wegen der Venenklappen, nur in der Richtung zum Herzen auspressen, so dass Muskelbewegung den Venenblutlauf befördert.

Die angeführten Momente genügen jedoch noch nicht zur vollständigen Erklärung des Venenblutlaufs. Derselbe geht nämlich auch an Menschen mit Fissura sterni und ferner bei weit geöffnetem Thorax an curarisirten Thieren ungestört von Statten, also ohne Aspiration des Brustkastens und ohne Muskeldrücke. Entweder also muss eine active Saugkraft des Herzens, oder die eigenen Muskeln der Venen wesentlich mitwirken, oder es muss jenseits der Capillaren noch Triebkraft des Herzens bestehen (sog. Vis a tergo).

Neben den oben angeführten respiratorischen zeigen die grösseren Venenstämme auch cardiale Pulsationen (sog. Venenpuls), freilich von unvergleichlich geringerer Intensität als die Arterien; die Curve ist polycrot (Gottwalt, Riegel), die genauere Deutung ist noch zweifelhaft; die Hauptursache ist jedenfalls das bei der Diastole etwas erleichterte Einströmen in den Vorhof, denn der Venenpuls ist auch bei Fissura sterni vorhanden (François-Franck), und seine Curve stimmt mit der Druckcurve des Vorhofs überein (Fredericq); jedoch scheinen auch die übrigen Herztheile auf die im Thorax liegenden Venenstämme etwa wie auf die Luft in den Athemwegen (Cap. II.) etwas einzuwirken.

Manche Venen, z. B. die V. femoralis unter dem Poupart'schen Bande (Braune), werden durch Bewegungen der Glieder abwechselnd erweitert und verengt, so dass sie in Verbindung mit ihren Klappen ein passives Herz darstellen. An der Flughaut der Fledermaus pulsiren die Venen activ (vgl. u. p. 102), ebenso und zwar synchronisch mit den Ventrikeln, bei allen Säugethieren die Hohl- und Lungen-

venenendstücke. — Dass Druck und Geschwindigkeit in den Venen äusserst unregelmässig sind, geht aus dem Obigen hervor. Die häufige zeitweilige Compression einzelner Venen macht die Multiplicität der Venen gegenüber den Arterien verständlich.

g. Die Erscheinungen an den Capillaren.

Der Blutlauf in den Capillaren ist unter dem Microscop an durchsichtigen Theilen (Schwimmhaut, Lunge, Zunge des Froschs, Netz von Warmblütern, Lippenfalten des Menschen) sichtbar, und die Geschwindigkeit an der Ortsveränderung der Blutkörperchen messbar. Die Geschwindigkeit ist im Capillargebiet am kleinsten von allen Theilen des Kreislaufs, weil hier der Gesammtquerschnitt des Gefässsystems am grössten ist (vgl. p. 71 und 82). In den Lungencapillaren muss die Geschwindigkeit nach dem gleichen Princip viel grösser sein als in den Körpercapillaren.

Die Geschwindigkeit ist aus dem p. 72 angegebenen Grunde nicht bei allen Blutkörperchen die gleiche; sie fliessen um so langsamer, je näher der Wand sie liegen. In den feinsten Capillaren, durch welche nur eine einfache Reihe von rothen Blutkörperchen sich hindurchzwängen kann, sieht man diese vielfach ihre Gestalt den Verhältnissen accommodiren; sie ziehen sich in die Länge, biegen und knicken sich an den Theilungsstellen, drängen sich bis zur Unkenntlichkeit der Contouren zusammen, und nehmen dann wieder ihre natürliche Form an. Die mittlere Geschwindigkeit beträgt in der Schwimmhaut etwa 0,5, in der menschlichen Netzhaut (nach entoptischen Messungen, Vierordt; vgl. Sehorgan) etwa 0,6—0,9 mm.

Sinkt der arterielle Druck auf Null (Ohnmacht, Tod), so werden die Capillaren der menschlichen Haut blutleer, indem sie sich unter dem Einfluss der Gewebsspannung in die Venen entleeren; um die Capillaren zu füllen, muss der Blutdruck diese Spannung überwinden (Landerer, Herrnan & Natanson).

Der Blutdruck in den Capillaren kann durch den zur Aufhebung des Bluteintritts erforderlichen äusseren Druck gemessen werden. An der Fingerhaut ist zur Herbeiführung des Erblassens ein Druck von 24—54 mm. Hg erforderlich, je nachdem die Hand gehoben oder gesenkt ist;*) am Ohre 20, am Zahnfleisch des Kaninchens 32 mm. (Ludwig & N. v. Kries). Ausser der Schwere ist noch

*) Dass diese Druckdifferenzen weit kleiner sind, als den Niveaudifferenzen entspricht, erklärt sich dadurch, dass der von der Triebkraft herrührende Druckantheil durch die Lageveränderung ebenfalls beeinflusst, und zwar beim Senken vermindert, beim Heben erhöht wird, indem die Weite der Venen sich ändert (N. v. Kries).

die Herzenergie, die allgemeine Blutfülle, der Weitezustand der Arterien und Venen von grossem und leicht übersehbarem Einfluss. An der Schwimmhaut des Frosches sind zum Verschluss der Capillaren äussere Drücke nöthig, welche zwischen dem zum Verschluss der Venen und dem zum Verschluss der Arterien erforderlichen Drucke liegen; ersterer beträgt etwa 2—3, letzterer etwa 22 mm. Hg (doch wird schon bei 16—17 mm. der arterielle Strom stossweise); das Lumen der Capillaren wird, obwohl sehr variabel, durch äusseren Druck auffallend wenig beeinflusst, was auf eine active Contractilität der Capillarwand deutet (Roy & Brown). Letztere ist schon früher auf Grund directer Beobachtungen behauptet worden (Stricker). Sauerstoffgehalt des Blutes soll die Capillaren verengen, Kohlensäure sie erweitern (Severini).

Sowohl rothe als farblose Blutkörperchen können unter abnormen Verhältnissen die Gefässe ohne Zerreissung der Wand verlassen („Diapedesis"). Der Austritt der rothen geschieht bei Stauungen des Venenabflusses, wobei durch den hohen Druck zunächst das Plasma hinausgepresst wird, dann die Blutkörperchen bis zur Unkenntlichkeit ihrer Contouren zusammengedrückt und endlich wie eine flüssige Masse ausgepresst werden, worauf sie wieder ihre ursprüngliche Form annehmen (Cohnheim). — Farblose Blutkörperchen, allein oder mit wenigen rothen, verlassen die Gefässe bei der Entzündung. Nachdem auf noch unbekannte Weise durch den Entzündungsreiz eine Erweiterung der feinen Arterien und Venen zu Stande gekommen ist, und der Strom in ihnen sich bedeutend verlangsamt hat, bildet sich in letzterem eine Sonderung der farblosen Elemente, welche unmittelbar an der Gefässwand langsam dahinziehen und zuletzt ganz stillstehen, während die rothen in der Axe des Gefässes weiterfliessen. In den Venen und Capillaren sieht man jetzt die farblosen Körperchen unter amöboiden Bewegungen die Gefässwand durchsetzen, worauf sie aussen als „Eiterkörperchen" erscheinen (Cohnheim). Ob der Austritt durch active amöboide Bewegungen (Cohnheim) oder durch eine Art Filtration (Hering, Samuel) geschieht, ist noch nicht entschieden. Er scheint stets durch morphologisch vorgebildete Oeffnungen zwischen den Epithelien („Stomata"), oder wenigstens durch die Epithelfugen zu erfolgen, durch welche die Körperchen zunächst in das lymphatische Saftcanälchensystem gelangen (Arnold u. A.)

h. Dauer des Blutumlaufs, Secundenvolum desselben und Schlagvolum des Herzens.

Um die Zeit zu messen, in welcher ein Bluttheilchen die ganze Kreisbahn durchläuft, injicirt man ein leicht nachweisbares Salz in das centrale Ende einer Vene und bestimmt die Zeit, nach welcher es in den aus dem peripherischen Ende derselben Vene in kurzen Intervallen entnommenen Blutproben nachzuweisen ist (Eduard Hering); die zuerst nachweisbaren Spuren der Salzlösung können nur durch das rechte Herz, die Lungencapillaren, das linke Herz und die Arterie

und das Capillargebiet der gewählten Vene an den Ort der Prüfung gelangt sein, haben also einen ganzen Kreislauf durchgemacht. Der Kreislauf (durch die Kopfgefässe) beansprucht nach solchen Versuchen beim Hunde 15,2 Secunden, überhaupt etwa die Zeit von 27 Herzschlägen, was für den Menschen $22^1/_2$ Secunden heissen würde (Vierordt); andere Bestimmungen weichen hiervon bedeutend ab. Von zeitlichen Aenderungen der Pulsfrequenz (z. B. Vagusdurchschneidung) ist die Umlaufszeit in hohem Grade unabhängig (Ed. Hering).

Zur Injection benutzt man Ferrocyankalium, besser (Hermann) das ungiftige Ferrocyannatrium. Die Blutproben werden auf einer rotirenden Scheibe, welche mit Näpfchen besetzt ist (Hering), oder auf einem vor der Vene vorüberziehenden Papier (Hermann) aufgefangen und mit Eisenchlorid untersucht. Gegen die Methode wird eingewendet, dass das Salz durch Diffusion schneller in das ausfliessende Blut gelangen könne, als durch den Blutlauf (unwahrscheinlich), ferner, dass das erste Salz wohl nur die Geschwindigkeit der Axenschichten erkennen lässt (s. p. 72). Statt der Salzlösung kann man (bei Säugern) auch Taubenblut injiciren und die Blutproben auf elliptische Körperchen untersuchen (Smith). Eine andere Methode (Stewart) besteht in der Injection einer Salzlösung, welche bei ihrer Ankunft an einer entfernten Gefässstelle deren galvanischen Leitungswiderstand herabsetzt; auf diese Weise kann man auch die Uebertragungszeit zwischen beliebigen Gefässstellen bestimmen.

Da in der Zeit eines (mittleren) Blutumlaufs die ganze Blutmenge durch jeden Gesammtquerschnitt des Gefässsystems — und ebenso, wenn auch discontinuirlich, durch das Herz — gehen muss, so besteht die einfache Beziehung $V = vT$, worin V das Volum der Blutmasse, T die Umlaufszeit in Secunden, und v das in der Secunde durch den Querschnitt gehende Blutvolum, oder das Secundenvolum des Kreislaufs. Letzteres lässt sich aber auf diesem Wege nur sehr ungenau bestimmen, da V und T nur annähernd bekannt sind. Nimmt man $V = 5{,}6$ Liter (p. 58) und $T = 22^1/_2$ (s. oben), so ergiebt sich $v = 248{,}9$ Ccm. Die systolische Ausgabe der Herzkammer oder das Schlagvolum (débit systolique) ergiebt sich aus dem Secundenvolum durch Division mit der Pulszahl pro Secunde, oder auch direct durch Division der Blutmenge mit der Zahl der Pulse während eines Umlaufs, also unter obigen Annahmen zu $5600/27 = 207{,}4$ Ccm.

Genauer und directer erhält man die wichtigen Grössen des Secundenvolums und des Schlagvolums bei Thieren, indem man ersteres in einem Gesammtquerschnitt, z. B. in der Aorta, nach der Ausflussmethode oder mit der Stromuhr bestimmt (p. 81f.), und mittels der Pulsfrequenz daraus das Schlagvolum berechnet. Auch kann man aus der Volumschwankung des Conus ventriculorum im Plethysmographen

(p. 70) das Schlagvolum beider Ventrikel direct ermitteln (Roy & Adami). Dasselbe ergab sich auf ersterem Wege zu $^1/_{400}$ (Volkmann), nach Andern (Howell & Donaldson) zu $^1/_{700}$ des Körpergewichts. Auf den Menschen übertragen würde dies $175^1/_2$, resp. 100 grm. ausmachen.

Zum genannten Zweck hat man bein Hunde auch wohl die Aorta durch eine Art Stromuhr direct mit einer Vene verbunden, d. h. einen Kreislauf hergestellt, der nur aus Herz und Lungen besteht (Smith, Stolnikow u. A.). Die Ausmessung des Schlagvolums durch Füllung des Leichenventrikels ist unzulässig, schon weil die Starre die Capacität vermindert, und weil es unsicher ist, ob die Kammer sich bei der Systole völlig entleert, wie man vielfach annimmt. Für eine unvollständige Entleerung wird dagegen geltend gemacht, dass Veränderungen des Arteriendrucks nur das diastolische Herzvolum, aber nicht das Schlagvolum beeinflussen; also müsse ersteres grösser als letzteres, d. h. die Entleerung unvollständig sein (Roy & Adami, Johansson & Tigerstedt). Ein ähnlicher Schluss wird aus der Gestalt der cardiographischen Curve gezogen (Hoorweg; derselbe schätzt das Schlagvolum, wie schon Young zu nur 45—50 grm., und entsprechend niedrig auch die Herzarbeit, vgl. p. 76f.). Der Grund der unvollständigen Entleerung kann einmal darauf beruhen, dass die ganz contrahirte Kammer noch Lumen hat (vgl. p. 65), dann aber auch darauf, dass die Semilunarklappen sich schon vor Beendigung der Systole schliessen (indem die Kraft gegen Ende abnimmt). Letzteres wird aber auf Grund directer Versuche bestritten, es giebt kein Stadium am Ende der Systole, wo der Arteriendruck grösser wäre als der Kammerdruck (Hürthle, vgl. p. 70, Anm.).

Auf das Schlagvolum hat der venöse Zufluss zum Herzen entscheidenden Einfluss (Howell & Donaldson, Roy & Adami). Mit Aufhebung des venösen Drucks wird es Null, woraus man geschlossen hat, dass das Herz kein Blut ansaugt (Donaldson, vgl. p. 67). Der arterielle Druck ist, wie schon bemerkt, ohne Einfluss. Ueber sonstige Einflüsse auf das Schlagvolum ist noch wenig Sicheres bekannt; bei erhöhter Füllung des Gefässsystems wird es compensatorisch vergrössert (Johansson & Tigerstedt).

Auf den venösen Zufluss zum linken Herzen und somit auf das Schlagvolum und den Aortendruck sollte eigentlich auch der Lungenkreislauf grossen Einfluss haben. In der That werden hierauf die respiratorischen Schwankungen des Arteriendrucks zum Theil zurückgeführt (p. 80). Dagegen erweist sich starke Verengerung der Lungenarterie ohne Einfluss auf den Aortendruck (Lichtheim; neuerdings bestritten von Landgraf).

i. Die Verblutung.

Durch Ausfluss des Blutes aus geöffneten Gefässen tritt der Tod ein (Verblutung), und zwar schon lange vor Verlust der ganzen Blutmasse, welche überhaupt nicht ausfliessen kann, weil der Herzstillstand, und schon vorher häufig ein contractiler Verschluss der

Gefässe, den Ausfluss unterbricht. Je grösser der Blutdruck in dem eröffneten Gefässe, um so schneller erfolgt die Verblutung; also am schnellsten aus grossen Arterien. Der sinkende Druck macht die Blutung immer langsamer; zuletzt kann sie durch Gerinnung zum Stillstand kommen, was bei Venen die Regel ist. Arterien bluten über 6 mal so stark als die entsprechenden Venen. Der Stillstand der Blutung tritt meist schon ein, wenn etwas über die Hälfte der Blutmenge ausgetreten ist. Dem Verblutungstod gehen Convulsionen vorauf; über diese vgl. Cap. II.

Ueber das Verhalten des Blutdrucks bei der Blutentziehung s. p. 81, über den Blutersatz durch Transfusion p. 58.

7. Der Einfluss des Nervensystems auf den Blutumlauf.

a. Die Contractilität und Innervation des Herzens.

1) Die intracardialen Centren und der Herzmuskel.

Die meisten Versuche über diesen Gegenstand sind, da sie directe Eingriffe auf das Herz erfordern, am ausgeschnittenen Froschherzen angestellt. Ausser directer Beobachtung wird graphische Registrirung angewandt, entweder durch einfaches Auflegen von Fühlhebeln oder durch Verbindung der Herzhöhle mit einem schreibenden Manometer; im letzteren Falle wählt man als Inhaltsflüssigkeit eine für das Herz möglichst indifferente; will man aber die Wirkung von Flüssigkeiten auf den Herzschlag prüfen, so ist es zweckmässig, diese in das Herz einzufüllen und nach Bedürfniss durch ein Seitenrohr zu erneuern (am besten ist die Canüle zweiwegig bis zu ihrer im Herzen liegenden Mündung). Da die Erneuerung der Flüssigkeit die Registrirung hindert, so ist es am besten, das Herz in eine ganz geschlossene Kapsel einzufügen, welche nur die Canüle durchlässt, und diese Kapsel mit einem Schreibmanometer zu verbinden (entsprechend der Pericardialmethode p. 70). In neuerer Zeit hat man auch das Warmblüterherz in isolirtem Zustande dem Versuche zugänglich gemacht, indem man es künstlich mit Blut speiste, welches in den Lungen (bei rhythmischer Aufblasung derselben) arterialisirt wurde.

Das aus dem Körper entfernte oder von allen zu ihm tretenden Nerven getrennte Herz schlägt noch eine Zeit lang fort; bei kaltblütigen Thieren tagelang, bei warmblütigen so lange für die Zufuhr sauerstoffhaltigen Blutes gesorgt ist. Seine Bewegungen müssen daher, wenigstens zum Theil, durch Vorrichtungen, die in ihm selbst gelegen sind, ausgelöst werden. Auch zerstückelte Herzen schlagen im Allgemeinen weiter. Jedoch bleibt die abgeschnittene Kammerspitze des Froschherzens stehen; nähere Untersuchung zeigt, dass dieselbe nur aus Muskelfasern besteht, während die übrigen Herzabschnitte gangliöse Geflechte enthalten (Remak). Da nun überhaupt ein ganglienfreies Herzstück niemals automatisch schlägt, so muss die Automatie des Herzens von den in ihm enthaltenen Ganglienzellen herrühren. Fraglich aber ist, ob alle Ganglienzellen des Herzens auto-

matisch motorische Function besitzen, da bei bestimmten Arten der Zerstückelung einzelne Herztheile stillstehen, obgleich sie Ganglien enthalten (Stannius; Näheres s. p. 92). Ferner könnte es fraglich erscheinen, ob die automatische Erregung der Ganglienzellen die einzelnen rhythmischen Impulse giebt, oder continuirlich wirkt; denn die Herzmusculatur hat die Eigenschaft, auch auf continuirliche Reize mit rhythmischen Contractionen zu antworten (Ludwig mit Merunowicz u. A.). Jedoch ist zu beachten, dass die geordnete Aufeinanderfolge der Contraction der einzelnen Herzabtheilungen, deren Musculaturen getrennt sind, nur durch nervöse Einrichtungen erklärbar ist. Jede Pulsation einer Herzabtheilung wird also durch eine nervöse Einwirkung ausgelöst.

Der beim Frosche selbstständig pulsirende Aortenbulbus ist völlig ganglienlos; er geräth, abgetrennt, durch continuirliche Reize in rhythmische Contraction, und zeigt überhaupt alle Eigenschaften (s. unten) eines ganglienfreien Herzstücks, z. B. der Herzspitze (Engelmann). Die Herzen vieler Mollusken pulsiren ohne Ganglien (Foster, Biedermann). Der Herzmuskel scheint also bei niederen Thieren auch rein automatisch arbeiten zu können. Aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen werden die Herzganglien neuerdings sogar als sämmtlich nur sensibel erklärt (His, Romberg).

Besondere Eigenschaften des Herzmuskels.

Der Herzmuskel zeigt in vielen Hinsichten ein anderes Verhalten als gewöhnliche Muskeln (vgl. Cap. VII.). Die Zuckung ist ziemlich langsam im Vergleich mit anderen quergestreiften Muskeln. Die Contractionsgrösse wächst nicht mit der Reizstärke, sondern erreicht beim schwächsten, überhaupt wirksamen Reize sogleich ihr Maximum (Bowditch, Kronecker). Unzureichende Reize können bei rhythmischer Wiederholung durch Summation wirksam werden (v. Basch). Jede Contraction, sei sie spontan oder durch einen Reiz entstanden, hinterlässt ferner ein kurzes Stadium herabgesetzter oder unterdrückter Erregbarkeit (Marey u. A.) (refractäre Periode, compensatorische Pause nach künstlichen Extracontractionen), womit es zusammenhängt, dass rhythmische Reize häufig zu schnell sind, um isochrone Pulsationen hervorzurufen, und niemals zu tetanischer Contraction führen. Sie wirken vielmehr von einer gewissen Frequenz ab wie ein continuirlicher Reiz, den der Herzmuskel mit einem selbstständigen Pulsationstempo beantwortet. Die letztere, merkwürdigste Eigenschaft des Herzmuskels wurde zuerst an der ganglienlosen Herzspitze beobachtet, welche in Versuchen mit dem schreibenden Manometer selbstthätig pulsirte (Merunowicz). Diese anfänglich für automatisch gehaltene Thätigkeit tritt aber an der ganz normal im Kreislauf befindlichen, aber vom

Ventrikel abgequetschten Herzspitze nicht ein (Heidenhain, Bernstein), kann also nur auf einer durch das Versuchsverfahren bedingten continuirlichen Reizung beruhen, welche entweder in abnormer Spannung durch den Druck der Flüssigkeit (Luchsinger, Gaskell), oder in chemischer Reizwirkung der letzteren besteht; in der That ist die Zusammensetzung der Flüssigkeit entscheidend (Stiénon, Gaule, Langendorff u. A.). Auch constante Ströme bewirken rhythmisches Pulsiren.

Die nächstliegende Erklärung dieser Erscheinungen ist die, dass die Spannkräfte des Herzmuskels durch jede Contraction nahezu erschöpft werden (daher die refractäre Periode), wozu vielleicht beiträgt, dass die Contraction stets maximal ist. Bei continuirlicher Reizung tritt daher nach jeder Zuckung eine Pause ein, bis die Spannkräfte wieder in erforderlichem Maasse angesammelt sind. Diese Verhältnisse erinnern an ähnliche Eigenschaften nervöser Centralorgane; die Herzmuskelzelle scheint eine gewisse functionelle Selbstständigkeit, wie sie niederen Protoplasmagebilden zukommt, bewahrt zu haben. Dass aber diese Eigenschaft nicht für die Erklärung der normalen Pulsation verwendet werden kann, ist schon oben hervorgehoben.

Die diastolische Erschlaffung des Herzmuskels ist nicht absolut vollständig (s. unten bei den Hemmungsnerven). Zuweilen, besonders an den Vorhöfen der Schildkröte, schwankt dieselbe periodisch, so dass die Pulsationen auf eine wellenförmige Grundlinie aufgesetzt erscheinen (Stefani, Fano); ähnlich verhält sich auch die Curve der Actionsströme (Fano; vgl. Cap. VII.). Man bezeichnet den Contractionsgrad, welcher hiernach in der Diastole noch bestehen bleibt, als Tonus des Herzmuskels.

Bringt man während der Herzcontraction an einer Stelle einen mechanischen Reiz an, so zeigt sich eine locale Erschlaffung (Schiff, Rossbach u. A.), welche von den Einen als Folge mechanischer Schädigung, von Anderen als active Diastole (vgl. p. 68), von Einzelnen als Folge schnellerer Beendigung der Contraction in Folge localer Erregbarkeitszunahme gedeutet wird.

Wird ein ruhendes Herzmuskelstück an einer Stelle gereizt, so pflanzt sich die Contraction durch die ganze Continuität nach allen Richtungen fort. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit kann sowohl durch mechanische Mittel, wie auch durch die Actionsströme (Cap. VII.) gemessen werden und beträgt 10—30 mm. p. Sec. (Engelmann, Marchand; nach Sanderson & Page dagegen 125 mm.). Ueber die Grenze zweier Herzabtheilungen, wo die Musculatur unterbrochen ist (p. 62), pflanzt sich die Contraction dagegen nur durch nervöse Zwischenglieder fort (s. unten).

Bedingungen und directe Beeinflussung des Herzschlages.

Bedingungen des spontanen Herzschlages sind: Versorgung mit

Sauerstoff und mit gewissen im Blute enthaltenen Nährstoffen, sowie gewisse Temperaturen (Ludwig, Volkmann, Goltz u. A.). Bei der Erstickung steht das Herz still.

Die ernährenden Gefässe des Herzens sind die Coronararterien. Das Froschherz besitzt jedoch keine Gefässe, sondern wird durch das in das trabeculäre Gefüge eindringende Blut ernährt. Verschluss einer einzelnen Coronararterie kann nach kurzer Zeit das ganze Herz zum Stillstand bringen (Cohnheim & v. Schulthess), eine noch nicht aufgeklärte Erscheinung. Alle Ernährungsstörungen schädigen den linken Ventrikel schneller als den rechten, wodurch Stauungen im Lungenkreislauf und Lungenödem entstehen (Samuelson, S. Mayer).

Die Ernährungsbedingungen sind in letzter Zeit am Froschherzen genauer festgestellt worden (Stiénon, Gaule, Kronecker mit Martius und v. Ott). Durchspülung mit indifferenter Kochsalzlösung bringt das Herz zum Stillstand; alle Flüssigkeiten, welche Serumalbumin enthalten, unterhalten die Schlagfähigkeit. Jedoch ermüdet das Herz bald, wenn nicht durch häufigen Wechsel oder durch Zusatz von Alkali für Beseitigung der Ermüdungsstoffe (Cap. VII.), besonders der Kohlensäure, gesorgt wird. Ueber die Einwirkung von Giften s. unten.

Temperaturen unter 0—4° und über 30—40° C. heben die Pulsationen des Froschherzens auf (Schelske, E. Cyon). Die Frequenz der Schläge wächst mit steigender Temperatur bis nahe an die Grenztemperatur. Die Intensität der Contractionen ist bei niedrigen und mittleren Temperaturen am grössten und ziemlich beständig; über 20—30° nimmt sie ab. Die oben (p. 90) erwähnten Tonusschwankungen hören in der Wärme auf. Plötzliche Einwirkung hoher Temperaturen bewirkt die Erscheinungen der Vagusreizung (s. unten). — Im Wärmestillstand bringt Reizung am Sinus (welche sonst durch Vagusreizung Stillstand herbeiführt) anhaltende Systole der Ventrikel hervor (E. Cyon).

Ueber die Wirkungen electrischer Reize s. unten p. 93f.

Streitig ist es, ob auch der Blutdruck einen Einfluss auf die Schlagfolge hat. Erhöht man (bei durchschnittenen Herznerven, um die Wirkungen vom Gehirn her auszuschliessen) den Blutdruck, z. B. durch Verschluss der Aorta, oder durch Verengerung der feinen Arterien (durch Reizung des Gefässcentrums oder einflussreicher Gefässnerven), so wird bei warmblütigen Thieren die Pulsfrequenz erhöht, während Abnahme des Blutdrucks sie vermindert (C. Ludwig & Thiry); diese Angabe wird auch für das Froschherz (M. Ludwig & Luchsinger, Fodera) und für das Schneckenherz (Biedermann) gemacht und daraus erklärt, dass nach einem

allgemeineren Gesetze die Erregbarkeit mit der Dehnung zunimmt (vgl. Cap. VII. und X.). Dagegen findet Marey umgekehrt am Kaltblüterherzen innerhalb gewisser Grenzen Abnahme der Frequenz mit zunehmendem Druck, so dass die Arbeit constant bleibt. Andere finden am isolirten Kalt- oder Warmblüterherzen, wenn der venöse Zufluss constant erhalten wird, die Pulsfrequenz vom Druck völlig unabhängig (Martin mit Howell, Warfield u. A.). Ebenso verschieden sind die Angaben über den Einfluss des Blutdrucks auf das Schlagvolum (p. 87); beim Froschherzen soll es mit steigendem Druck abnehmen (Dreser), beim Warmblüter constant bleiben (Roy & Adami) oder sogar, wenigstens bei mässigen Drücken, compensatorisch steigen (Johansson & Tigerstedt). Bei erhaltenen Vagis macht erhöhter Aortendruck langsamere und stärkere Pulsationen (Mc William). Aeusserer Druck im Pericard kann durch Verhinderung der Diastole das Herz unwirksam machen (Knoll; vgl. p. 67).

Anordnung und Eigenthümlichkeiten der intracardialen Nervencentra.

Ueber die Anordnung der nervösen Apparate im Herzen ist noch wenig Sicheres ermittelt, da sowohl die Trennungs- wie die Reizversuche zweideutige Resultate geben, besonders in Folge der Einmischung der Hemmungsnerven. An einem ruhenden, aber noch erregbaren Herzen bewirkt ein einzelner mechanischer, chemischer oder electrischer Reiz meist eine geordnete Pulsation der Herzabtheilungen in normaler Reihenfolge, oft eine Reihe solcher Pulsationen. Dies kann nur auf nervösen Verbindungen der gangliösen Centra der Herzabtheilungen beruhen. Die Reize wirken auf die innere Herzoberfläche am leichtesten.

Beim Froschherzen liegt der hauptsächlichste Ganglienhaufen (Remak'scher Haufen) in der Wand des Hohlvenensinus, nach dessen Abtrennung das Herz stillsteht, während der Sinus weiter pulsirt (Stannius); auch bringen Schädlichkeiten, welche nur den Sinus treffen, das Herz zum Stillstand (v. Bezold). Ein zweiter Ganglienhaufen (Bidder'scher Haufen) liegt in der Gegend der Atrioventricular grenze; wird in dieser Gegend das vom Sinus befreite, stillstehende Herz durchtrennt, so schlägt derjenige Theil wieder rhythmisch, in welchem der Haufen geblieben ist, gewöhnlich der Ventrikel, zuweilen aber die Vorkammern, oder auch beide Theile. Diese Pulsationen sind aber vorübergehend und scheinen auf mechanischer Reizung des Bidder'schen Centrums zu beruhen. Das ruhende sinuslose Herz lässt sich durch einen Stich in der Atrioventricular grenze in vorübergehende Pulsationen versetzen (H. Munk).

Die Erklärung des Stannius'schen Versuches ist sehr streitig. Die Einen (Heidenhain u. A.) schreiben den Stillstand nach Abtrennung des Sinus der mechanischen Reizung der durch den Sinus verlaufenden hemmenden Vagusfasern

oder vielleicht Hemmungscentra (s. unten) zu; für diese Deutung spricht, dass Reizung des Sinus oft anhaltenden Stillstand bewirkt. Andere schreiben den Sinusganglien die eigentliche Automatie zu, und lassen den Bidder'schen Haufen nur secundär auf Reize, welche von jenen kommen, oder in Folge abnormer directer Reize (s. oben) agiren. In der That ist der Rhythmus der Kammer durchaus von dem der voranliegenden Herztheile abhängig, was gegen eine unabhängige Automatie der Kammerganglien spricht. Ferner pulsirt der isolirte Sinus so schnell wie das ganze Herz, der isolirte Vorhof dagegen viel langsamer (Lovén, Tigerstedt & Strömberg). Die Durchtrennung der zwischen den Ganglienhaufen eingeschalteten Verbindungsstränge, z. B. in der Vorhofsscheidewand, stört die Aufeinanderfolge der Contractionen (Eckhard u. A.). Ja es wird sogar angegeben, dass diese Verbindungen auch rückwärts die Contraction fortpflanzen (H. Munk). Ferner bewirkt Compression zwischen Vorkammer und Kammer, dass letztere nicht mehr auf jede Vorhofssystole, sondern aussetzend nur auf jede zweite, dritte oder vierte eine Systole macht (Gaskell), ein Verhalten, das auch bei manchen Giftwirkungen und bei gewissen Graden von Vagusreizung (Mc William) beobachtet wird. Ueberhaupt sind für die Frequenz der einzelnen Herztheile nur Einwirkungen auf den Sinus massgebend (Gaskell). Am embryonalen Herzen des Hühnchens schreitet die Pulsation vom Vorhofs- zum Kammerabschnitt peristaltisch fort, niemals umgekehrt (Fano). Eine dritte Annahme (v. Bezold, Schmiedeberg) erklärt den Stillstand des Herzens nach Abtrennung des Sinus aus Hemmungscentren in den Vorkammern, welche nach Abtrennung eines Theiles der bewegenden Ganglien (mit dem Sinus) über die noch vorhandenen im Ventrikel den Sieg davontragen; diese Annahme würde erklären, warum der abgetrennte Ventrikel wieder schlägt. Ueber einige toxicologische Thatsachen, welche für die Annahme hemmender Ganglien im Herzen angeführt werden, s. bei den Hemmungsnerven.

Auch am Säugethierherzen hat man mittels einer Klemme, welche ein Messer einzuführen gestattete, die Verbindungen zwischen Vorkammern und Kammern durchtrennt, wonach beide Theile weiter schlagen (Tigerstedt). Die Kammern haben also ein selbstständiges Centralorgan. Der Sitz desselben soll in der Scheidewand, zwischen oberem und mittlerem Drittel sein; ein Stich in diese Stelle hebe die Rhythmik auf, so dass nur noch fibrilläre Zuckungen erfolgen (Kronecker & Schmey).

Gegen Schädigungen aller Art (Verletzungen, electrische Einwirkungen, abnorme Ernährungsverhältnisse, s. oben) sind die Herzcentra sehr empfindlich. Namentlich tritt Aussetzen einzelner Pulse, oder ganzer Reihen von Pulsen auf; im letzteren Falle sind »Gruppen« von Pulsen durch längere Pausen getrennt (Luciani). Galvanische Ströme bewirken, wenn sie schwach sind, meist Beschleunigung; starke Ströme dagegen, namentlich tetanisirende, vernichten die Rhythmik; es bleiben nur wirkungslose wühlende Bewegungen übrig (Ludwig & Hoffe, S. Mayer).

Das Froschherz ist gegen Ströme weit weniger empfindlich als das Warmblüterherz, und erholt sich nach der Oeffnung, letzteres nicht (Hermann & Neumann); auch ist das Wühlen weniger regellos, meist laufen Wellen in der Richtung des Stromes ab (Bernstein u. A.); der aufsteigende Strom wirkt am Säugethierherzen stärker als der absteigende (Neumann).

2) Hemmende Herznerven (verlangsamende und erschlaffende).

Der Vagus hat die merkwürdige Eigenschaft, bei anhaltender (mechanischer, chemischer oder electrischer) oder rhythmischer Reizung die Herzcontractionen zu verlangsamen und bei starker Reizung Stillstand des ganzen Herzens in Diastole zu bewirken (Ed. Weber, Budge). Der Vagus ist also für das Herz ein Hemmungsnerv, der wahrscheinlich nicht auf die Muskelfasern des Herzens, sondern auf die motorischen Ganglien seine Wirkung ausübt.

Beide Vagi haben meist ungleich starke Wirkung. Ist der eine Nerv erschöpft, so schlägt das Herz wieder, kann aber in der Regel durch den anderen Vagus von Neuem zum Stillstand gebracht werden. Während des Stillstandes macht directe Herzreizung eine einzelne Pulsation, jedoch nicht mehr bei starker Vagusreizung (Eckhard, Schiff). Bei schwacher Reizung wird zuweilen nur der Vorhofsschlag verlangsamt (Johansson & Tigerstedt), jedoch wird auch das Umgekehrte beobachtet, d. h. es setzen einzelne Kammerschläge aus (Mc William). Im Beginn der Vagusreizung erfolgt meist noch eine Contraction im alten Tempo, ehe die Verlangsamung oder der Stillstand eintritt; ebenso überdauert die Verlangsamung die Reizung eine Zeit lang; die Wirkung des Vagus hat also ein beträchtliches Latenzstadium und eine Nachwirkung (Donders). Bei neugeborenen Thieren ist die Vagusreizung zuweilen unwirksam (v. Anrep), ebenso bei Kaltblütern und bei Winterschläfern im Winterschlaf.

Die Wirksamkeit der Vagi wird durch zahlreiche Einwirkungen auf das Herz beeinflusst. Kälte hebt dieselbe auf, Wärme scheint sie zu begünstigen (p. 91). Erhöhter Druck im Herzen vermindert die Vaguswirkung (Ludwig & Luchsinger), und verhindert den Stanniusschen Stillstand (Gaglio); überhaupt thun dies alle auf das Herz excitirend wirkenden Eingriffe. Die Wirksamkeit der Vagi wird ferner durch zahlreiche Gifte aufgehoben, besonders durch Curäre, Nicotin und Atropin. Nicotin bewirkt vorher die Erscheinungen der Vagusreizung (Verlangsamung oder Stillstand).

Die Meisten fassen diese Einwirkungen als Lähmung der Endigungen des Vagus im Herzen auf; Nicotin würde hiernach dieselben zuerst reizen und dann lähmen, Muscarin, welches diastolischen Herzstillstand macht (Schmiedeberg), die-

selben reizen. Da ferner der Nicotinstillstand durch Curare und Atropin beseitigt wird, der Muscarinstillstand dagegen nur durch Atropin, so wird angenommen (Schmiedeberg), das das Muscarin und Atropin auf mehr peripherische Hemmungsapparate des Herzens reizend resp. lähmend wirke, als Nicotin und Curare; etwa die ersteren auf gangliöse Hemmungscentra, die letzteren auf die zu diesen tretenden Vagusendigungen, also eine ähnliche Annahme, wie die auf Grund der Zerstückelungsversuche von Einigen gemachte (p. 93). Jedoch wird neuerdings dieser Anschauung widersprochen (Luchsinger u. A.), indem die Stillstände als Lähmungszustände der motorischen Apparate und die sie beseitigenden Einwirkungen als Reizung derselben aufgefasst werden; der Unterschied in den Wirkungen der Gruppe Nicotin—Curare einerseits, Muscarin—Atropin andererseits wäre hiernach ein nur gradueller, die letzteren Gifte die intensiveren.

Mit der Frage, ob die Vagi direct hemmend auf die motorischen Centra, oder umgekehrt excitirend auf Hemmungscentra wirken, hängt die andere zusammen, ob sich ein Angriffspunct der Vagi im Herzen anatomisch oder durch Zerstückelungsversuche nachweisen lasse. Anatomisch lassen sich die Vagusfasern bis zu den Atrioventricularganglien verfolgen (die feinen an der Ventrikelaussenfläche des Säugethierherzens verlaufenden Fasern sind sensibel, Wooldridge), und Manche nehmen an, dass die Vagi auf alle Ganglien hemmend wirken. Andere lassen sie nur auf Sinus und Vorkammer oder nur auf das Hauptganglion des Sinus (p. 92f.) wirken, wofür u. A. angeführt wird (Klug; Sewall & Donaldson), dass zur Hemmung der Vorkammern schwächere Reizung genüge, als zu der der Kammer, und dass die Verminderung der Vaguswirkung durch Spannung der Herzwand (s. oben) nur eintrete, wenn die Sinus- oder Vorhofswand gespannt wird. Dass nach Abklemmung der Vorhöfe von den Kammern der Vagus auf letztere nicht mehr wirkt (Wooldridge, Tigerstedt), würde sich schon aus dem anatomischen Verlaufe der Vagusfasern erklären; ebenso dass am Froschherzen Reizung des Sinus die Erscheinungen der Vagusreizung macht.

Neben der Verlangsamung tritt auch eine Schwächung der Herzschläge bei der Vagusreizung ein; bei gewissen Reizungsarten, z. B. durch rhythmische Inductionsschläge, kann sogar Schwächung ohne Verlangsamung erfolgen (Coats, Gaskell, Heidenhain). Bei der Schildkröte rühren beide Wirkungen von verschiedenen Vagusfasern her, welche verschiedenen Verlauf im Herzen haben (Gaskell).

Ausserdem scheint die Vagusreizung die Diastole zu verstärken, was man schon an dem platteren Daliegen des Herzens im Vagusstillstande sieht (Heidenhain, Stefani); nach letzterem soll, wenn bei erhöhtem Druck im Herzbeutel die Diastole verhindert wird (p. 67), Vagusreizung dieselbe wiederherstellen, was als »active Diastole« (p. 68) zu deuten wäre.

Sehr wahrscheinlich ist es daher, dass dem Vagus ausser seiner verlangsamenden Wirkung auf die Herzganglien noch eine besondere Wirkung auf den Herzmuskel zukommt, und zwar durch besondere Fasern. Im Sinne des p. 90 Gesagten könnte man die letztere Wir-

kung als eine Verminderung des Tonus, d. h. des in der Diastole bleibenden Contractionsgrades bezeichnen. Uebrigens werden die p. 90 erwähnten Tonusschwankungen der Vorkammern durch Vagusreizung nicht beeinflusst (Fano).

Manche Autoren beziehen auch die Wirkung des Vagus auf den Rhythmus, wie auch die Einwirkungen der oben genannten Gifte, gar nicht auf nervöse Apparate des Herzens, sondern auf dessen Musculatur, welche z. B. auch auf directe Reize schwächer reagiren soll (Mc William). Jedoch sind diese Theorien noch nicht klar genug, um hier entwickelt zu werden. Eine Anzahl Gifte wirken dagegen sicher auf den Herzmuskel ein, indem sie den Tonus steigern, d. h. die Erschlaffung unvollständiger machen (Verkürzungsrückstände, vgl. Cap. VII.) und endlich systolischen Stillstand oder Todtenstarre hervorbringen; am dickwandigen Ventrikel tritt diese permanente Contraction früher auf als an den Vorhöfen, welche daher länger pulsiren; so wirken Veratrin, Antiarin, Digitalin (nach Gaskell und Ringer auch die Alkalien). Nach Durchschneidung der Vagi unterhalb des Abgangs der Kehlkopfnerven werden bei Warmblütern Veränderungen am Herzfleisch beobachtet, welche einem trophischen Einfluss des Nerven zugeschrieben werden (Eichhorst, Fantino, Timofeew). — Ueber beschleunigende und verstärkende Wirkungen des Vagus s. sub 3).

Ueber die Wirkung des Vagus auf die electromotorischen Eigenschaften des Herzens s. Cap. VII.

Tonus der Hemmungsapparate.

Bei Warmblütern bewirkt Durchschneidung eines, noch mehr beider Vagi Beschleunigung der Herzschläge. Die Vagi sind also bei Warmblütern beständig (tonisch) von ihrem Centralorgan im Kopfmark*) aus erregt. Directe Reizung dieses Centrums macht bei allen Wirbelthieren Verlangsamung und Stillstand. Ausserdem bewirkt Reizung vieler sensibler Nerven, ebenso Klopfen der Bauch-eingeweide (Goltz), Herzstillstand, ein Erfolg, der nach Durchschneidung der Vagi wegfällt. Das Centrum steht also unter reflectorischer Wirkung zahlreicher Nerven, von deren beständiger Erregung der Tonus der Vagi bei Warmblütern herzurühren scheint (Bernstein).

Reflectorischer Herzstillstand ist bei folgenden Nerven beobachtet: Bauch und Halsstrang des Sympathicus, Splanchnicus, Vagus selber (ein Vagus central gereizt, der andere intact gelassen), die gewöhnlichen sensiblen Nerven. — Der Vagustonus wechselt auch aus centralen Ursachen; bei manchen Thieren, besonders beim Hunde, ist er in der Inspiration vermindert**), die Pulsfrequenz also erhöht (p. 80).

*) Kopfmark wird in diesem Werke, einem Vorschlage von Goltz entsprechend, für die schleppenden Ausdrücke verlängertes Mark, Medulla oblongata, gesagt.

**) Die respiratorische Schwankung des Vagustonus verschiebt sich wegen des Latenzstadiums (p. 94) zeitlich in ihrer Wirkung auf die Pulsfrequenz, so dass einerseits nicht ganz klar ist, ob central die schwächere Erregung mit der Erregung der Inspiration oder der Exspiration zusammenfällt, andrerseits das sehr verschiedene Verhalten der Thierarten begreiflich wird.

Stark vagusreizend wirkt die Dyspnoe (Traube, Donders), ebenso Blutandrang zum Gehirn (hiervon ist die p. 71 erwähnte Pulsverlangsamung beim Liegen wenigstens zum Theil herzuleiten, da sie nach Durchschneidung der Vagi geringer wird). Aufblasung der Lunge beschleunigt den Puls durch Herabsetzung des Vagustonus. — Starke sensible Reizung hemmt die Reflexe auf den Vagus, wie alle anderen Reflexe. — Bei Neugeborenen fehlt der Tonus der Vagi (Soltmann), ebenso im Winterschlaf.

3) Beschleunigende und verstärkende Herznerven.

Reizung des Kopfmarks (nach Durchschneidung der Vagi) oder des Halsmarks bewirkt Zunahme der Pulsfrequenz durch Beschleunigungsnerven (Acceleratoren), welche durch die Rami communicantes der unteren Cervicalnerven und das Ganglion stellatum in den Plexus cardiacus eintreten, und in diesem Verlaufe gereizt den gleichen Erfolg haben (v. Bezold, M. & E. Cyon, Schmiedeberg u. A.). Der Halssympathicus (v. Bezold) und der Vagus (s. unten) führen ebenfalls meistens beschleunigende Fasern. Das Centrum derselben scheint im Kopfmark zu liegen; es ist nicht beständig erregt; denn die Rückenmarksdurchschneidung bewirkt keine Verlangsamung des Herzschlags, wenn die indirecte Verlangsamung durch vorherige Durchschneidung der Splanchnici (s. unten) ausgeschlossen ist (Gebr. Cyon); durch Erstickung wird es erregt (Dastre & Morat).

Der zeitliche Verlauf der Acceleranswirkung (bei directer Reizung) ist wesentlich von dem der Vaguswirkung verschieden, sie tritt viel langsamer ein, und schwindet langsamer. Wird Vagusreizung auf Acceleransreizung superponirt, so bewirkt sie dieselbe relative Verlangsamung wie sonst; die Wirkungen beider Nerven stören sich gegenseitig nicht, sie haben also wahrscheinlich verschiedene Angriffspuncte im Herzen und sind nicht blosse Antagonisten. Die Acceleransreizung wirkt sehr ähnlich wie Erwärmung des Herzens. (Ludwig mit Schmiedeberg, Bowditch und Baxt.)

Der Vagus enthält neben den hemmenden auch beschleunigende Fasern, seine Reizung wirkt nach Vergiftung mit Atropin (p. 94 f.) beschleunigend (Schmiedeberg, Heidenhain). Sehr schwache Vagusreizung bewirkt zuweilen auch ohne Atropin Beschleunigung des Herzschlages (Schiff, Giannuzzi), ebenso chemische Reizung des Kopfmarks (Heidenhain). Die beschleunigenden Vagusfasern wirken zugleich verstärkend auf den Herzschlag (Heidenhain); nach Anderen (Pawlow, Hofmeister) giebt es besondere verstärkende Fasern im Vagus, welche aber im Halstheil fehlen und erst mit den beschleunigenden hinzutreten; sie verlaufen hauptsächlich im starken inneren Herzast des Vagus. Auch die Acceleratoren sollen verstärkende Fasern enthalten, da zuweilen nur Verstärkung eintritt (François-Franck).

b. Die Contractilität und Innervation der Gefässe.

Zahlreiche Thatsachen, wie die Schamröthe, die Erection,

die Zunahme der localen Blutfülle durch Wärme und die Abnahme durch Kälte deuten auf eine vom Herzen unabhängige Veränderlichkeit der Gefässweite und auf eine Einwirkung des Nervensystems. Da die Arterien in ihrer Media circuläre glatte Muskelfasern besitzen, ist die Veränderlichkeit ihres Lumens verständlich. Contraction dieser Muskeln verengt die Arterie und vermindert den Blutzufluss zu ihrem Capillarbezirk, macht daher Blässe, Kühle, Schrumpfung; Erschlaffung vermehrt den Blutzufluss und macht Röthe, Wärme und Schwellung. Die Contraction der Arterien kann Blutungen Einhalt thun (p. 87), und erklärt die Blutleere der Arterien in der Leiche.

Bei der Einwirkung der Wärme und Kälte auf die Haut mischen sich reflectorische Wirkungen in die directe Gefässwirkung ein, so dass z. B. die erste Wirkung der Kälte häufig Gefässerweiterung ist (Hermann & Döhring, U. Mosso). Electrische Hautreizung wirkt fast nur reflectorisch (Sewall & Sanford), so dass die directe Wirkung auf die Gefässe unbekannt ist.

1) Gefässverengende Nerven.

Fast an allen Körpertheilen sind Nervenfasern nachgewiesen, deren Reizung die Gefässe verengt; man nennt sie vasomotorische oder constrictorische Fasern. Durchschneidung dieser Fasern macht Gefässerweiterung, ein Zeichen, dass die vasomotorischen Fasern eine centrale tonische Erregung, die Arterien einen Tonus besitzen.

Ueber den peripherischen Verlauf der vasomotorischen Fasern ist Folgendes festgestellt: 1) Kopf. Sie entspringen im unteren Theil des Halsmarks, und verlaufen im Halssympathicus (Bernard), am Kopf treten sie in die Bahnen verschiedener Hirnnerven, besonders des Trigeminus über. Bei manchen Thieren führt auch der Auricularis cervicalis direct Gefässnerven zum Ohr (Schiff). 2) Brusteingeweide. Sie entspringen vom Hals- und oberen Dorsalmark und gehen durch das 1. Brustganglion (Brown-Séquard, Fick & Badoud, Lichtheim, Bradford & Dean), ein Theil scheint auch im Halssympathicus zu verlaufen (Bokay). Der Vagus enthält keine Gefässnerven für die Lunge (O. Frey u. A.). 3. Baucheingeweide. Sie entspringen vom Brustmark und verlaufen im Splanchnicus, welcher durch die grosse Capacität des Bauchgefässbezirks der einflussreichste Gefässnerv ist (v. Bezold, Cyon & Ludwig), vom Splanchnicus treten sie durch die abdominalen Ganglien in den Plexus lienalis, mesentericus, renalis etc. über. 4) Extremitäten. Sie entspringen aus gewissen Theilen des Rückenmarks, im Allgemeinen nicht zusammen mit den sonstigen Nerven der betr. Extremitäten

erst durch Vermittelung des Sympathicus gehen sie in die vorderen Spinalwurzeln oder den peripheren Verlauf der Extremitätennerven über, jedoch führen die Wurzeln auch eine Anzahl directer Fasern (Schiff, Bernard, Pflüger, Cyon u. A.). An der hinteren Extremität verlaufen die Vasomotoren für die Innenfläche des Oberschenkels hauptsächlich im Cruralis, die übrigen hauptsächlich im Ischiadicus; die peripherischen Theile sind reichlicher mit Gefässnerven versehen (Lewaschew).

Den Zustand der Gefässe nach der Durchschneidung oder Reizung von Gefässnerven beurtheilt man entweder nach dem macro- oder microscopischen Anblick, oder nach der Temperatur des Gliedes, oder nach dessen plethysmographisch registrirtem Volum. Die Gefässnerven haben eine Latenzzeit von 1—1,5 sec., welche in der Wärme kürzer, in der Kälte sehr lang wird (bis 8 sec.).

2) Gefässerweiternde Nerven.

An manchen Körpertheilen kommen Gefässerweiterungen unter dem Einfluss des Nervensystems vor, wie die Erectio penis, die Schwellung des Hahnenkammes, welche ihrer Natur nach nicht gut aus blossem Nachlass der Erregung der vasomotorischen Nerven erklärbar sind. Nachdem nun an einzelnen Körperstellen active Gefässerweiterung auf Reizung gewisser Nerven beobachtet war, ist neuerdings fast überall das Dasein gefässerweiternder Fasern neben den verengenden festgestellt. Da gefässerweiternde Muskeln nicht nachweisbar sind, vermuthet man, dass die erweiternden Nerven den von den vasomotorischen Nerven oder peripherischen Ganglien (s. unten) erregten Tonus durch Einwirkung auf die Gefässe oder Ganglien hemmen. Durchschneidung gefässerweiternder Nerven bewirkt keine Verengung, sie besitzen also keinen Tonus.

Die erstentdeckten und zugleich sichersten Erweiterungsfasern sind solche, welche nicht mit verengenden zusammen verlaufen. So enthält die Chorda tympani Erweiterungsfasern für die Submaxillardrüse (Bernard) und den vorderen Zungenabschnitt (Vulpian), der Glossopharyngeus für die Parotis und den hinteren Zungenabschnitt (Vulpian), der Trigeminus für Conjunctiva, Lippen- und Wangenschleimhaut (Vulpian), die Nervi erigentes für die Arterien und die Corpora cavernosa des Penis (Eckhard, Lovén). Am Ohre ist die Existenz dilatirender Fasern schon frühzeitig dadurch erwiesen, dass dasselbe nach Durchschneidung des Halssympathicus noch sich bei psychischer Erregung des Thieres röthet (Schiff). Beim Hunde enthält der Halssympathicus selbst auch gefässerweiternde Fasern für Lippen, Zahnfleisch und Wangenschleimhaut; beim Kaninchen wirkt nur der Brust-

theil auf die Kopfgefässe erweiternd, der Halstheil verengend, woraus geschlossen wird, dass die Erweiterungsnerven in das oberste Brust- und unterste Halsganglion eintreten und dort hemmend auf die Station machenden Verengerer wirken (Dastre & Morat). — An den Extremitäten sind die erweiternden Fasern nur sehr schwer von den verengenden experimentell zu trennen, weil beiderlei Fasern in gleicher Bahn verlaufen; Reizung des Ischiadicus wirkt auf die Hautgefässe der Pfote je nach Umständen verengend oder erweiternd (Goltz); bei schwachen rhythmischen Reizen, sowie einige Tage nach Durchschneidung des Nerven ist die Erweiterung begünstigt (Heidenhain, Luchsinger, Bowditch), die Erweiterungsnerven scheinen also erregbarer zu sein und langsamer zu degeneriren. Bei Neugeborenen sind sie wenig erregbar (Albertoni). Bei verengten Hautgefässen (in der Kälte) macht die Reizung Erweiterung, bei erweiterten (in der Wärme) Verengung (Lépine, Bernstein).

Bei Reizung eines Muskels vom Nerven aus erweitern sich gleichzeitig mit der Contraction die Muskelgefässe (Ludwig & Sczelkow); diese Erweiterung tritt auch ohne die Contraction, bei curarisirten Thieren ein, und beruht auf der Mitreizung gefässerweiternder Fasern im Nervenstamm, welcher daneben auch gefässverengende enthält (Ludwig mit Hafiz, Gaskell u. A.).

Ueber sog. pseudomotorische Wirkungen der gefässerweiternden Nerven s. Cap. X. sub III. 3.

Der Verlauf der gefässerweiternden Fasern ist im Allgemeinen der gleiche, wie der der verengenden; der Austritt aus dem Rückenmark erfolgt durch die vorderen Wurzeln (Vulpian, Gaskell).

Ueber Innervation der Venen sind erst wenige Beobachtungen gemacht. Nach Unterbindung der zuführenden Arterien beobachtet man Verengung der Pfortader auf Reizung des Splanchnicus (Mall) und Erweiterung der Zungenvenen auf Reizung des Lingualis (Durduffi). — Von Innervation der Capillaren, deren Contractilität überhaupt zweifelhaft ist (p. 85), ist Nichts bekannt.

3) Gefässcentra und deren Erregung.

Das Gefässcentrum im Kopfmark.

Nach Zerstörung des Kopfmarks oder Durchschneidung des Halsmarkes verlieren sämmtliche Gefässe ihren Tonus, der arterielle Blutdruck sinkt fast auf Null und das anämische Herz arbeitet fruchtlos. Reizung der genannten Bezirke verengt dagegen alle Körpergefässe, der arterielle Blutdruck steigt mächtig und das Herz schwillt an (Ludwig & Thiry). Im Kopfmark liegt also ein allgemeines gefässverengendes Centrum (Gefässcentrum).

Die tonische Erregung desselben ist von mannigfachen Umständen abhängig; tonuserhöhende (in Folge dessen blutdruckerhöhende) Einwirkungen nennt man pressorische, vermindernde depressorische. Schon normal kommen centrale Schwankungen des Blutdrucks vor; stark pressorisch wirkt die Dyspnoe und Erstickung, ebenso die Einathmung stark kohlensäurereicher Luft, sowie locale Hirndyspnoe durch Verschluss der Hirnarterien, alles Einwirkungen, welche auch die übrigen Centra des Kopfmarks erregen, besonders das Athmungscentrum. Die Erregung des Gefässcentrums nimmt sogar, wenn sie stark ist, einen dem respiratorischen synchronischen Rhythmus an, (Traube-Hering'sche Blutdruckschwankungen), auf welchen von Einigen die respiratorischen Blutdruckschwankungen zurückgeführt werden (vgl. p. 80). Daneben kommen auch andere langsame Schwankungen des Gefässtonus vor (S. Mayer u. A.).

Ausserdem giebt es pressorische und depressorische Nerven, deren Wirkung entweder auf Erregung resp. Hemmung des Gefässcentrums oder auch auf entgegengesetzte Beeinflussung eines Erweiterungscentrums zurückgeführt werden kann. Dasselbe gilt von den psychischen Einwirkungen auf die Gefässe (Schamröthe, Erection etc.), welche aus Verbindungen des Grosshirns mit den Centren des Kopfmarks erklärt werden müssen.

Die Feststellung der pressorischen und depressorischen Fasern begegnet ähnlichen Schwierigkeiten wie die der direct gefässverengenden und erweiternden, weil beide Gattungen meist in gleicher Bahn verlaufen. Im Allgemeinen wirkt fast jeder sensible Nerv bei Reizung seines centralen Endes auf den Blutdruck ein. Schmerzhafte Reizung von Nerven, Haut, Schleimhäuten, inneren Organen erhöht den Blutdruck (Lovén u. A.), wirkt aber trotzdem erweiternd auf die Gefässe der Haut und der Muskeln (Heidenhain). Electrische Hautreizung macht local, wenn sie schwach ist, Erweiterung, wenn stark, Verengerung der Gefässe (Sewall & Sanford). Mechanische Reizung der Scheiden- und Mastdarmschleimhaut wirkt beim Hunde depressorisch (Belfield); ebenso mechanische Reizung blosgelegter Muskeln (Kleen). Die Erfolge sind ausserdem wechselnd nach Art und Zustand des Thieres und nach dem Modus der Reizung. Ein Vagusast, welcher vom Herzen kommt, der R. depressor, wirkt depressorisch (Cyon & Ludwig). Andere Vagusfasern wirken wie gewöhnliche sensible Nerven pressorisch. Auch der Splanchnicus führt beide Fassergattungen.

Andere Gefässcentra.

Der nach Durchschneidung des Rückenmarks verschwindende Tonus der Arterien stellt sich nach einiger Zeit wieder her, um nach Zerstörung des unteren Markabschnittes von Neuem zu verschwinden. Dies beweist, dass die vasomotorischen Nerven in ihrem Verlauf durch

das Mark, wie alle übrigen Nerven (vgl. Centralorgane), in der grauen Substanz Station machen und hier centralen Erregungen zugänglich sind (Goltz, Vulpian). Diese spinalen Gefässcentren sind auch reflectorischer (pressorischer und depressorischer), sowie dyspnoischer und thermischer Erregung fähig, aber weniger erregbar als das bulbäre Centrum.

Da Zerstörung des Rückenmarks die pressorische Wirkung der centralen Splanchnicusreizung nicht ganz beseitigt, wohl aber Durchschneidung des Grenzstrangs am 9. Brustwirbel, so wird auch den sympathischen Brustganglien reflectorische Gefässinnervation zugeschrieben (Roschansky).

Auch nach Durchschneidung der Gefässnerven selbst stellt sich der Arterientonus wieder her (Schiff, Paneth, bestritten von Pye-Smith). Dies deutet auf die Existenz noch weiterer peripherischer (gangliöser) Gefässcentra, durch welche auch die Erscheinungen der localen Gefässerweiterung bei Entzündung (p. 85), durch Wärme (p. 98), ferner die Wirkung der gefässerweiternden Nerven (p. 99) u. dgl. vielleicht erklärbar sind.

Auch an entnervten Gefässgebieten, sogar an ausgeschnittenen Organen (Ludwig & Mosso), zeigt sich dyspnoische Verengerung der Gefässe, besonders bei Wiedererholung des erstickten Organes, wobei seine Erregbarkeit zunimmt, während der dyspnoische Reiz noch fortbesteht (Luchsinger, S. Mayer). Auch diese Erscheinungen beruhen möglicherweise auf peripherischen Ganglien.

Manche Gefässgebiete besitzen selbstständige, vom Herzen unabhängige Pulsationen oder wenigstens langsame Capacitätsschwankungen (z. B. die Milz, die Ohrarterien des Kaninchens, die Schwimmhautgefässe des Frosches), welche zum Theil auch von Gefässnerven unabhängig sind. Langsame selbstständige Venenpulsation besitzt die Flughaut der Fledermaus, ebenfalls von zutretenden Nerven unabhängig (Luchsinger). Manche andere pulsirende Gebilde haben herzartig verdickte Musculatur (Axillarherz der Chimaeren, Bulbus aortae der Amphibien und Fische, vgl. p. 62, 89), und sind also als accessorische Herzen zu betrachten, wie ja das Herz nichts anderes ist als ein Gefässstück mit sehr entwickelter und automatisch arbeitender Musculatur.

Die complicirten Verhältnisse der Gefässinnervation deuten auf eine nervöse Regulirung des allgemeinen Blutdruckes und der localen Blutzufuhr hin, für deren vollkommenes Verständniss die bisher bekannten Thatsachen noch nicht ausreichen. Hier mag zugleich erwähnt werden, dass die Innenwand der Gefässe empfindlich ist, anscheinend am meisten diejenige der Arterien.

Anhang. Bleibende Veränderungen im Kreislauf. Nach Verschluss von Arterien sieht man häufig im peripherischen Abschnitte normalen Kreislauf durch Erweiterung anastomotischer Bahnen sich herstellen (sog. Collateralkreislauf). Die blosse Druckerhöhung im oberen Abschnitt (Talma) reicht zur Erklärung nicht aus. In Gliedern, deren Nerven durchschnitten sind, stellt sich der Collateralkreislauf weniger sicher her, woraus auf Betheiligung der Innervation zu schliessen ist; dieselbe besteht möglicherweise in dypnoischen Reizzuständen des blutarmen Theils, welche zu reflectorischer Gefässerweiterung führen (Stefani), jedoch sind auch morphologische Veränderungen im Spiele (Nothnagel). — Ein gewissermassen entgegengesetzter, noch weniger aufgeklärter Vorgang ist der Verschluss des Foramen ovale, Ductus Botalli und der Umbilicalgefässe nach der Geburt, für welchen ebenfalls neben den morphologischen functionelle Momente (Druckabnahme, contractile Verengerung) angeführt werden.

Zweites Capitel.

Die Athmung.

Bei allen Thieren bemerkt man während des ganzen Lebens eine Aufnahme von Sauerstoff aus dem umgebenden Medium (Luft oder Wasser) und eine Abgabe von Kohlensäure an dasselbe. Dieser Process, und überhaupt derjenige Theil des Stoffwechsels, welcher gasförmige Stoffe betrifft, heisst Athmung oder Respiration. Kein Thier kann die Athmung auf die Dauer entbehren; Unterbrechung derselben, z. B. Aufzehrung des ganzen Sauerstoffvorrathes bei Einschliessung in eine beschränkte Luft- resp. Wassermenge, bewirkt den Tod, welcher in diesem Falle Erstickung heisst. Kaltblütige Thiere verzehren einen gegebenen Sauerstoffvorrath viel langsamer als gleich grosse Warmblüter, und ersticken auch nach plötzlichen Unterbrechungen der Athmung viel später.

Die atmosphärische Luft ist eine Mischung von etwa $^1/_5$ (0,2096) Vol. Sauerstoff und $^4/_5$ (0,7904) Vol. Stickstoff, einer sehr geringen, schwankenden Menge (0,0003—0,0005 Vol.) Kohlensäure und einer ebenfalls schwankenden Menge Wasserdampf (deren Maximum von der Temperatur abhängt). Diese Mischung steht unter einem Druck von etwa 760 mm. Hg (für Meereshöhe). — Das zur Athmung vieler Organismen dienende Wasser enthält ausser etwas Stickstoff und Kohlensäure bei 15° C. und 760 mm. Barometerstand höchstens $^1/_{100}$ (0,0062) seines Volums an Sauerstoff in Lösung. Die im Wasser lebenden Thiere haben dem entsprechend ein verhältnissmässig geringes Sauerstoffbedürfniss. Dass nur die absorbirte Luft das Athmen unterhält, folgt daraus, dass Fische in ausgekochtem Wasser sofort, in luftdicht eingeschlossenem bald sterben.

Als eigentlicher Sitz des Sauerstoffverbrauchs und der Kohlensäurebildung sind die Gewebe erkannt worden, das Blut aber als

Vermittler ihres Gasaustausches mit dem äusseren Medium. Das Blut tritt mit diesem Medium in Verkehr, indem es ihm Sauerstoff entnimmt und Kohlensäure übergiebt, wobei es selber arteriell wird, und andererseits mit den Geweben, indem es ihnen Kohlensäure entnimmt und Sauerstoff übergiebt und selber venös wird. Der erstere Verkehr, welcher an den dem Athmungsmedium exponirten Körperoberflächen, besonders aber in den Athmungsorganen geschieht, heisst äussere Athmung oder kurzweg Athmung; der letztere, welcher sich in allen Geweben vollzieht, innere Athmung.

Geschichtliches (grösstentheils nach Zuntz). Aristoteles hielt die Abkühlung des Blutes durch die Luft, resp. das Wasser, für den Zweck der Athmung; die eingeathmete Luft sollte in das Herz eindringen und sich in den Arterien im ganzen Körper verbreiten (vgl. p. 59). Dass die Luft eine ähnliche Rolle spiele wie für die Unterhaltung der Flamme, erkannten zuerst Leonardo da Vinci und van Helmont; letzterer und Boyle erkannten (Mitte des 17. Jahrhunderts), dass die Luft durch die Athmung verdorben wird und der Erneuerung bedarf, Jac. Bernoulli, dass nur der Luftgehalt des Wassers die Fische erhält. Das Sauerstoffgas und seine Beziehungen zur Verbrennung und zur Athmung entdeckte Mayow schon vor 1674, aber erst ein Jahrhundert später wurde diese Kenntniss durch Priestley und Lavoisier zum Gemeingut. Ersterer fand ferner, dass das schon 1665 von Fracassati bemerkte Hellrothwerden venösen Blutes an der Luft und in den Lungen (letzteres 1669 von Lower entdeckt) vom Sauerstoff herrührt, und dass die Pflanzen Sauerstoff exhaliren. Lavoisier wies nach, dass die von van Helmont entdeckte und von Black 1757 in der Exspirationsluft nachgewiesene Kohlensäure aus der Verbrennung thierischen Kohlenstoffs durch den eingeathmeten Sauerstoff entsteht, dass ein anderer Theil dieses Sauerstoffs zur Wasserbildung verwandt wird und dass die thierische Wärme von diesem Verbrennungsprocesse herrührt. Im Irrthum war er nur insofern, als er denselben in die Lunge verlegte; dieser Irrthum wurde erst in unserem Jahrhundert durch die Entdeckung und Untersuchung der Blutgase (zuerst 1838 durch G. Magnus, dann namentlich durch L. Meyer) gründlich beseitigt, indem sich fand, dass der Sauerstoff in den Lungen zwar in's Blut übergeht, aber mit demselben die Lungen verlässt, die Kohlensäure aber mit dem venösen Blute den Lungen fertig zugeführt wird. Der Ort der Kohlensäurebildung und des Sauerstoffverbrauchs wurde erst durch G. Liebig, besonders aber durch Pflüger in die Gewebe verlegt. Dass auch in den Geweben die Kohlensäurebildung nicht auf unmittelbarer Verbrennung mittels des in ihnen enthaltenen Sauerstoffs, sondern auf Spaltungsprocessen beruht, ist erst in den letzten Jahrzehnten, zuerst an den Muskeln, erwiesen worden.

Ueber die Mechanik der Athembewegung war man, obwohl Borelli schon 1680 die Athembewegung und die Passivität der Lungen sehr gut beschreibt, bis zu Haller noch vielfach im Unklaren, indem viele behaupteten, dass der Pleuraraum Luft enthalte, was Haller widerlegte. Die Lehre von der Innervation der Athmung beginnt erst mit Le Gallois, welcher 1812 zeigte, dass die Athmung vom Kopfmark aus unterhalten wird; 1842 bestimmte Flourens die Lage des Centrums genauer. Auch die Beziehung des Vagus zur Athmung wurde von Le Gal-

LOIS zuerst erkannt, und namentlich durch L. TRAUBE (1847) und J. ROSENTHAL (1862) weiter aufgeklärt.

I. Die chemischen Vorgänge bei der Athmung.

1. Die Blutgase.

Das Blut enthält beständig einen Vorrath an Gasen, deren Untersuchung (hauptsächlich durch G. MAGNUS, LOTHAR MEYER, LUDWIG, PFLÜGER und deren Schüler) erst das volle Verständniss des Athmungsprocesses ermöglicht hat.

Physicalische Vorbemerkungen. Das Grundgesetz für die Absorption von Gasen durch Flüssigkeiten (HENRY-DALTON-BUNSEN'sches Gesetz) lautet: Die Volumeinheit einer Flüssigkeit kann bei gegebener Temperatur ein bestimmtes Volum eines Gases aufnehmen, welches als Absorptionscoëfficient der Flüssigkeit für das Gas bezeichnet wird. Der Absorptionscoëfficient nimmt zunehmender Temperatur nach einem in jedem Einzelfall besonderen Gesetze ab und wird beim Siedepunct der Flüssigkeit Null. Vom Druck ist der Absorptionscoëfficient unabhängig, woraus mit Zuhülfenahme des MARIOTTE'schen Gesetzes folgt, dass die aufgenommenen Gasgewichte dem Druck proportional sind. Da verschiedene Gase auf einander keinen Druck ausüben, so ist unter Druck hier nur der Partiardruck des betr. Gases zu verstehen. Wasser absorbirt z. B. aus der Atmosphäre nur so viel Sauerstoff als dem Partiardruck des Sauerstoffs in der Atmosphäre, also etwa $^{760}/_{5} = 152$ mm. Hg entspricht. — Man kann also ein absorbirtes Gas aus einer Flüssigkeit austreiben: 1. indem man sie in ein Vacuum bringt, das beständig erneuert wird; 2. indem man sie in einen Raum bringt, der von dem betr. Gase frei ist und frei gehalten wird, also z. B. durch Hindurchleiten eines fremden Gases durch die Flüssigkeit; 3. durch Erhöhung der Temperatur, bis zum Siedepunct.

Gewisse Gase gehen mit bestimmten Körpern chemische Verbindungen (nach Aequivalentverhältnissen) ein, welche jedoch sich dissociiren, wenn sie mit einem Raume in Berührung sind, in welchem der Partiardruck des betr. Gases unterhalb einer gewissen Grenze liegt. Dieser Minimaldruck, der für das Bestehen der Verbindung Bedingung ist, ist für jeden einzelnen Fall eine Constante, die jedoch mit steigender Temperatur (ähnlich den Absorptionscoëfficienten) abnimmt. Aus diesen lockeren chemischen Gasverbindungen kann daher das Gas auf dieselbe Weise ausgetrieben werden wie aus blossen absorptiven Lösungen (durch das Vacuum, durch fremde Gase und durch Erwärmung). Sie unterscheiden sich aber von letzteren dadurch, dass bei Steigerung des Partiardrucks über die erwähnte Grenze die aufgenommenen Mengen nicht mehr mit dem Drucke wachsen. — Sind Körper, welche ein Glas locker chemisch binden, in einer Flüssigkeit gelöst, so findet neben der chemischen Bindung auch Absorption durch das Lösungsmittel selbst, seinem Absorptionscoëfficienten entsprechend statt; die absorbirten Gewichtsmengen sind dann also zu einem Theil dem Druck proportional, zu einem andern vom Druck unabhängig.

Der Grund der Abhängigkeit der aufgenommenen Gasmengen vom Partiardruck liegt offenbar darin, dass jedes aufgenommene Gas an der Oberfläche der Flüssigkeit eine Spannung besitzt, vermöge der es zu entweichen strebt; ist diese

Spannung gleich dem Partiardruck des Gases im Raume über der Flüssigkeit, so findet Gleichgewicht statt; ist sie grösser oder kleiner, so findet Austritt oder Aufnahme statt, bis das Gleichgewicht hergestellt ist. Im Gleichgewichtszustande, der sich nach einiger Zeit jedesmal herstellt (durch Schütteln beschleunigt), ist also der Partiardruck jedes Gases im Raum ein directer Ausdruck für die Spannung desselben Gases in der Flüssigkeit. Führt man den Begriff Spannung in die oben angedeuteten Gesetze ein, so lauten dieselben: 1. Bei einfacher physicalischer Absorption ist die Spannung eines aufgenommenen Gases a) abhängig von der Natur der Flüssigkeit und des Gases, b) proportional der aufgenommenen in Gewichten ausgedrückten Menge, c) abhängig von der Temperatur, mit welcher sie im Allgemeinen zunimmt, um beim Siedepunct unendlich gross zu werden. — 2. Enthält die Flüssigkeit einen das Gas locker chemisch bindenden Körper, so ist die Spannung nicht der ganzen aufgenommenen Menge proportional, sondern nur dem Ueberschuss über die zur Sättigung des bindenden Körpers nöthige Menge; ist der Körper nicht gesättigt, so bewirkt weitere Aufnahme des Gases keine Zunahme der Spannung, sondern diese bleibt bis zur Sättigung gleich dem oben erwähnten Grenzpartiardruck, der aber von der Temperatur abhängig ist.

Zur Entbindung, sowie zur qualitativen und quantitativen Bestimmung des Gasgehaltes einer Flüssigkeit, z. B. des Blutes, kann man eins der drei oben genannten Mittel, oder eine Combination mehrerer derselben (z. B. Auskochen im Vacuum der Luftpumpe oder des Barometers) benutzen. Am besten ist die von Pflüger benutzte Quecksilber-Gaspumpe in der Helmholtz-Geissler'schen Form, welche gestattet, ein Glasgefäss vollkommen zu evacuiren, das Blut direct aus der Ader in das Vacuum eintreten zu lassen, die Gase zu sammeln und aufzufangen und das Vacuum zu erneuern. Fig. 14 stellt diese ganz aus Glas bestehende Pumpe schematisch dar. *A B* ist ein oben kugelförmig erweitertes Barometerrohr, das durch den Schlauch *C* mit der Helmholtz'schen Füllkugel *D* communicirt. Das in letzterer befindliche Queeksilber steigt beim Heben von *D* in die Kugel *A* bis über een Hahn *a*; wird *a* geschlossen und *D* gesenkt, so bildet sich in *A* ein Toricelli'sches Vacuum; dies wird wie ein Pumpenstiefel benutzt, um die Räume *EFGHJ* zu evacuiren, indem der Raum *A* leer mit *EJ* verbunden und die eingetretene Luft durch Drehung von *a* und Hebung von *D* in's Freie entleert wird. Nach vollständiger Evacuirung wird Blut in die Kugel *J* eingelassen, indem eine Arterie mit der Bohrung *c* verbunden, und sobald das Blut bei *d* austritt, der Hahn *e* um 180° gedreht wird. Das Blut kocht in das Schaumgefäss *H* hinein und fliesst in *J* zurück. Das Kochen wird unterstützt, indem *J* in warmes Wasser getaucht und der Wasserdampf des Blutes durch die Trockenröhren *EFG* absorbirt wird. Das Gas wird in ähnlicher Weise wie vorher die Luft in die Kugel *A* übergesogen, aber nicht in's Freie, sondern durch das Rohr *m* in die Quecksilberwanne *K* und das Rohr *L* entleert. — Wegen der Sauerstoffzehrung (s. unten sub 4) muss man, um den wahren Gasgehalt des Blutes zu erhalten, dasselbe sofort nach der Entleerung entgasen oder bis zur Entgasung in Eis aufbewahren. — Um die Frage zu entscheiden, ob Gase im Blute einfach absorbirt oder locker chemisch gebunden sind, dienen Absorptionsversuche an entgastem Blute unter verschiedenen Drücken, oder Spannungsbestimmungen.

Zur Bestimmung der Gasspannungen einer Blutart hat man dieselbe nur mit einem abgeschlossenen Gasquantum zu schütteln; die Gasspannungen des letzteren

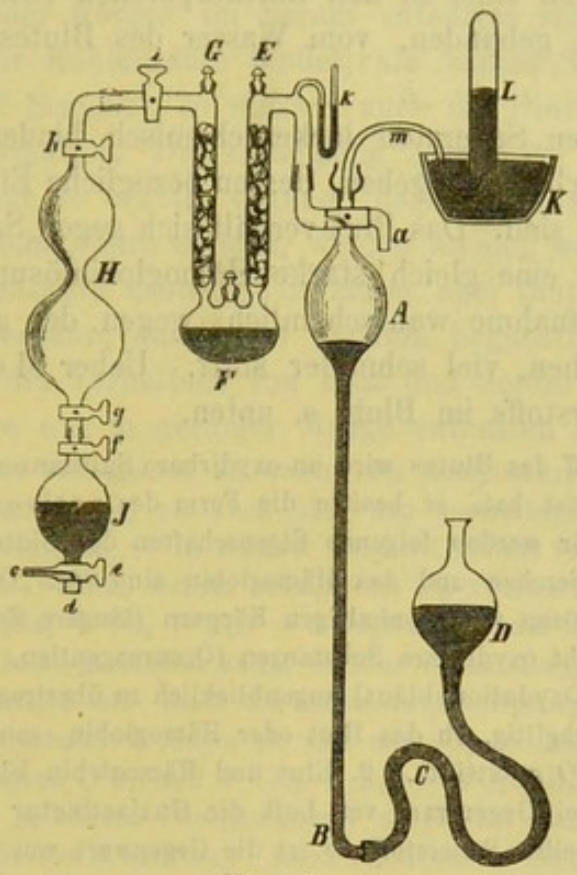


Fig. 14.

nach dem Schütteln (ermittelt aus der Zusammensetzung und dem Gesammtdruck) sind dann ein directes Maass für die Gasspannungen im Blute (Ludwig). Der Versuch misst strenggenommen nur die Spannungen des Blutes am Ende des Schüttelns; er ist also um so richtiger, je weniger das Blut durch das Schütteln seine Gasspannung verändert, d. h. je grösser die verwendete Blutportion, je kleiner die verwendete Gasportion, endlich je näher diese schon von vornherein der Gasspannung des Blutes entspricht. Am richtigsten ist es, zwei Blutproben mit zwei Gasportionen zu schütteln, deren eine etwas höhere, deren andere etwas niedrigere Spannung besitzt als das zu untersuchende Blut, und aus beiden gefundenen Spannungen das Mittel zu nehmen („Aërotonometer", Pflüger & Strassburg).

1. *Sauerstoffgas* ist stets in grossen Mengen im Blute, im arteriellen mehr als im venösen. Das Verhalten gasfreien Blutes gegen Sauerstoffgas zeigt, dass letzteres von Blut nicht bloss absorbirt, sondern zum grössten Theil chemisch gebunden wird. Die Sauerstoffaufnahme ist nämlich (dem Gewichte nach) vom Drucke bis auf einen kleinen Theil ganz unabhängig, folgt also nicht dem Dalton'schen Gesetz. Blosses Plasma oder Serum wirken nur absorbirend und zwar ebensoviel, wie der dem Dalton'schen Gesetze folgende (absorbirte) Theil des vom Blute im Ganzen aufgenommenen Sauerstoffs beträgt (L. Meyer). Man muss deshalb annehmen, dass

der Sauerstoff von einer in den Blutkörperchen enthaltenen Substanz locker chemisch gebunden, vom Wasser des Blutes aber nur absorbirt wird.

Als die den Sauerstoff locker chemisch bindende Substanz hat sich das Hämoglobin ergeben, dessen bezügliche Eigenschaften schon p. 48ff. erörtert sind. Das Blut verhält sich gegen Sauerstoff chemisch und optisch wie eine gleich starke Hämoglobinlösung, jedoch findet die Sauerstoffaufnahme wahrscheinlich, wegen der grossen Oberfläche der Blutkörperchen, viel schneller statt. Ueber Menge und Spannung des Sauerstoffs im Blute s. unten.

Der Sauerstoff des Blutes wird an oxydirbare Substanzen so leicht abgegeben, dass man vermuthet hat, er besitze die Form des activen Sauerstoffs oder Ozons O_3. Hierfür werden folgende Eigenschaften des Blutes angeführt: 1. Das Blut, die Blutkörperchen und das Hämoglobin sind sog. „Ozonüberträger", d. h. sie vermögen das Ozon von ozonhaltigen Körpern (längere Zeit aufbewahrtes Terpenthinöl) auf leicht oxydirbare Substanzen (Ozonreagentien, z. B. Guajactinctur, welche sich durch Oxydation bläut) augenblicklich zu übertragen (Schoenbein, His); hierfür ist es gleichgiltig, ob das Blut oder Hämoglobin sauerstoffhaltig ist oder nicht (z. B. mit *CO* gesättigt). 2. Blut und Hämoglobin können selbst Sauerstoff ozonisiren, also bei Gegenwart von Luft die Guajactinctur bläuen (A. Schmidt); enthält das Blut selbst Sauerstoff, so ist die Gegenwart von Luft für die Reaction nicht nöthig, wohl aber, wenn es .mit *CO* gesättigt ist (Kühne & Scholz). Die Gegenwart von Ozon im Blute ist also hierdurch nicht bewiesen; aber selbst das Ozonisirungsvermögen des Blutes ist zweifelhaft, weil zum Gelingen aller besprochenen Versuche Zersetzung des Hämoglobins Bedingung ist (Pflüger).

2. *Kohlensäure* bildet den überwiegenden Theil des Gasgehaltes im Blute und ist im venösen Blute reichlicher enthalten als im arteriellen. Ein Theil der Kohlensäure ist, dem hohen Absorptionscoëfficienten dieses Gases entsprechend (1,8 für 0°, 1,0 für 15°), ohne Zweifel vom Wasser des Blutes absorbirt, aber der ganze Gehalt auspumpbar. Man unterschied früher ausser der auspumpbaren noch fest gebundene, d. h. nur durch Säuren austreibbare Kohlensäure, jedoch wird mit den vervollkommneten Methoden der ganze Kohlensäuregehalt an das trockene Vacuum abgegeben (Setschenow, Pflüger), ja sogar künstlich zugesetzte Soda zersetzt (Pflüger), und zwar ohne dass etwa eine Säurebildung durch Zersetzung angenommen werden darf, denn die alkalische Reaction bleibt unverändert (Zuntz). Entgastes Blut bindet Kohlensäure zum Theil abhängig, zum Theil unabhängig vom Druck (L. Meyer), d. h. es findet theils Absorption, theils chemische Bindung statt. Die Art dieser Bindung ist aber bei Weitem nicht so klar, wie beim Sauerstoff. Da sowohl blosses Se-

rum wie Gesammtblut ein chemisches Bindungsvermögen zeigen, so muss ein bindender Körper im Serum enthalten sein; da aber das Gesammtblut mehr Kohlensäure bindet, als seinem Serumgehalt entspricht (Ludwig & Schmidt), so müssen auch die Blutkörperchen einen solchen Körper enthalten. Die Zersetzung zugesetzter Carbonate beim Evacuiren kann nur so erklärt werden, dass das Blut neben seinem Alkali eine schwache Säure enthält, welche an sich weder auf Lacmus wirkt, noch Kohlensäure austreibt, letzteres aber thut, wenn das Entweichen der Kohlensäure durch das Vacuum begünstigt wird (Zuntz). Die Vergleichung des Verhaltens von Blut und Serum zeigt, dass das Serum diese Säure nur in geringer Menge enthalten kann.

Sowohl über die Substanzen, an welche die Kohlensäure im Serum und in den Körperchen gebunden ist, als auch über den austreibenden sauren Körper existiren nur Vermuthungen. — In ersterer Hinsicht könnte vor Allem an Alkalicarbonate gedacht werden, welche bekanntlich ein zweites Molecül CO_2 locker chemisch binden ($CO_3Na_2 + CO_2 + H_2O = 2\ CO_3NaH$), zumal das entgaste Serum gerade so viel CO_2 chemisch binden kann, wie zur Verwandlung des Alkaligehaltes im Bicarbonat erforderlich ist. Auch die neutralen Alkaliphosphate verhalten sich ähnlich (Fernet), wahrscheinlich indem sie sich mit CO_2 zu saurem Phosphat und saurem Carbonat umsetzen ($PO_4Na_2H + CO_2 + H_2O = PO_4NaH_2 + CO_3NaH$); aber der in der Blutasche gefundene Phosphatgehalt rührt fast ganz von verbranntem Lecithin her (Hoppe-Seyler & Sertoli). Auch organischen Bestandtheilen des Serums (Globulin) und der Körperchen (Hämoglobin, Lecithin) wird von einigen Autoren ein Bindungsvermögen für Kohlensäure zugeschrieben (sogar grösser als für Sauerstoff (Bohr, Jolin). In diesen organischen Substanzen, welche in der That bei hohem CO_2-Druck selber CO_2 absorbiren, ist aber wahrscheinlicher der oben erwähnte Kohlensäure austreibende Körper zu suchen, indem man annimmt, dass Globulin und Hämoglobin bei vermindertem CO_2-Druck die Kohlensäure aus den neben ihnen vorhandenen Bicarbonaten, resp. Carbonaten verdrängen, indem sie selber Alkaliverbindungen eingehen. Die schwach saure Natur des Hämoglobins wird durch gewisse Thatsachen, z. B. seine Löslichkeit und grosse Haltbarkeit in Alkalien, sein leichtes Krystallisiren bei Abstumpfung des Alkali durch Säure (Kühne) wahrscheinlich gemacht. Ein Beweis für jene Anschauung liegt namentlich darin, dass mit CO_2 gesättigtes Blut weniger CO_2 enthält als das aus ihm abgeschiedene Serum (A. Schmidt, Fredericq), während das vorher abgeschiedene Serum weniger CO_2 aufzunehmen vermag als das Gesammtblut (Zuntz, Setschenow); es muss also beim Sättigen des Gesammtblutes mit CO_2 eine CO_2-Verbindung in den Blutkörperchen entstehen, welche in das Serum übergeht; diese kann nicht Hämoglobin sein, wohl aber Bicarbonat, das auf Kosten von Hämoglobin-Alkali gebildet ist (Zuntz). Dem Oxyhämoglobin kommt die Eigenschaft CO_2 auszutreiben in höherem Grade zu, als dem gasfreien Hämoglobin; hierüber s. unten bei der Lungenathmung.

Im Fieber ist der Kohlensäuregehalt des Blutes vermindert (Geppert), was mit dem verminderten Alkaligehalt des Blutes in Verbindung gebracht wird (Minkowski).

3. *Stickstoff* enthält das Blut in viel geringeren Mengen und zwar nur absorbirt.

Beim Erwärmen (Thiry), ja selbst beim blossen Stehen (Brücke), giebt das Blut Spuren von Ammoniak ab, welche vielleicht von der Zersetzung eines im Blute enthaltenen Ammoniaksalzes herrühren (Kühne & Strauch), obwohl der Nachweis eines solchen im Blute bisher nicht gelungen ist (Brücke). Sauerstoffzutritt befördert die Ammoniakentwickelung (Exner).

So lange ein Thier normal athmet, zeigt es eine sehr bedeutende Verschiedenheit der Farbe und des Gasgehalts im arteriellen und venösen Blute, und zwar lässt sich zeigen, dass der Farbenunterschied nur vom Sauerstoffgehalt abhängt. Auch künstlich lässt sich arterielles Blut durch Entziehung von Sauerstoff (Gaspumpe, Schütteln mit O-freien Gasen) dunkelroth, venöses durch Schütteln mit Luft oder Sauerstoff scharlachroth machen. An der Oberfläche röthet sich venöses Blut und durchschnittener venöser Blutkuchen sofort. Völlig entgastes Blut ist fast schwarz, stark dichroitisch und durch Zerstörung der Blutkörperchen lackfarben (p. 46). Auch das Blut erstickter Thiere ist schwarz und fast sauerstofffrei.

Die Menge und Spannung der Gase ergiebt sich aus folgender Zusammenstellung (die Mengen nach Schöffer, die Spannungen nach Pflüger & Strassburg, das Erstickungsblut nach einer Zusammenstellung von Zuntz):

Blutart	Mengen in Volumprocenten des Blutes (Gasvolume für 0° und atm. Druck berechnet.)			Spannung in mm. Hg		Spannung in Procenten des entspr. Schüttelgases	
	Sauerstoff	Kohlensäure	Stickstoff	Sauerstoff	Kohlensäure	Sauerstoff	Kohlensäure
Arteriell . . .	19,2	39,5	2,7	29,6	21,0	3,9	2,8
Venös	11,9	45,3	1,7	22,0	41,0	2,9	5,4
Differenz . . . art. minus ven.	+ 7,3	— 5,8	+ 1,0	+ 7,6	— 20,0	+ 1,0	— 2,6
Erstickungsblut	0,96	49,5	2,1	—	—	—	—

Sehr abweichend hiervon sind die neueren Ergebnisse von Bohr, welcher als „Schüttelgas" in sinnreicher Weise ein in den oberen Theil einer grossen Stromuhr (p. 81) eingeschlossenes Gasquantum verwendet, das also hin und her getrieben wird und mit stets erneuten Blutmengen in Berührung kommt. Er fand im arteriellen Blut die Sauerstoffspannung wenig unter der atmosphärischen (gegen 138 mm.), die Kohlensäurespannung fast Null.

Bemerkenswerth ist, dass das arterielle Blut in allen Gefässen gleiche Zusammensetzung und Spannungen hat, während das venöse von Natur und Thätigkeitsgrad des Organs abhängt, aus welchem es fliesst. Das Muskelvenenblut hat

z. B. bei Ruhe des Muskels weit mehr Sauerstoff und weniger Kohlensäure als während der Contraction (Sczelkow). Das Venenblut der Tabelle ist gemischtes, wie es sich in den Venenstämmen, im rechten Herzen und in der Lungenarterie findet.

Der Sauerstoffgehalt des arteriellen Blutes stellt nicht ganz das Maximum dar, welches dasselbe aufnehmen kann. Durch Schütteln mit Luft oder durch lebhafte künstliche Respiration des Thieres kann der O-Gehalt auf über 23 pCt. getrieben werden, was auch der Aufnahmsfähigkeit des im Blute enthaltenen Hämoglobins gut entspricht. Der Kohlensäuregehalt beträgt, selbst im venösen Blute, noch nicht die Hälfte der aufnehmbaren Menge.

2. Die Chemie der Lungenathmung.

a. Qualitative Feststellung.

Der chemische Vorgang der Lungenathmung kann sowohl durch Vergleichung der ein- und ausgeathmeten Luft, als auch durch Vergleichung des (venösen) Arterien- und (arteriellen) Venenblutes der Lunge erkannt werden. Letztere Vergleichung ist identisch mit der schon soeben erfolgten des arteriellen und venösen Blutes überhaupt und lehrt, dass das Blut beim Durchgang durch die Lungencapillaren an Kohlensäuregehalt und -Spannung verliert, dagegen an Sauerstoffgehalt und -Spannung gewinnt. Da nun die exspirirte Luft Kalk- und Barytwasser stark trübt, und in einem Raume, in welchem ein Thier bis zum Ersticken eingeschlossen war, sich fast kein Sauerstoff mehr findet (höchstens 3—4 pCt., Stroganow), so ergiebt sich, dass das Blut in der Lunge der Luft Sauerstoff entzieht und Kohlensäure an sie abgiebt.

Ausserdem ist die ausgeathmete Luft auch wärmer und wasserreicher als die eingeathmete, der „Hauch" ist mit Wasserdampf für Körpertemperatur gesättigt, und bildet daher in der Kälte Nebel. Die Erwärmung und Befeuchtung der eingeathmeten Luft geschieht aber schon an den warmen feuchten Schleimhäuten des langen Athmungscanals, und ist nur zum kleinsten Theil dem Lungenblute zuzuschreiben. Schon der Durchgang durch die Nase bringt die Luft auf über 30° und sättigt sie nahezu mit Wasserdampf; man kann dies dadurch nachweisen, dass man bei angehaltenem Athem mittels eines Aspirators Luft durch ein Nasenloch ein- und durch das andere austreten lässt, und zwischen letzteres und Aspirator ein Rohr mit einem Thermometer resp. einer hygroscopischen Vorrichtung einschaltet; die Zeit eines Athemzuges genügt zu der angeführten Wirkung auf die Luft (Aschenbrandt, Kayser). Allerdings ist das Lungenvenenblut etwas wasserärmer und nach einigen Autoren auch wärmer als das Lungenarterienblut (vgl. Cap. VI.). Auch andere chemische und selbst morphologische Unterschiede des arteriellen und venösen Blutes werden behauptet.

Die Lunge scheidet spurweise Ammoniak aus, nachweisbar durch Nessler'sches Reagens (Thiry, Schenk). Ueber eine behauptete Stickstoffausscheidung

s. unten. Die exspirirte Luft der Pflanzenfresser enthält häufig Grubengas, welches jedoch aus dem Magen stammt. Die angebliche Giftigkeit der Exspirationsluft (Brown-Séquard & d'Arsonval) bedarf noch der Aufklärung.

b. Quantitative Bestimmung.

Quantitative Bestimmungen des Lungengaswechsels sind besonders für die Lehre vom Gesammt-Stoffwechsel wichtig, bei welcher ihre Hauptresultate mitzutheilen sind. Die einfachste Methode ist, die durch den Athmungsraum gegangene Luft durch Apparate streichen zu lassen, welche die gebildete Kohlensäure und das Wasser auffangen, so dass beides gewogen werden kann. Hierzu sind Aspirationsvorrichtungen nöthig, z. B. luftleere Räume (Andral & Gavarret), ein sich entleerendes Wassergefäss (Scharling), oder eine Saugpumpe (Pettenkofer). Die einströmende Luft muss entweder von CO_2 und H_2O befreit sein, oder ihr Gehalt an beiden muss ermittelt und in Abzug gebracht werden. Will man den Versuch im Grossen anstellen (wie bei dem Pettenkofer'schen Apparat, dessen Athmungsraum bequem einem Menschen zum Aufenthalt dienen kann), so genügt es, nur einen gemessenen Bruchtheil der ein- und austretenden Luft durch die Absorptionsflüssigkeiten streichen zu lassen, vorausgesetzt, dass die Gesammtmengen beständig gemessen werden.

Fig. 15 stellt das Pettenkofer'sche Verfahren schematisch dar. *A* ist der

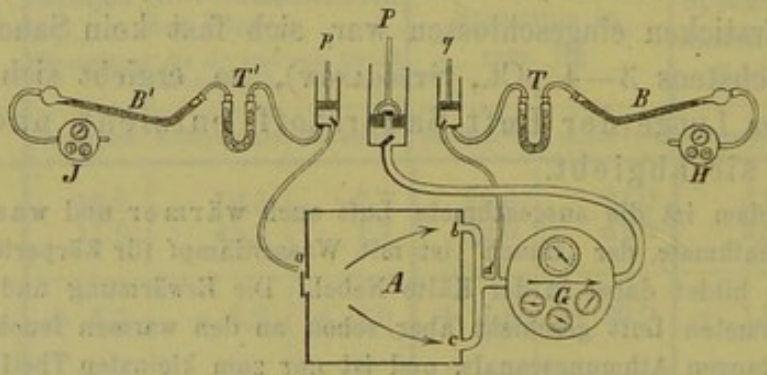


Fig. 15.

Athmungsraum, durch welchen Luft mittels der Saugpumpe *P* hindurchgesogen wird, dieselbe tritt durch Thürspalten bei *a* ein und strömt bei *b* und *c* ab; in der grossen Gasuhr *G* wird sie gemessen. Bei *d* zweigt sich ein Rohr ab, durch welches die Pumpe *q* einen Antheil der abströmenden Luft entnimmt, um ihren H_2O- und CO_2-Gehalt zu bestimmen; ersteren in dem Trockenapparat *T*, letzteren in dem geneigten Barytrohr *B*; die Gasuhr *H* misst den analysirten Bruchtheil der Luft. Ein ganz ähnlicher Apparat *apT'B'J* entnimmt einen gemessenen Antheil der in die Kammer einströmenden Luft, um die wegen ihres H_2O- und CO_2-Gehalts nöthige Correctur zu ermöglichen. Der Apparat bestimmt nur die exhalirte Kohlensäure (und den Wasserdampf) direct; der verbrauchte Sauerstoff kann durch Rechnung gefunden werden: ist *S* das Anfangsgewicht, *T* das Endgewicht

des Körpers im Vesuuch, s das Gewicht der aufgenommenen Nahrung, t das Gewicht sämmtlicher Ausgaben mit Einschluss der respiratorischen, so ist das Gewicht des verzehrten Sauerstoffs $= T + t - (S + s)$.

Eine andere Methode, von Regnault & Reiset, welche den Vortheil hat, dass auch der Sauerstoffverbrauch direct bestimmt wird, entzieht dem ganz geschlossenen Athmungsraume die Kohlensäure durch Absorption, und lässt dafür ein gleiches Volum Sauerstoff eintreten.

Das Schema Fig. 16 zeigt in A den Athmungsbehälter, aus welchem die Absorptionsmaschine M beständig die Kohlensäure absaugt; die Maschine besteht aus den zwei Pipetten p und q, welche unten durch den Schlauch r communiciren

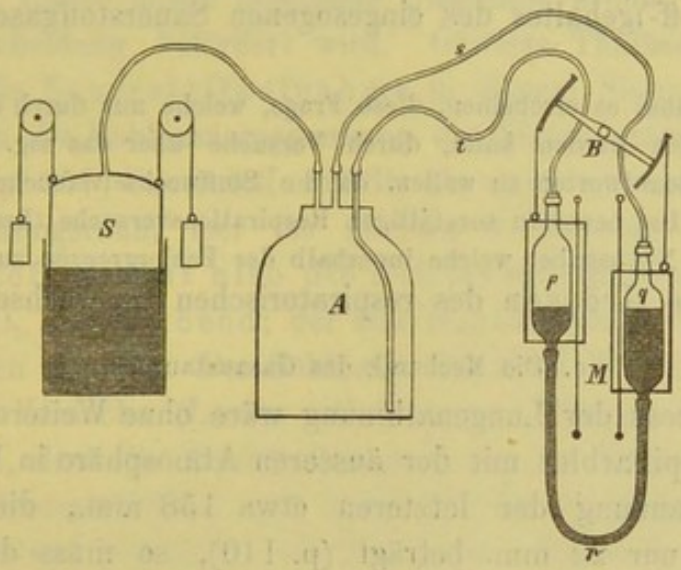


Fig. 16.

und durch den (von einem Motor getriebenen) Balancier B abwechselnd auf und nieder steigen, so dass sie sich mit der eingeschlossenen Kalilauge, welche vor und nach dem Versuch gewogen wird, gleichsam ausspülen; die eine steht mit dem Boden, die andere mit der Kuppel von A durch die Schläuche s und t in Verbindung, wodurch die Luft in A in Bewegung erhalten wird. Die durch die Absorption der Kohlensäure entstehende Druckverminderung saugt aus dem Sauerstoffbehälter S Sauerstoff nach, dessen Verbrauch also direct ablesbar ist. Dieses Verfahren (neuerdings durch Ludwig u. A. modificirt und vereinfacht) eignet sich nur für kleine Thiere und gestattet zugleich Bestimmungen etwaigen Austauschs von Stickstoff (s. unten).

Ein drittes Verfahren besteht darin, durch eine mit Ventilen versehene Gabelung (W. Müller) die In- und Exspirationsluft zu trennen, erstere aus einem gemessenen Vorrath zu beziehen, letztere in geeigneter Weise aufzusammeln und zu analysiren.

Will man den Gaswechsel der gesammten äusseren Athmung bestimmen, so muss der Athmungsraum den ganzen Körper aufnehmen; sucht man nur den der Hautathmung, so athmet Mund und Nase

durch ein besonderes nach Aussen geführtes Rohr; sucht man endlich nur den der Lungen, so besteht der Athmungsraum nur aus einer vor Mund und Nase gebundenen, luftdicht anschliessenden Maske oder, bei Thieren, einer über den Kopf gezogenen Kautschukkappe oder einer in die Trachea gebundenen Canüle.

Beim Regnault-Reiset'schen Verfahren lässt sich die Frage entscheiden, ob Stickstoff bei der Athmung eine Rolle spielt. Die Genannten fanden, dass der Stickstoffvorrath im Raume langsam zunimmt, und schlossen daraus, dass eine geringe N-Ausscheidung stattfinde. Jedoch lässt sich der Verdacht eines geringen Luft-(Stickstoff-)gehaltes des eingesogenen Sauerstoffgases schwer beseitigen.

Verfehlt muss es erscheinen, diese Frage, welche nur durch Respirationsversuche entschieden werden kann, durch Versuche über das sog. Stickstoffdeficit (vgl. Cap. V.) beantworten zu wollen, da die Stoffwechselversuche hierzu viel zu ungenau sind. Die neuesten sorgfältigen Respirationsversuche (Leo) ergaben eine äusserst kleine N-Ausgabe, welche innerhalb der Fehlergrenzen zu liegen scheint.

Ueber die Grössen des respiratorischen Gaswechsels s. Cap. V.

c. Die Mechanik des Gasaustauschs.

Der Process der Lungenathmung wäre ohne Weiteres klar, wenn das Lungencapillarblut mit der äusseren Atmosphäre in Verkehr wäre. Da die O-Spannung der letzteren etwa 158 mm., die des venösen Blutes aber nur 22 mm. beträgt (p. 110), so muss durch einfache Spannungsausgleichung Sauerstoff in das Blut übergehen; da ferner die CO_2-Spannung in der Luft nur 0,38 mm., im venösen Blute aber 41 mm. ist, muss das Blut CO_2 an die Luft abgeben.

Da aber das Lungenblut nicht mit der äusseren, sondern mit der Alveolenluft verkehrt, welche stets O-ärmer und CO_2-reicher ist als die Atmosphäre, so entsteht die Frage, ob auch hier noch eine einfache Spannungsausgleichung angenommen werden darf. Hierzu ist eine directe Untersuchung der Alveolenluft erforderlich. Die erste Bestimmung geschah so (Ludwig & Becher), dass der Athem so lange als möglich angehalten, und dann die exspirirte Luft, welche jetzt nahezu als der Alveolenluft gleichkommend angesehen werden kann, untersucht wurde. Da aber eingewendet werden kann, dass das Anhalten des Athems einen abnormen Spannungszustand des Blutes schafft, wurde später (Pflüger & Wolffberg) durch einen »Lungencatheter«, welcher im Uebrigen die Athmung nicht unterbrach, der Inhalt eines einzelnen Lungenabschnitts am Hunde mittels Einsetzung

des Catheters in seinen Bronchialast entnommen. So zeigte sich die Kohlensäurespannung der Alveolenluft fast genau gleich der oben angegebenen des venösen Herzblutes (Wolffberg, Nussbaum), so dass also die Lungenathmung als einfache Spannungsausgleichung zwischen venösem Blute und Luft betrachtet werden kann. Die Diffusionsgeschwindigkeit in der Lunge ist so gross, dass auch ohne Absperrung, bei ruhiger Athmung, die Exspirationsluft des Hundes eine Kohlensäurespannung hat, die der des venösen Blutes nahe steht.

Dies schliesst jedoch nicht aus, dass die CO_2-Spannung des Blutes in der Lunge durch besondere Umstände erhöht, und dadurch die CO_2-Ausscheidung befördert wird. Gewisse Thatsachen sprechen dafür, dass die Sauerstoffaufnahme in diesem Sinne wirkt. Man findet nämlich die Kohlensäurespannung des Blutes grösser, wenn das Schüttelgas (p. 107) Sauerstoff enthält, als wenn es sauerstofffrei oder der Ausgleichungsraum leer ist (Ludwig & Holmgren; Wolffberg). Der Sauerstoff erhöht also die Kohlensäurespannung, wirkt chemisch CO_2 austreibend; der eine respiratorische Vorgang unterstützt also den anderen. Den Schlüssel für diese Wirkung des Sauerstoffs liefern Versuche (Ludwig mit Sczelkow, Preyer, Gaule u. A.), welche zeigen, dass die Kohlensäurespannung des Serums kleiner ist als die des Gesammtblutes, und durch Blutzusatz erhöht wird, nicht aber durch blosses Schütteln mit Sauerstoff. Hiernach muss ein Bestandtheil der Blutkörperchen die CO_2-austreibende Wirkung des Sauerstoffs vermitteln, höchst wahrscheinlich das Hämoglobin, dessen saure Eigenschaften (p. 109) durch Sauerstoffbindung höchst wahrscheinlich verstärkt werden.

Hin und wieder ist auch eine active (chemische?) Betheiligung des Lungenparenchyms an der Kohlensäureaustreibung behauptet worden; Blut soll, wenn man es durch die Gefässe einer mit Stickstoff gefüllten Lunge leitet, mehr Kohlensäure an deren Gasraum abgeben, als an einen einfachen, mit Stickstoff gefüllten Gasraum (J. J. Müller); indess wird die Beweiskraft dieser Versuche angefochten (Pflüger & Wolffberg).

Da die Lungenathmung zunächst eine Spannungsausgleichung zwischen Lungenblut und Alveolenluft ist, so wird das Blut in der Lunge um so sauerstoffreicher und kohlensäureärmer, je mehr die Alveolenluft in ihrer Zusammensetzung der atmosphärischen Luft sich nähert, was wieder von der Energie der Lüftung, also von der Frequenz

und Tiefe der Athembewegungen abhängt. So ist z. B. nachgewiesen, dass lebhafte künstliche Athmung den Sauerstoffgehalt des arteriellen Blutes bis zur Sättigung steigert (s. oben). Dagegen wirkt der Athmungsmodus auf den Sauerstoffconsum und die Kohlensäureproduction des Gesammtorganismus nicht ein, sondern die letzteren hängen lediglich von den Functionen der Organe ab (Pflüger). Hieraus ergiebt sich ferner, dass nur in der Vergleichung der in längeren Zeiträumen in- und exspirirten Luft der Gaswechsel des Körpers einen richtigen Ausdruck findet.

Die vorstehende Darstellung müsste gänzlich anders lauten, wenn die p. 110 erwähnten Bohr'schen Angaben sich bestätigen. Da nämlich in der Alveolenluft die Sauerstoffspannung jedenfalls weit unter 138 mm. und die Kohlensäurespannung weit über 0 ist, so müsste bei der Athmung sowohl Sauerstoff wie Kohlensäure zu grösserer Spannung hingehen, woran vorläufig jede Erklärung der Lungenathmung scheitern würde.

3. Die Haut- und Darmathmung.

Auch wenn die Lungenathmung eliminirt ist (bei Fröschen durch Ausschneiden der Lungen, bei Warmblütern nach der p. 113 angegebenen Methode), ist noch Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausscheidung wahrnehmbar, welche der Hautathmung oder Perspiration zuzuschreiben ist. Jedoch ist der Hautgaswechsel bei Warmblütern verschwindend klein gegen den der Lunge (die CO_2-Ausscheidung im Mittel etwa $^1/_{225}$ der pulmonalen, nach Zahlen von Aubert); an Fröschen ist sie, bei der Kleinheit der Lungenoberfläche und bei der Feuchtigkeit der Haut, relativ viel beträchtlicher, zumal die Blutarten, welche den Lungen und der Haut zuströmen, beim Frosche weniger verschieden sind (vgl. p. 62f.). Die Existenz der Hautathmung erklärt sich aus der Spannungsausgleichung des durch die Hautgefässe strömenden Blutes mit der Luft, ihre Geringfügigkeit aus der Dicke der zwischenliegenden Epidermis und daraus, dass hier arterielles und nicht venöses Blut zuströmt. — Zur Perspiration ist auch die Wasserverdunstung der Haut, welche bei Schweisssecretion besonders gross ist, zu rechnen, sowie die Verdunstung anderer, noch wenig bekannter Substanzen, welche den specifischen Geruch der Thiere und Menschen verursachen. — Auch im Darm findet eine Art Athmung statt; indem der Sauerstoff der verschluckten Luft verschwindet und durch Kohlensäure ersetzt wird (vgl. Verdauung).

Für die functionelle Bedeutung der Hautathmung wurde früher angeführt, dass geschorene und überfirnisste Thiere unter starker Abkühlung schwer erkranken und sterben (Bernard). Dieser Tod hat aber mit Erstickung Nichts gemein und

scheint eher von der starken Hautreizung herzurühren, denn die Erscheinungen sind den nach ausgedehnten Hautverbrennungen auftretenden ziemlich ähnlich. Andere leiten dieselben von der Zurückhaltung unbekannter Ausdünstungsstoffe her.

Die Darmathmung gelangt bei einem luftschluckenden Fisch, dem Schlammpeizger (Cobitis fossilis) zu wirklicher functioneller Bedeutung.

4. Die innere Athmung.

Die alte Ansicht (Lavoisier), dass die Kohlensäure in der Lunge selbst entstehe, ist durch den Kohlensäurereichthum des in der Lunge anlangenden venösen Blutes widerlegt. Diese Beschaffenheit lässt sich bis zu den Capillaren zurückverfolgen; entweder in ihnen, oder in der Umgebung derselben, in den Geweben, muss die Sauerstoffverzehrung und Kohlensäurebildung erfolgen. Das erstere ist an sich unwahrscheinlich, weil die Oxydationsprocesse so innig an die Functionen der Organe geknüpft sind, dass sie auch in ihnen ablaufen müssen. Am besten würde die Frage zu entscheiden sein, wenn sich die Gasspannungen der Gewebe ermitteln und mit denen des Blutes vergleichen liessen. Dies ist im Allgemeinen nicht direct möglich, aber in Gasräumen und Flüssigkeiten, welche allseitig von unverletzten Geweben umgeben sind (Gas abgebundener Darmschlingen, Gallen- und Harnblaseninhalt) findet man die Kohlensäurespannung bedeutend grösser, als selbst im venösen Blute, woraus ein Kohlensäureübergang aus den Geweben in das Blut hervorgeht; wo aber die Kohlensäure entsteht, dahin muss auch der Sauerstoff wandern (Pflüger & Strassburg). Ein anderer Beweis für die Athmung der Gewebe liegt in dem Gaswechsel ausgeschnittener Organe (s. die Muskelphysiologie), sowie in dem Gaswechsel entbluteter Frösche, welcher kaum hinter dem normalen zurücksteht (Pflüger & Oertmann).

Eine andere Methode, indirect die Gasspannungen der Gewebe kennen zu lernen, wäre die Untersuchung der Gasspannungen der Lymphe (Ludwig mit Hammarsten, Tschirjew, Buchner, Gaule). Hier findet man die Kohlensäurespannung kleiner als im venösen Blut, wenn auch grösser als im arteriellen. Hieraus aber darf nicht geschlossen werden, dass die Kohlensäure nicht in den Geweben entsteht, denn die untersuchte Lymphe hat schon im Bindegewebe und in den Lymphdrüsen Gelegenheit gehabt, ihre Spannungen mit arteriellem Blute auszutauschen. Dass bei der Erstickung die Kohlensäure im Blute stärker zunimmt als in der Lymphe (Tschirjew), könnte auf dem verschiedenen Bindungsvermögen beider und dem unmittelbareren Abfluss des Blutes beruhen.

Ein anderer, aber für sich nicht ausreichender Grund, der für die Gefässe als Sitz der Oxydationsprocesse zu sprechen schien, ist das Vorkommen leicht oxydirbarer (reducirender) Substanzen im Blute (s. oben), besonders im Erstickungsblute (A. Schmidt). Die Quelle dieser Substanzen (welche nicht im Plasma, sondern in den Körperchen enthalten sind, Afonassieff) kann aber im Blute selber

liegen; die Lymphe enthält dieselben nicht (Hammarsten). Auch nimmt der Sauerstoffgehalt in der Wärme digerirten Blutes auffallend wenig ab (Schützenberger, Gréhant & Quinquaud).

Die Sauerstoffspannung vieler Gewebe scheint geradezu Null zu sein, so dass sie also mit Begierde dem Blute Sauerstoff entziehen müssen. Der Muskel enthält z. B. keinen auspumpbaren Sauerstoff (Hermann). Arterielles Blut wird durch ausgiebige Berührung mit Geweben seines Sauerstoffs vollständig beraubt. Die Sauerstoffzehrung der Gewebe lässt sich sogar am lebenden Menschen beobachten (Vierordt): die Fuge zwischen den Fingern zeigt im durchfallenden Lichte rothe Farbe und mit dem Spectralapparat die Streifen des Oxyhämoglobins; umschnürt man die Finger, so dass die Circulation still steht, so tritt nach kurzer Zeit der Streifen des reducirten Hämoglobins auf.

Diese Zeit beträgt etwa 100—150 Secunden und ist bei Kindern kleiner (63 bis 75 Sec.); sie wechselt mit der Tageszeit und wird durch Kälte vergrössert. Durch voraufgehende längere Athmungsunterbrechung wird sie verkleinert, in Folge von Anhäufung reducirender Substanzen im Blut (Vierordt & Dennig). Nach einer ähnlichen Methode findet Hénocque die Reductionszeit zu nur 70 Sec.; die Reduction zeigt eine Steigerung der Energie nach den Mahlzeiten und bei Muskelanstrengungen. Von den Geweben reducirt der Muskel am stärksten (Bernstein).

Auch die Kaltblüter reduciren bei Athmungsunterbrechung ihr Blut sehr schnell; es wird z. B. bei curarisirten Fröschen schnell dunkel. Die Gewebe der Kaltblüter sind also nahezu ebenso sauerstoffbegierig wie die der Warmblüter, obwohl sie den Sauerstoff viel träger verbrauchen (Hermann.

Aus dem Gesagten erhellt die Bedeutung der lockeren Bindung des Sauerstoffs und der Kohlensäure im Blute. Beide Gase müssen an einem Orte vom Blute durch Bindung aufgefangen, an einem anderen Orte aber weiter abgegeben werden. Dies wird durch die angegebene Abstufung der Spannung erreicht:

Sauerstoffspannung:

äussere Luft > Alveolenluft > Blut > Gewebe,

Kohlensäurespannung:

Gewebe > Blut > Alveolenluft > äussere Luft,

da jedes Gas stets nach dem Orte geringerer Spannung wandert.

Die Energie der inneren Athmung ist natürlich für die verschiedenen Organe verschieden und wechselt in jedem einzelnen mit der Zeit je nach der Energie seiner Oxydationsprocesse. Einen Massstab für jene Energie giebt die Vergleichung des Arterien- und Venenblutes des Organs in Bezug auf Gasgehalt und Farbe. In den Nierenvenen ist das Blut fast arteriell gefärbt, in den Muskelvenen sehr dunkel.

5. Der respiratorische Quotient und die Umsetzung in den Geweben.

Das Verhältniss der ausgeschiedenen Kohlensäure zum gleichzeitig aufgenommenen Sauerstoff ($\frac{CO_2}{O_2}$), beide nach dem Volumen oder Aequivalent genommen, nennt man den »respiratorischen Quotienten«. Derselbe muss im Allgemeinen < 1 sein, da der Sauerstoff auch zu anderen Oxydationen als zur CO_2-Bildung verwandt wird (Bildung von Wasser, Schwefelsäure, Phosphorsäure etc.). Für kurze Zeiträume ändert sich der Quotient beständig; in der Ruhe, besonders im Schlafe, ist er am kleinsten; umgekehrt kann er durch Muskelarbeit > 1 werden; d. h. die O_2-Aufnahme und die CO_2-Ausscheidung sind nicht unmittelbar an einander gebunden.

Auch für die Athmung derGewebe (s. oben) lässt sich ein respiratorischer Quotient aufstellen, der ganz ähnliche Verhältnisse zeigt. Derselbe kann jedoch ∞ werden, da die Gewebe, z. B. Muskeln, ohne jede Sauerstoffaufnahme Kohlensäure bilden können (G. Liebig, Hermann). Ebenso verhalten sich kaltblütige Thiere, welche in völlig sauerstofffreier Luft leben können und dabei nicht weniger Kohlensäure bilden wie sonst (Pflüger, Aubert).

Der Grund dieser Verhältnisse ist darin erkannt worden (Hermann, Pflüger), dass die CO_2-Bildung fast überall Resultat von Spaltungsprocessen ist, welche ohne Sauerstoffverzehrung verlaufen, während die letztere wesentlich an die Bildung der spaltbaren Substanzen geknüpft ist. Je mehr Verbrauch und Neubildung dieser Substanzen parallel gehen, um so mehr muss der respiratorische Quotient seinen Mittelwerth erreichen. In Zeiten vorwiegender Thätigkeit wird er sich erhöhen, in Zeiten vorwiegender Ruhe sich vermindern. Dies gilt nicht bloss für den Gaswechsel des Gesammtorganismus, sondern auch für den des einzelnen Organs, z. B. des Muskels.

Dass das Freiwerden von Kräften nicht an unmittelbare Verbrennung gebunden zu sein braucht, sondern auch bei solchen Spaltungsprocessen stattfindet, bei welchen die Atomumlagerung zur Sättigung stärkerer Affinitäten führt, ergiebt sich aus dem Princip der Erhaltung der Energie. Ein bekanntes Beispiel eines Spaltungsprocesses mit Wärmeentwicklung ist die alkoholische Gährung des Zuckers ($C_6H_{12}O_6 = 2\,C_2H_6O + 2\,CO_2$).

6. Athmung veränderter Luft und fremder Gase.

Für die Erhaltung des Lebens kann bei Warmblütern die Zufuhr von Sauerstoff auch die kürzeste Zeit nicht entbehrt werden; der-

selbe darf jedoch mit anderen unschädlichen Gasen (Wasserstoff, Stickstoff) gemengt sein, wie in der Atmosphäre.

Die Angabe, dass das Stickstoffoxydulgas längere Zeit hindurch den Sauerstoff vertreten könne (H. Davy), hat sich nicht bestätigt. Reines N_2O bewirkt bei Warmblütern sofort Dyspnoe und Erstickung, beim Menschen wird erstere nur durch den Rausch (s. unten) subjectiv unmerklich (Hermann).

Unter hohem Druck wirkt Sauerstoffgas schädlich, die Thiere sterben, wenn der O-Partiardruck über 2000 mm. steigt, gleichgültig, ob der Sauerstoff rein, oder mit Stickstoff gemischt ist (Bert). Die Erscheinungen sind denen der Erstickung durch Sauerstoffmangel analog (Hermann, K. Lehmann). Der Grund dieser Schädlichkeit, welche auch für Pflanzen gilt, ist noch nicht genügend aufgeklärt; auch das Leuchten des Phosphors erlischt bei hoher O-Tension, z. B. in reinem Sauerstoffgas von 1 Atm. Druck; möglicherweise sind auch die Gewebe nicht im Stande, des Sauerstoffs sich zu bemächtigen, wenn derselbe hohe Pression hat (Pflüger). Hoher Druck an sich wird gut vertragen; in Wasser sterben z. B. Fische, wenn sie keine Schwimmblase haben, erst bei 300 Atmosphären; niedere Organismen überleben sogar einen Druck von 1000 Atm. (Regnard).

Ueber den Einfluss mässiger Aenderungen der Luftzusammensetzung s. Cap. V. 3.

Die übrigen Gasarten lassen sich folgendermassen eintheilen:

A. *Indifferente Gase.* Sie können, mit Sauerstoff gemischt, beliebig lange ohne Schaden geathmet werden, bewirken jedoch für sich geathmet Erstickung: Stickstoff, Wasserstoff, Grubengas.

B. *Irrespirable Gase.* Sie können nur spurweise, mit anderen Gasen gemengt, eingeathmet werden, weil sie in grösserer Concentration reflectorisch Stimmritzenkrampf bewirken (s. unten); durch Trachealcanülen eingeführt wirken sie auf die Lunge zerstörend.

Hierher gehören alle Gase von starker chemischer Wirkung, wie Chlor, Fluor, Ozon, die gasförmigen Säuren (HCl, HFl, NO_2, SO_2, CO_2), die mit Sauerstoff oder mit Wasser Säuren bildenden Gase (NO, $COCl_2$, BCl_3, BFl_3, $SiFl_4$), die gasförmigen Alkalien (NH_3 und dessen Substitutionsgroducte). CO_2 ist nur bei grösserer Concentration irrespirabel; über NO s. auch unten.

C. *Giftige Gase.* Dieselben können eingeathmet werden, bewirken aber durch ihre Aufnahme in das Blut schädliche oder tödtliche Veränderungen im Organismus.

Speciellere Angaben über diese Gase gehören in die Toxicologie. Von physiologischem Interesse sind: Kohlenoxyd CO, welches durch Verdrängung des Sauerstoffs erstickend wirkt (p. 49); Stickoxyd NO ist wegen Bildung von NO_2 irrespirabel, würde aber dem Blute zunächst seinen O_2 entziehen, und dann sich selbst noch fester als CO mit dem Hämoglobin verbinden (p. 49). Sauerstoffentziehend (reducirend) wirken ferner auf Blut: H_2S (zersetzt weiterhin das Hämoglobin), PH_3, AsH_3, SbH_3, C_2N_2. Berauschend wirkt das Stickoxydulgas N_2O; (s. auch oben); eine Reihe toxischer Erscheinungen bewirkt auch CO_2, wenn sie verdünnt genug ist, um eingeathmet zu werden.

II. Die Mechanik der Athmungsorgane.

1. Die Athmungsorgane im Allgemeinen.

Bei den niedersten Organismen mit sehr geringer Körpermasse genügt die blosse Umspülung der Oberfläche durch das Respirationsmedium (Wasser), um den Gasverkehr durch Diffusion zu unterhalten. Bei entwickelteren Thieren von grösserer Masse muss eine grössere Oberfläche für den Verkehr zwischen den Säften und dem Medium vorhanden sein. Bei den Thieren mit unentwickeltem oder fehlendem Blutgefässsystem muss das Respirationsmedium in den Körper eingeführt und darin verbreitet werden, um gleichsam überall die Säfte aufzusuchen; bei entwickeltem Blutgefässsystem dagegen kann die Blutmasse in ein Organ mit grosser Oberfläche geleitet werden, wo sie das Respirationsmedium antrifft und auf grossen Flächen mit ihm in Diffusionsverkehr treten kann. Ersteres geschieht durch verzweigte Röhrensysteme, welche den ganzen Körper durchziehen, nämlich die Wassergefässsysteme der Strahlthiere und Würmer, und die Luftröhren- oder Tracheensysteme der Arthropoden; — letzteres: bei Wasserathmung durch eine vom Wasser umspülte Ausstülpung der Körperoberfläche, die Kiemen der Mollusken, Krebse, Fische und Batrachierlarven, bei Luftathmung durch ein Einstülpungs-System, die Lungen der Amphibien, Reptilien, Vögel, Säugethiere und des Menschen. Als ein besonderes Athmungsmedium für den Foetus der Säugethiere und des Menschen ist endlich noch das sauerstoffhaltige mütterliche Blut zu betrachten. Das Begegnen des Blutes mit dem Athmungsmedium, d. h. beider Blutarten, geschieht in der Placenta (foetalis und uterina), in welcher durch Capillarwände der Gasverkehr vermittelt wird (s. die Zeugungslehre).

2. Die Lungen und der Brustkasten.

Die menschlichen Athmungsorgane, die Lungen, sind zwei elastische Säcke, die ein verzweigtes Röhrensystem mit endständigen Bläschen (Alveolen) enthalten; die Oberfläche jeder Alveole ist noch dadurch vergrössert, dass ihre Wände durch hervorspringende Leistchen vielfach ausgebuchtet sind. Der Hohlraum der Lunge communicirt durch Luftröhre, Kehlkopf, Rachen und Nasen- oder Mundhöhle mit der äusseren Luft.

Die Lungen des Foetus sind luftleer (anectatisch) und sinken daher in Wasser unter. Durch die erste Athmung bei der Geburt werden die Lungen lufthaltig. Durch Einstechen von Fäden von der unversehrten Brustwand der Leiche aus und darauf Eröffnung des

Thorax überzeugt man sich, dass die Lungen der Brustwand im unversehrten Zustande unmittelbar anliegen. Wird dagegen der Thorax ohne Weiteres geöffnet, so findet man die Lunge auf ein viel kleineres Volum zusammengesunken, aber doch noch beträchtlich lufthaltig (sie schwimmt auf Wasser). Auch im Leben macht eine penetrirende Brustwunde sofort Zurücksinken der Lunge der eröffneten Brustseite, während Luft in die letztere (d. h. in ihren Pleuraraum) eindringt (einseitiger, event. doppelseitiger Pneumothorax). Durch Auspumpen der eingedrungenen Luft kann man die Lunge wieder in den alten Zustand zurückführen, indem sie durch die mit der Atmosphäre communicirende Luft ihres Röhrensystems entfaltet wird.

Der atmosphärische Luftdruck ist es also, welcher das ganze Leben hindurch die Lunge entfaltet und an die Thoraxwand angedrückt erhält.

Zur Ausfüllung des Thoraxraumes müssen nicht nur die Lungen, sondern auch Herz und Gefässe beitragen. Auf die Innenwand aller dieser Organe wirkt der atmosphärische Luftdruck, — auf die Lungen direct (durch Communication mit Trachea u. s. w.), auf das Herz indirect, da der ganze Körper, mithin sämmtliche ausserhalb des Thorax gelegenen Blutgefässe unter dem Luftdruck stehen, und diese mit dem Herzinhalt communiciren. Da somit auf alle im Thorax liegenden Hohlorgane derselbe Druck entfaltend wirkt, so werden dieselben einfach ihrer Dehnbarkeit entsprechend ausgedehnt werden; das dehnbarste Organ, die Lunge, wird daher bei Weitem am meisten zur Ausfüllung des Thorax beitragen müssen, d. h. am meisten über das natürliche Volum ausgedehnt werden, die dickwandigen Herzkammern am wenigsten, sehr merklich dagegen die dünnwandigen Vorkammern und Venenstämme (vgl. p. 67, 83). Ferner müssen auch die nachgiebigen Theile der Thoraxwand selbst, auf deren Aussenfläche ebenfalls der Atmosphärendruck wirkt, durch Hineinwölbung in den Thorax zur Ausfüllung oder vielmehr Verkleinerung des Thorax beitragen. Daher sind Zwerchfell und Intercostalweichtheile in den Thorax hineingewölbt. Der Spannungszustand aller den Thorax durch die Wirkung des Luftdrucks ausfüllenden Theile ist natürlich der gleiche; man bezeichnet ihn gewöhnlich als den »negativen Druck« des Brustkastens. Man kann diese Spannung messen, indem man die Luftröhre durch ein Manometer verschliesst und dann den Thorax öffnet; sie beträgt etwa 6 mm. Hg (Donders). Ueber andere Messungsmethoden s. unten sub 3c.

Vollständig kann die Elasticität der Lunge nach Eröffnung des Thorax ihren Luftgehalt nicht austreiben, wie schon oben erwähnt; der Grund hierfür liegt ohne Zweifel in den Reibungswiderständen der collabirten Bronchien. Dagegen lässt sich eine Lunge völlig anectatisch gleich der fötalen machen, wenn man die Luft allmählich durch ein absorbirbares Gas, z. B. Kohlensäure, verdrängt und dann längere Zeit liegen lässt (Hermann). Lungenlappen, welche durch Bronchialverschluss abgesperrt sind, werden nach einiger Zeit anectatisch, wahrscheinlich ebenfallr durch Resorption ihres Gasgehalts. Anectatische Lungen bedürfen wegen der Adhäsion der Bronchialwände viel grösseren Druckes zur Entfaltung als gewöhnliche (Hermann & Keller).

Die fötale anectatische Lunge füllt den fötalen Thorax ohne Zwang aus, d. h. sie weicht bei Oeffnung des Brustkastens nicht zurück und zeigt beim Donders'schen Versuch, s. oben, keine Spannung (Bernstein). Dieser Zustand wird auch durch die erste Athmung nach der Geburt nicht geändert; in der Leichenstellung füllt die Lunge den Thorax ebenfalls noch vollkommen aus, collabirt nicht bei der Oeffnung und zeigt keinen Donders'schen Druck (Hermann). Aspiration ist also hier nur während der Inspirationen vorhanden. Erst ganz allmählich bildet sich die permanente Aspiration aus, indem wahrscheinlich der Brustkasten schneller wächst als die Lunge und so das bleibende räumliche Verhältniss entsteht, — beim Menschen anscheinend noch langsamer als bei Säugethieren (Hernann, K. Lehmann).

Wird nach Herstellung von Pneumothorax die Wunde verschlossen, so kann das Thier am Leben bleiben, seine Respiration ist nur weniger ergiebig; am günstigsten ist es natürlich, wenn der Verschluss im Augenblick der Exspiration geschieht (Langendorff & Cohn). Ein nach aussen sich öffnendes Ventil in der Wunde befördert die Herstellung des normalen Zustandes (Northrup).

Ueber den Kreislauf in der Lunge und die Wirkung der Thoraxaspiration auf den allgemeinen Kreislauf s. p. 80, über die Vasomotoren der Lunge p. 98; der Tonus der Lungenarterien und überhaupt der Einfluss des Nervensystems auf dieselben ist relativ gering (Lichtheim, Bradford & Dean, Knoll); über den Einfluss ihrer Verengerung auf den allgemeinen Kreislauf vgl. p. 87. Stauung in den Lungengefässen erweitert die Alveolen, vermindert aber den respiratorischen Volumwechsel (v. Basch). — Ueber die glatten Bronchialmuskeln s. unten.

3. Die Athembewegungen.

Während des ganzen Lebens erfolgt eine abwechselnde Erweiterung und Verengerung des Brustkastens und somit der Lungen, welche letzteren sich dabei vollkommen passiv verhalten. Bei der Erweiterung (Einathmung, Inspiration) tritt jedesmal ein Quantum neuer Luft ein, bei der Verengerung (Ausathmung, Exspiration) wird ein Theil der Lungenluft entleert. Es wird also die Lungenluft regelmässig partiell erneuert, und dadurch der bereits besprochene Gasaustausch zwischen Luft und Blut unterhalten. Die schichtweise diffusorische Gaserneuerung, wie sie ohne Athembewegung eintreten würde, ist ein viel zu langsamer Process, um dem Ventilationsbedürfniss der Alveolen zu genügen.

a. Die Inspiration.

Die Inspiration geschieht stets durch Muskelwirkung. Die regelmässig wirkenden Inspirationsmuskeln sind: das Zwerchfell, die Scaleni und die Intercostales, namentlich die externi. Bei absichtlich tiefer oder wegen irgendwelcher Hindernisse angestrengter Inspiration treten noch andere, accessorische Inspirationsmuskeln in Thätigkeit, zunächst die Serrati postici superiores und die Levatores costarum, bei höchster Athemnoth die Sternocleidomastoidei, Pectorales, Serrati antici etc. Das Zwerchfell erweitert den Thoraxraum, indem es sich bei seiner Contraction, namentlich an den musculösen Partien, abflacht, und an seinen Rändern, mit denen es in der Ruhe an der Thoraxwand anliegt, sich von ihr abhebt. Die übrigen Muskeln wirken erweiternd durch Hebung der Rippen; sie haben im Allgemeinen einen Verlauf von hinten und oben nach vorn und unten, und sind an ihrem oberen Ende durch die Wirbelsäule oder (Pectorales, Serrati antici) festgestellte Theile der oberen Extremität, fixirt. Inspiratorisch wirkt nach Einigen noch der Serratus posticus inferior, indem er die hintersten Insertionspuncte des Zwerchfells fixirt (Henle, Landerer).

Jede Rippe ist vermöge ihrer beiden an zwei Wirbelkörpern und einem Querfortsatze befindlichen Gelenke um eine horizontale Axe drehbar. Die Drehaxen je zweier correspondirender Rippen convergiren nach vorn unter Winkeln, die von oben nach unten abnehmen (oben 125°, unten 88°, Volkmann). Jede Rippenhebung, d. h. Drehung um die Axe nach oben, macht die geneigte Ebene, die man sich durch den Rippenbogen gelegt denkt, mehr horizontal, erweitert somit den Thorax im Querschnitte. Die Drehung der Rippen um ihre Axe ist jedoch durch die, freilich nachgiebigen, elastischen Knorpel, durch welche sie mit dem Sternum verbunden sind, auf enge Grenzen beschränkt. Mit jeder Rippenhebung erfolgt daher ausser einer Hebung des Sternum auch eine leichte Torsion der Knorpel um ihre Längsaxe. Aus der Lage der Drehaxen folgt ferner (Volkmann), dass die oberen Rippen, deren Axe mehr frontal steht, den Thorax mehr in sagittaler Richtung erweitern, die unteren dagegen, mit mehr sagittaler Axe, mehr in frontaler Richtung.

Die Wirkung einiger Athemmuskeln ist zweifelhaft und streitig, besonders die der Intercostalmuskeln. Zur Aufklärung benutzt man theils theoretische Betrachtungen, theils die Wirkung künstlicher Reizung, theils endlich die Messung des Abstandes der Insertionspuncte bei künstlich an der Leiche hervorgebrachter In- und Exspirationsstellung. Eine alte theoretische Betrachtung (Hamberger) ergiebt Folgendes: Sind in Fig. 17 RR' und rr' die hinteren (nach vorn absteigenden) Stücke zweier benachbarten Rippen in ihrer Ruhestellung, RR'' und rr'' dieselben in der Inspirationsstellung, stellt ferner $a\,b$ eine Faser der Intercostales externi, $c\,d$ eine der interni dar, so muss offenbar, wie schon der Augenschein lehrt, der Abstand $a\,b$ in der gehobenen Stellung ($a'b'$), $c\,d$ dagegen in der gesenkten, am

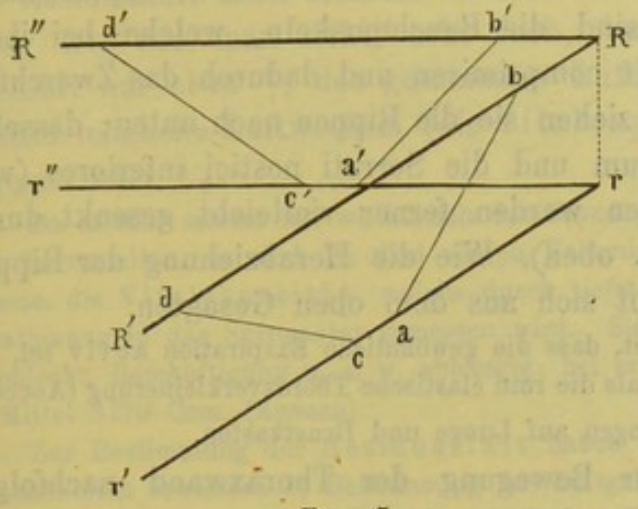


Fig. 17.

kleinsten sein. Hieraus folgt umgekehrt, dass Verkürzung von *a b* beide Rippen heben, von *c d* dagegen beide senken muss. Diese schematische Betrachtung reicht aber wegen der vom Angulus costae an nach vorn aufsteigenden Gestalt der Rippen, sowie wegen des beschränkten Verbreitungsbezirks beider Faserrichtungen nicht aus. Ueber die inspiratorische Wirkung der Externi ist kein Zweifel; dagegen ist die exspiratorische der Interni streitig. Neuerdings wird nach graphischen Versuchen behauptet, dass sie sich abwechselnd mit dem Zwerchfell contrahiren, also in der That Exspiratoren sind (Hartwell & Martin). Künstliche Reizung soll aber stets Verengerung der Intercostalräume machen, mögen die Interni oder die Externi durchschnitten sein (Lukjanow). Einige Autoren (Henle, Brücke, v. Ebner u. A.) nehmen an, dass die Intercostales nur die Intercostalräume steifen und so die Einziehung derselben bei der Inspiration hindern.

Während die Rippenheber den Thorax im Querschnitt erweitern, vergrössert die Zwerchfellcontraction den Längendurchmesser. Je nachdem die Rippen- oder die Zwerchfellsbewegung vorwiegt, unterscheidet man einen Costal- und einen Abdominaltypus der Athmung. Letzterer Name rührt davon her, dass jede Zwerchfellabflachung die Baucheingeweide nach unten drängt, also die Bauchwand hervorwölbt. Der Costaltypus ist beim weiblichen, der Abdominaltypus beim männlichen Geschlechte meist der vorwiegende. Bei tiefer Athmung überwiegt der costale Antheil (Hutchinson), welcher überhaupt leistungsfähiger ist, als der abdominale (Sewall & Pollard).

b. Die Exspiration.

Die Exspiration geschieht in der Regel passiv, nämlich dadurch, dass die bei der Inspiration aus ihrer Gleichgewichtslage gebrachten Thoraxwandungen nach dem Aufhören der Inspirationskräfte durch Schwere und Elasticität wieder in jene zurückkehren. Die Schwere zieht die gehobenen Rippen wieder herab; die Elasticität der Lungen zieht das Zwerchfell wieder in die Höhe und die Thoraxwände einwärts, die Elasticität der torquirten Rippenknorpel bringt die Rippen wieder in ihre natürliche Lage. — Bei angestrengter oder behinderter Exspiration treten auch hier Muskelkräfte in Thätigkeit, und zwar haben die Exspirationsmuskeln im Allgemeinen die Rich-

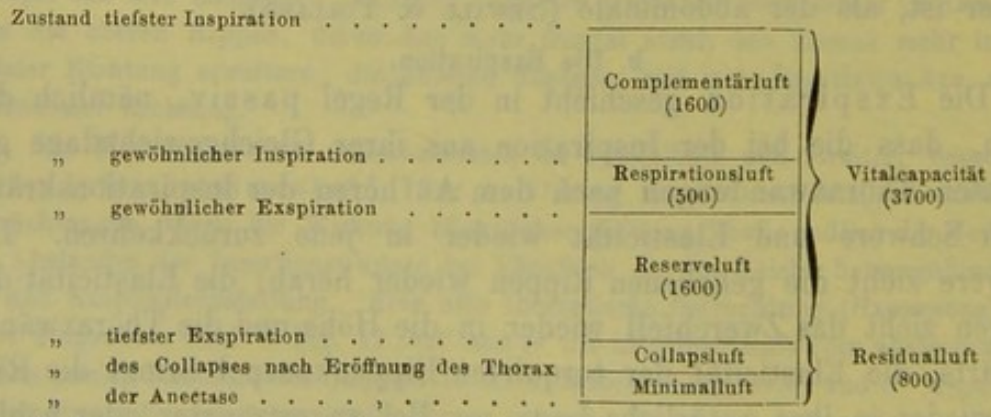
tung von hinten und unten nach vorn und oben. Die hauptsächlichsten Exspirationsmuskeln sind die Bauchmuskeln, welche bei ihrer Contraction den Bauchinhalt comprimiren und dadurch das Zwerchfell in die Höhe treiben; auch ziehen sie die Rippen nach unten; dasselbe thun die Quadrati lumborum und die Serrati postici inferiores (vgl. jedoch p. 124). Die Rippen werden ferner vielleicht gesenkt durch die Intercostales interni (s. oben). Wie die Herabziehung der Rippen den Thorax verengt, ergiebt sich aus dem oben Gesagten.

Neuerdings wird behauptet, dass die gewöhnliche Exspiration activ sei, besonders weil sie langsamer ist als die rein elastische Thoraxverkleinerung (Aducco).

c. Die Wirkungen auf Lunge und Brustkasten.

Da die Lungen jeder Bewegung der Thoraxwand nachfolgen müssen, so bewirkt jede Inspiration eine Vergrösserung der Lungen im Querschnitt und in den Längsdurchmessern (auch in der Wandschicht, da die Randtheile des Zwerchfells sich von der Thoraxwand abheben). Letztere ist mit einem Herabrücken der ganzen Lunge längs der Thoraxwände verbunden, und bedingt schon für sich, auch ohne Erweiterung des Thoraxquerschnittes, eine Vergrösserung des Lungenquerschnitts, da durch das Herabrücken in dem kegelförmigen Thorax jede Lungenschicht in einen tieferen, also grösseren, Thoraxquerschnitt gelangt. Das Herabrücken der Lungen zieht auch Luftröhre und Kehlkopf bei der Inspiration etwas nach unten, was man leicht von aussen bemerkt.

Der respiratorische Wechsel des Luftgehaltes der Lungen, welcher höchst wahrscheinlich hauptsächlich die nachgiebigsten Theile, die Alveolen, betrifft, ist je nach der Tiefe der Athmung sehr verschieden. Die in- oder exspirirten Luftvolumina kann man bequem durch calibrirte Glockengasometer (sog. Spirometer) oder Gasuhren messen.



Die Volumina, um welche es sich handelt, ergeben sich annähernd aus vorstehendem Schema (die Zahlen in Ccm., meist nach Hutchinson,

die Residualluft nach Hermann & Berenstein). Die gewöhnliche Athmung ist, wie man sieht, sehr flach, besonders beim Manne, und wechselt nur etwa $^1/_6$ des gesammten Luftgehalts der Lungen. Der grösste mögliche Luftwechsel (die Vitalcapacität, s. unten) beträgt dagegen über $^4/_5$.

Da es sehr schwer ist, willkürlich den Stand gewöhnlicher In- und Exspiration herzustellen, so sind die drei oberen Volumina sehr unsicher, sicherer ihre Summe, die Vitalcapacität, welche durch tiefste Einathmung und dann tiefste Ausathmung in das Spirometer gemessen wird. Sie zeigt sich von Körpergrösse, Geschlecht, Beschäftigung u. s. w, abhängig; bei erwachsenen Männern beträgt sie im Mittel 3770 Ccm. (Arnold).

Zur Bestimmung der Residualluft haben sich folgende Methoden als die brauchbarsten erwiesen: 1) Bestimmung des Luftgehaltes der Leichenlunge im comprimirten Thorax, durch Zubinden der Luftröhre, Herausnehmen der Lunge, Wägung und Volummessung derselben (Hermann & B. Jacobson); dies Verfahren ergiebt nur ungefähre Werthe, um 900 Ccm. 2) Nach tiefer Exspiration wird die Lunge mit einem gemessenen Volum Wasserstoffgas in Verbindung gebracht, und nach 6—10maligem Hin- und Herathmen der Wasserstoffgehalt des Gases bestimmt, woraus sich die Residualluftmenge berechnen lässt (H. Davy); es existirt nur eine Bestimmung von Davy an sich selbst, zu 672 Ccm. 3) Die Lungenluft wird durch längere Wasserstoffathmung in einem Spirometer A wasserstoffhaltig gemacht, und nach tiefer Exspiration mit einem zweiten Spirometer B in Verbindung gebracht, welches ein bekanntes Luftvolum enthält, nach mehrmaligem Hin- und Herathmen ergiebt sich das Residualvolum aus den Wasserstoffgehalten der Gase in A und B (Hermann & Berenstein); dies Verfahren, bei welchem jede Dyspnoe vermieden wird, ergab im Mittel zahlreicher Versuche 800 Ccm. für Männer, allgemein $^1/_4$—$^1/_5$ der Vitalcapacität. 4) Die Person wird in einem Behälter luftdicht eingeschlossen, und mit einem Spirometer verbunden; durch Saugen am Behälter bei unverändertem Thoraxstande entleert die Lunge passiv ein Luftquantum in das Spirometer, aus welchem sich, wenn die Druckverminderung bekannt ist, das Luftvolum der Lunge, also bei tiefster Exspirationsstellung die Residualluft, berechnen lässt (Pflüger); solche Versuche ergaben im Mittel 500 Ccm.; ihre Schwierigkeit besteht in der Aufgabe, den Thorax unverändert zu halten. 5) Die Methoden, bei welchen in tiefster Exspirationsstellung aus einem in starre Wände eingeschlossenen Luftquantum inspiratorisch gesogen, und aus der eintretenden Druckverminderung das Residualvolum berechnet wird, gaben meist unbrauchbare Resultate, weil die Vergrösserung des Thoraxvolums nicht genau bekannt war; wird letztere durch Einschliessung des Körpers in eine Art Plethysmograph direct bestimmt, so erhält man als Werth der Residualluft etwa die Hälfte der Vitalcapacität (Gad), was anscheinend zu viel ist.

Als Minimalluft wird der nicht entweichende Luftrest der collabirten Lunge (p. 122) bezeichnet (Hermann); Bestimmungen existiren bisher nur für Thiere (Lehmann, Kochs). Collapsluft (Hermann) ist der durch Eröffnung des Thorax entweichende Theil der Residualluft.

Verbindet man die Luftwege mit einem äquilibrirten Spirometer oder analogen Vorrichtungen und schreibt man die Bewegungen der Glocke auf, so gewinnt

man Athmungscurven, welche die Volumina der ein- und austretenden Luft erkennen lassen (Aëroplethysmograph, Gad).

Der oben zu $^1/_6$ bei gewöhnlicher Athmung veranschlagte mechanische Ventilationscoëfficient ist nicht identisch mit dem chemischen, da, wie durch die Davy'sche Wasserstoffmethode gefunden wird (Gréhant), ein Theil der eingeathmeten Respirationsluft gleich bei der folgenden Exspiration wieder herausgeht, also nichts zur Erneuerung beiträgt. Die letzte Spur von 500 Ccm. eingeathmeten Wasserstoffs ist nach der 6. bis 10. Respiration entleert (Gréhant).

Da in den ersten Lebenstagen die Lunge den eröffneten Thorax ganz ausfüllt (vgl. oben p. 123), so fehlt dem Neugeborenen die Collapsluft, oder es ist für ihn Residualluft = Minimalluft. Da hiernach die Lunge bei jeder Exspiration nahezu luftleer wird, so ist der Ventilationscoëfficient des Neugeborenen ungemein gross, seine Lufterneuerung nahezu integral (Hermann).

Die Athembewegungen verändern zugleich den Druck im Thorax und den Blutgefässen. Der negative Druck im Thorax und im Herzen (die Aspiration des Thorax) wird durch Inspiration vermehrt, durch Exspiration vermindert. Bei activer Exspiration mit behindertem Lufteintritt durch Verschluss der Stimmritze wird die eingeschlossene Luftmasse comprimirt, der Thoraxdruck positiv, und das Einströmen des Blutes in die Venenstämme und das Herz behindert (vgl. p. 83). Dieser Zustand tritt besonders beim Schreien und Drängen (Bauchpresse) ein; bei letzterem dient die im Thorax eingeschlossene Luft als Widerlager für die Compression des Bauchinhaltes. Ueber den Einfluss der Athembewegungen auf den arteriellen Blutdruck vgl. p. 79f.

Die Messung des intrathoracalen Drucks und seiner respiratorischen Veränderungen ist noch nicht in befriedigendem Maasse erfolgt. Der Donders'sche Versuch (p. 122) ergiebt ihn nur für die Leichenstellung. Zur Messung am Lebenden ist die Schlundsonde mit angesetztem Manometer benutzt worden (Schreiber, Luciani, Rosenthal); als exspiratorischer Werth ergab sich so beim Menschen minus 3 bis $4^1/_2$, als tief inspiratorischer minus $7^1/_2$ bis 9 mm. Hg (Rosenthal); jedoch sind die Werthe wegen der eigenen Elacticität der Schlundwand nicht ganz genau. Aehnliches gilt von den Bestimmungen an Thieren durch ein mit dem Pericard verbundenes Manometer (Adamkiewicz & Jacobson). Auf indirectem Wege, durch Anstellung des Donders'schen Versuches an der Leiche bei künstlich nachgeahmten Respirationsstellungen, ergab sich für den Hund als mittlerer inspiratorischer negativer Druck 9,4 mm., als Druckschwankung 5,5 mm. Hg (Heynsius). Directe Messungen im Pleuraraum existiren kaum.

Der (in der Ruhe dem Atmosphärendrucke gleiche) Druck der in den Athemwegen enthaltenen Luft erleidet wegen der Enge der Zugänge (Nasenlöcher, Stimmritze) geringe Schwankungen, eine negative (etwa 1 mm.) bei der Inspiration, eine positive (1—3 mm.) bei der Exspiration (Donders). Man kann sie nachweisen (und auch graphisch registriren) bei Thieren, indem man ein Manometer seitlich mit der Trachea in Verbindung setzt, beim Menschen, indem man das Manometer in ein Nasenloch bringt und bei geschlossenem Munde durch das andere athmet. Natürlich hängt ihr Betrag ganz von der Geschwindigkeit der Luftbewegung und von

der Weite des Zugangs ab, und nimmt nach den Alveolen hin an Grösse zu — Das registrirende Luftröhrenmanometer zeigt (Ceradini) auch cardiale Schwankungen („cardiopneumatische Bewegung"), welche hauptsächlich daher zu rühren scheinen, dass die Lunge wie ein Marey'sches Luftkissen den Herzschlag registrirt.

Die vorstehende Druckschwankung ist eins der einfachsten Mittel, die Athembewegung graphisch darzustellen (vgl. auch p. 127f.), statt des schreibenden Manometers genügt natürlich der Marey'sche Pantograph (p. 2). Ergiebigere Druckschwankungen, welche noch besser zum Aufschreiben geeignet sind, erhält man mit endständigem Luftröhrenmanometer (hiermit misst man auch die Saug- und Druckkraft der Athmung, p. 130); jedoch ist es dann rathsam, zur Verhütung von Dyspnoe zwischen Luftröhre und Manometer ein geräumiges Luftreservoir einzuschalten (Hering); statt der Trachealcanüle genügt auch eine über den Kopf gezogene trichterförmige Kautschukkappe. Ausser den Volum- und Druckschwankungen kann man auch die Durchmesser- und Umfangsänderungen des Thorax graphisch registriren, erstere durch Tasterzirkel, zwischen deren Branchen elastische Hohlkörper eingeschaltet sind (Thoracographen, Stethographen), letztere durch Gürtel mit ähnlicher Einschaltung (Pneumographen, Atmographen); die Druckänderungen in den Hohlkörpern werden durch den Marey'schen Pantographen registrirt. Auch kann man einzelne Puncte des Brustumfanges oder des Zwerchfells auf Triebwerke, welche mit Zeigern verbunden sind (Sibson's und Ransome's Thoracometer), oder auch schreibende Hebelsysteme (Rosenthal's Phrenograph, Riegel's Stethograph wirken lassen, u. dgl. Zur Aufnahme des ganzen Thoraxprofils dienen Vorrichtungen, welche aus zahlreichen parallelen Stäben bestehen, welche sich durch Schwere oder Elasticität mit ihren Enden dem Thorax anlegen und in dieser Stellung fixirt oder graphisch verzeichnet werden (Demeny, Eckerlein), endlich die Photographie (Hasse). Die Stellung des Zwerchfells wird durch die Körperlage (Gewicht der Eingeweide), Kleidung etc. mannigfach modificirt.

Bei Lufteinblasungen in die Lungen geht merkwürdig leicht Luft in die Gefässe und das Herz über, schon bei Drücken, welche unter den im Leben vorkommenden liegen (Ewald & Kobert); diese Thatsache bedarf noch weiterer Aufklärung.

An Kehlkopf, Luftröhre und Brust hört man, namentlich bei der Inspiration, Athmungsgeräusche, welche an den ersteren einen hauchenden (bronchialen), an der Lunge einen schlürfenden oder zischenden (vesiculären) Character haben, erstere dem Laut h oder ch, letztere dem w oder f ähnlich.

Die Betrachtung der Athmungsorgane der Vögel, Amphibien, Fische und übrigen Wirbelthierklassen und der Wirbellosen würde den Rahmen dieses Werkes überschreiten.

4. Die zuleitenden Luftwege und die Bronchien.

Oberhalb des Kehlkopfs setzt sich der Respirationscanal, unter Kreuzung mit dem Digestionscanal, in das Cavum pharyngonasale, die Choanen und die Nasenhöhle fort; durch die Mundhöhle wird nur ausnahmsweise geathmet; beim Pferd und Schwein kann durch den Mund überhaupt nicht geathmet werden, weil die Epiglottis höher steht als das Gaumensegel (Bowles). Der ganze Respirationscanal

besitzt eine nach aussen gerichtete Flimmerbewegung, welche für die Herausbeförderung von Staub, Russ, Schleim aus der Lunge von fundamentaler Bedeutung ist. Auch sonst ist der Zuleitungscanal reich an Schutzvorrichtungen für die Lunge, so das Geruchsorgan, die Verschlussvorrichtung der Stimmbänder, die Entleerungsbewegungen des Niesens, Hustens, Räusperns etc., endlich die Vorwärmung und Befeuchtung der Luft in dem langen Canal (vgl. p. 111).

Die Mechanik des Stimmritzenschlusses ist bei der Lehre von der Stimme zu erörtern. Die Bedeutung desselben zeigt sich in dem Schutze gegen irrespirable Gase (p. 120), dem Abfangen von Speisetheilchen beim Falsch-Schlucken u. s. w. Nach Durchschneidung beider Vagi gehen die Säugethiere nach 24—48 Stunden an einer Lungenentzündung durch eingedrungene Fremdkörper zu Grunde, welche im Wesentlichen von Lähmung des Kehlkopfes, verbunden mit Schlucklähmung, herzuleiten ist (Traube, O. Frey).

Andere angebliche Ursachen des Todes nach Vagusdurchschneidung, wie Hyperämie der Lungen (vgl. p. 98), trophische Veränderungen des Herzens (p. 96) Verdauungsstörungen (Timofeew) sind durchaus streitig und zweifelhaft.

Räuspern und Husten sind reflectorische, mit Schall verbundene Sprengungen der verengten resp. geschlossenen Stimmritze; hierdurch können Schleim und Fremdkörper herausgeschleudert werden. Ein ähnlicher, jedoch noch nicht völlig aufgeklärter Vorgang ist das Niesen. Die respiratorischen Luftströme im Zuleitungsapparat werden in mannigfachster Weise zu anderen Zwecken verwendet, zum Hauchen, Schnäuzen, Gurgeln, Blasen, Saugen, Singen, Sprechen u. s. w. Bis auf beide letzteren, welche im 9. Capitel behandelt werden, sind diese Vorgänge ohne Erläuterung verständlich. Ueber die höchsten erreichbaren Sauge- und Blasedrücke gehen die Angaben sehr auseinander; es scheint, dass erstere bis über $^1/_5$, letztere bis über $^1/_3$ Atm. gehen können. Beim Kaninchen ist die Saugkraft grösser als die Druckkraft (Seelig).

An den Athembewegungen betheiligt sich der Zuleitungsapparat activ durch inspiratorische Erweiterung der Nasenlöcher und der Stimmritze, erstere beim Menschen nur in der Dyspnoe beträchtlich. Die Stimmbandbewegung fehlt vielen Personen (80 pCt. Semon), bei denen die Glottis beständig weit ist. Das passive Herabrücken des Kehlkopfs bei der Inspiration ist schon oben erwähnt (p. 126).

Reizung der peripherischen Vagusenden macht eine eben nachweisbare Verkleinerung des Lungenvolums (Schiff, Gerlach u. A.), welche offenbar nur von den glatten Bronchialmuskeln herrühren kann; stärkere Reizung macht bei manchen Thieren Volumvergrösse-

rung, es sind also auch erweiternde Fasern vorhanden (Roy & Brown, Sandmann). Eine deutlichere Wirkung zeigt sich beim Durchtreiben von Luft durch die an der Oberfläche mit Löchern versehene Lunge: Vagusreizung vermehrt deutlich den Widerstand; wahrscheinlich sind die verengenden Contractionen nicht allgemein, sondern vielleicht peristaltisch ihre Stelle wechselnd, woraus sich der geringe Einfluss auf das Volum erklären würde (Mac Gillavry). Durchschneidung der Vagi vergrössert das Lungenvolum, die Muskeln haben also einen Tonus; die centripetalen Vagusfasern wirken auf beide Fasergattungen reflectorisch (Roy & Brown). Die physiologische Bedeutung der Bronchialmuskeln ist noch unbekannt.

5. Der Rhythmus und die Innervation der Athembewegungen. Die Erstickungserscheinungen.

a. Der Rhythmus der Athmung.

Die Athembewegungen erfolgen unwillkürlich (auch bei Schlafenden und Betäubten) in einem bestimmten Rhythmus und mit bestimmter Tiefe. Der Wille kann beides beliebig variiren, auch, freilich nur auf kurze Zeit, die Bewegung unterdrücken. Die durchschnittliche Frequenz ist beim Erwachsenen 18 in der Minute. Ueber Wechsel der Tiefe s. unten sub b.

In frühem und spätem Lebensalter, beim weiblichen Geschlecht, bei erhöhter Temperatur, bei Muskelanstrengungen, während der Verdauung, bei Gemüthsbewegungen, nach einer zeitweisen Unterdrückung (also etwa bei denselben Momenten, welche die Herzfrequenz erhöhen) sind die Athembewegungen häufiger. Im Allgemeinen kommen in jedem Zustande auf 4 Herzcontractionen eine In- und Exspiration. — Der Einfluss der Affecte betrifft nicht bloss die Frequenz, sondern oft auch Tiefe und Form der Athembewegung; letztere bewirkt zuweilen characteristische Töne oder Geräusche im Zuleitungsrohre. So sind mit Schallerscheinungen verbunden: die schnell auf einander folgenden Inspirationen des Schluchzens, die tiefe Inspiration mit folgender kräftiger Exspiration beim Seufzen, die langsame und anhaltende Inspiration durch den krampfhaft geöffneten Mund beim Gähnen, die stossweise unterbrochene Exspiration des Lachens u. s. w.

b. Das Athmungscentrum und seine Erregung.

Das Centralorgan für die Athembewegungen liegt im Kopfmark; Verletzung der betr. Stelle hebt sogleich die Athmung auf und ist für Warmblüter tödtlich (Flourens); man hat sie daher als »Lebensknoten« bezeichnet. Näheres über ihre Lage s. im 11. Cap.

Die Athmungsnerven (Phrenici, Intercostales, Thoracici etc.) entspringen jedoch nicht direct aus dem Athmungscentrum, sondern aus dem Rückenmark. Hohe Rückenmarksdurchschneidung hebt

daher ebenfalls die Athmung auf, durch Trennung der Verbindungsstränge vom Athmungscentrum.

Unter günstigen Umständen, z. B. nach Darreichung von Strychnin, ferner an Neugeborenen, sieht man auch an so operirten Thieren noch schwache automatische Athmung und dyspnoische und reflectorische Beeinflussung derselben; namentlich wenn man das Thier durch künstliche Athmung so lange am Leben erhält, bis das Rückenmark sich von seiner Erschütterung erholt hat (vgl. Cap. XI.). Die Athmungsfasern gehen also durch das Rückenmark nicht einfach hindurch, sondern machen in der grauen Substanz, wie die Gefässnerven (p. 102), Station; diese Theile der grauen Substanz haben ähnliche Centralfunctionen, wie das Athmungscentrum (P. Rokitanski, v. Schroff, Langendorff, Wertheimer). Auch bei Insecten beschränkt sich das Athmungscentrum nicht auf den Kopf. Abgeschnittene Hinterleibsegmente können noch athmen vermöge ihres Bauchstrangantheils (Luchsinger, Langendorff). Jedoch scheint es nicht gerechtfertigt, die Impulse zur normalen Athmung den spinalen Centren, und dem Kopfmark nur regulatorische Einwirkung zuzuschreiben.

Die Thätigkeit des Athmungscentrums wird höchst evident durch das Athmungsbedürfniss beeinflusst (Rosenthal). Wird künstlich durch Lufteinblasungen das Blut möglichst arteriell gemacht (p. 111), so hört die selbstständige Athmung auf (Apnoe). Umgekehrt wird die Athmung vertieft und es betheiligen sich immer mehr accessorische, besonders inspiratorische Athemmuskeln (Dyspnoe), wenn aus irgendwelchem Grunde die Venosität des Blutes zu gross ist, z. B. bei Vergeblichkeit der Athembewegungen wegen Pneumothorax, Verschluss der Luftwege etc., oder bei Sauerstoffmangel im Athmungsraum. Die Dyspnoe ist ein regulatorischer Act, welcher häufig das Blut auf die normale Beschaffenheit bringt; bei weiterer Zunahme der Venosität des Blutes geht sie jedoch in allgemeine klonische und tetanische Krämpfe (Erstickungskrämpfe) über, welche auf immer weiterem Umsichgreifen der Erregung im Kopf- und Rückenmark beruhen. Zu diesen Erregungserscheinungen gehört auch der allgemeine Gefässkrampf (p. 101 und 102), die Pulsverlangsamung (p. 97), ferner eine Erweiterung der Pupille. Bei immer fortschreitender Venosität des Blutes tritt schliesslich allgemeine Lähmung (Erstickung, Asphyxie, Suffocation) ein, weil der Sauerstoffmangel alle Organe unerregbar macht, so dass die vorhandenen dyspnoischen Reize nicht mehr wirken. Ihr Fortbestand zeigt sich jedoch darin,

dass bei Wiederzufuhr von Sauerstoff die ersten Erscheinungen dyspnoische Erregungserscheinungen sind.

Die Apnoe, welche man auch an sich selbst durch eine Reihe schneller und tiefer Inspirationen hervorrufen kann, beweist, dass auch die gewöhnliche Athmung durch den Reiz des Athmungsbedürfnisses, welcher noch näher zu untersuchen ist (s. unten), hervorgerufen wird. Der Angriffspunct dieses Reizes ist das Athmungscentrum selbst, und nicht, wie Manche behauptet haben, die peripherischen Enden seiner sensiblen Nerven, denn die Athmung besteht noch fort, wenn alle zum Athmungscentrum tretenden centripetalen Nerven durchschnitten sind (Rosenthal); die Athmung ist also kein Reflexact.

Noch sicherer wird dies dadurch bewiesen, dass auch locale Hirndyspnoe dyspnoische Athmung und Erstickungskrämpfe bewirkt. Unterbindet man nämlich alle vier Hirnarterien, so verfällt das Thier in Dyspnoe, Krämpfe und wird asphyctisch (Kussmaul & Tenner). Die Ursache liegt in dem gestörten Gaswechsel der Hirnsubstanz (Rosenthal); dass nicht die Anämie an sich die Krämpfe macht, wird dadurch bewiesen, dass Hemmung des venösen Abflusses die gleiche Wirkung hat (Hermann & Escher). Die Athmungscentra reagiren also auf den dyspnoischen Zustand mit immer stärkerer Erregung (ebenso die des Rückenmarks, s. oben). Auch die erste Athmung des Neugeborenen wird hauptsächlich durch Dyspnoe in Folge der Unterbrechung der bisherigen Placentarathmung bewirkt (Schwartz); ob auch Hautreize eine Rolle spielen ist streitig. Zur foetalen Apnoe trägt auch eine geringere Erregbarkeit des Athmungscentrums und möglicher Weise die Muskelruhe (p. 135) und die Untertauchung im Fruchtwasser (p. 136) bei. Die Verblutungskrämpfe (p. 88), denen ebenfalls dyspnoische Athmungen voraufgehen, beruhen wahrscheinlich ebenfalls auf der Reizung der nicht mehr mit arteriellem Blute versorgten Hirnsubstanz.

Welches die eigentlich erregende Substanz ist, ist noch zweifelhaft. Man muss annehmen, dass sie ein Stoffwechselproduct des Gehirns, oder vielleicht der Gewebe überhaupt ist, welches durch die normale Blutcirculation entweder weggeführt oder zerstört wird. In ersterer Hinsicht könnte z. B. an die Kohlensäure, in letzterer an Zerstörung oder Sättigung durch den zugeführten Sauerstoff gedacht werden. Man drückt diese Alternative meist so aus, ob die normale Athmung, resp. Dyspnoe, durch Kohlensäureanhäufung oder durch Sauerstoffmangel unterhalten werde.

Ersteren Zustand erreicht man für sich durch Einathmung einer stark mit CO_2 versetzten, aber normal O-haltigen Luft (L. Traube), letzteren durch Einathmung indifferenter O-freier Gase, z. B. N_2, H_2 (Rosenthal); beide Fälle bewirken Dyspnoe; dass sie wirklich den vorausgesetzten Mischungszustand der Blutgase hervorbringen, ist durch directe Untersuchung der letzteren festgestellt (Pflüger & Dohmen); namentlich wurde früher bezweifelt, ob nicht wegen der p. 115 erwähnten Umstände die N_2- oder H_2-Athmung ausser O_2-Mangel auch CO_2-Anhäufung bewirke, was aber nicht der Fall ist. Immerhin bleibt der Schluss, dass sowohl die Anhäufung der CO_2, als der Mangel an O_2 im Gehirn dieselbe Erregung herbeiführe, unbefriedigend. Man könnte daran denken, dass doch in allen Fällen die CO_2 das erregende Moment wäre, ihre Wirkung aber durch Sauerstoffmangel gesteigert wird (ähnlich wie die Wirkung des Strychnins), so dass sie nunmehr schon bei normalem CO_2-Gehalt eintritt (Hermann). Die Kohlensäure bewirkt auch reflectorisch von den oberen Luftwegen aus Vertiefung der Athmung (Gad & Zagari).

In der Apnoe ist der Sauerstoffgehalt des arteriellen Blutes in der That vermehrt (p. 111), der des venösen aber vermindert (Ewald); letzteres wahrscheinlich durch Verminderung der Stromgeschwindigkeit, in Folge bedeutender Herabsetzung des arteriellen Blutdrucks (Pflüger). Durch erstere Thatsache ist die obige Deutung der Apnoe gesichert. Andrerseits wird angegeben, dass nach Durchschneidung der Vagi Apnoe nicht oder schwer zu Stande komme, also Hemmungswirkungen seitens der aufgeblasenen Lunge betheiligt seien (Brown-Séquard, Gad, Knoll); indess stehen dem andere Beobachtungen entgegen. Am schönsten beweist folgender Versuch, dass Apnoe und Dyspnoe nur von Einwirkungen auf die Hirnsubstanz selbst, und nicht von solchen auf peripherische Nerven herrühren: Lässt man das Carotidenblut eines Thieres A durch den Kopf eines anderen B strömen, und umgekehrt, so macht Trachealverschluss bei A Dyspnoe bei B, dessen verstärkte Athmung nun ihrerseits A in Apnoe versetzt (Fredericq). In der Apnoe scheint auch die Erregbarkeit des Athmungscentrums erniedrigt, und nicht bloss der Reiz vermindert zu sein; denn die Athmung beginnt erst dann wieder, wenn das arterielle Blut dunkel wird (Franz) und an Herz, Gefässen und Darm dyspnoische Erscheinungen auftreten (Knoll).

In der Dyspnoe werden nicht allein die gefässverengenden, sondern auch die erweiternden Nerven erregt, in manchen Gebieten tragen letztere den Sieg davon; ferner zahlreiche Absonderungs-, z. B. die Schweissnerven; endlich auch beide Gattungen der regulatorischen Herznerven (Dastre & Morat). Ueberhaupt kann die Dyspnoe als ein allgemeiner starker Reiz für sämmtliche Centralorgane, ja vielleicht für sämmtliche erregbaren Organe überhaupt betrachtet werden, auf welchen sie in der Reihenfolge ihrer Erregbarkeit reagiren, z. B. diejenigen des Kopfmarks früher als die des (isolirten) Rückenmarks, noch später die peripherischen Organe (Darm, Uterus, Gefässe im nervös isolirten Zustande, vgl. p. 102 und die Capitel über Blase, Darm, Uterus, etc.). Der dyspnoischen Blutdrucksteigerung wird eine günstige Wirkung hinsichtlich der Erhaltung der Herzthätigkeit zugeschrieben (Konow & Stenbeck).

Bei der Erstickung geht den letzten („terminalen") Athemzügen ein längerer, noch nicht aufgeklärter Athmungsstillstand vorher (Högyes, S. Mayer). Die Erstickungserscheinungen sind wesentlich andere, wenn der O-Mangel sehr allmählich eintritt; die Dyspnoe ist dann geringer, die Krämpfe bleiben aus, der

Körper wird allmählich kühler (vgl. auch unter thier. Wärme), die Leistungsfähigkeit vermindert, die Gefässe sind erschlafft und mit dunklem Blute erfüllt (Cyanose). Im abgeschlossenen Luftraum wird der Sauerstoff bis auf geringe Reste verzehrt. Ueber Erstickungsblut vgl. oben p. 110, 117, über Stoffwechseländerungen durch chronische Athemnoth s. unter Stoffwechsel des Gesammtorganismus.

Bei Hirn- und Herzkranken kommt zuweilen ein eigenthümliches periodisches Aussetzen der Athmung vor, wobei jede Respirationsreihe mit einer tiefen Inspiration beginnt (Cheyne-Stokes'sches Phänomen). Da sich künstlich durch Gifte, starke Abkühlung (Wertheimer), Ernährungsstörungen und Verletzungen in der Nähe des Athmungscentrums ähnliche Erscheinungen hervorrufen lassen, so liegt wahrscheinlich eine Schädigung des unbekannten die Rhythmik bedingenden nervösen Mechanismus vor, welche an die Gruppenbilzung verletzter Herzen (p. 93) erinnert (Luciani u. A.). Manche Thiere haben diesen Athmungsmodus normal, z. B. die Schildkröte (Fano), die Winterschläfer im Schlafe (Bongers, Delsaux). Auch am schlafenden Menschen wechselt die Athmungstiefe periodisch (Mosso).

Die Wärme erregt das Athmungscentrum stark; sie macht die sog. Wärmedyspnoe, d. h. eine starke Beschleunigung (bis 400 p. min., Richet) und schliesslich allgemeine Krämpfe. Die Wirkungen treten auch ein, wenn die Medulla oblongata durch Einlegen der Carotiden in sogenannte Heizröhren erwärmt wird (Fick & Goldstein, v. Mertschinski). Andre leiten die Wärmedyspnoe von Erregung sensibler Nerven her (Sihler, Richet). Bemerkenswerth ist, dass Hitze bei künstlicher Respiration die Apnoe verhindert (Ackermann); eine ähnliche Erregung des Athmungscentrums machen die Brechmittel (Hermann & Grimm, vgl. Cap. IV.).

Die Verstärkung der Athmung durch Muskelanstrengung ist nicht dyspnoischer Natur (das Blut ist weniger venös als normal); sondern durch ein chemisches Product der Muskeln bewirkt (Zuntz & Geppert). Der Mangel dieses Productes beim Foetus trägt möglicherweise zur foetalen Apnoe bei (Cohnstein & Zuntz).

Nervöse Einflüsse auf das Athmungscentrum.

Obwohl automatisch thätig, wird das Athmungscentrum doch von den verschiedensten Körperbezirken aus in seiner Thätigkeit beeinflusst. Die schon erwähnten Einflüsse des Willens und der Gemüthsbewegungen beruhen auf den Verbindungen des Centrums mit den Grosshirnhemisphären. Aber auch unwillkürlich (reflectorisch) wird die Athmung durch die mannigfachsten Empfindungsreize verändert: vertieft, verflacht, angehalten, verlangsamt, beschleunigt, oder in Form des Hustens, Niesens etc. modificirt. Hautreize können bei Scheintod Athembewegungen hervorrufen (vgl. auch p. 133).

Am mächtigsten sind diese Einwirkungen bei den sensiblen Nerven des Athmungsapparates selbst, vor allem beim Vagus. Durchschneidung eines oder beider Vagi verlangsamt und vertieft die Athmung, schwache Reizung der centralen Vagusenden beschleunigt sie. Der Erfolg starker Reizung ist unbeständig, meist

exspiratorischer, häufig aber inspiratorischer Stillstand (letzterer kann als äusserste Beschleunigung bis zum Tetanus aufgefasst werden). Von den Aesten des Vagus macht besonders der Laryngeus superior bei Reizung exspiratorischen Stillstand (Rosenthal). Diese Erscheinungen deuten darauf, dass der Vagus sowohl beschleunigende, als auch verlangsamende Fasern enthält und letztere zugleich Exspirationsmuskeln in Thätigkeit bringen, dass ferner erstere tonisch erregt sind. Durch Collabiren einer Lunge fällt der Tonusantheil ihres Vagus fort; der beständige Reiz hängt also mit dem Dehnungszustande zusammen (Loewy, Head).

Nächstdem scheinen namentlich die Nerven des Zuleitungsapparates, auch oberhalb des Kehlkopfs, z. B. der Nase, einzuwirken. Reizung der Nasenschleimhaut macht exspiratorischen Stillstand (Hering & Kratschmer), sowohl durch Vermittlung der Trigemini als auch der Olfactorii (Gourewitsch).

Es giebt kaum einen sensiblen Bezirk, von dem nicht Einwirkungen auf die Athmung nachgewiesen wären. Ausser den schon genannten seien noch angeführt das Gebiet der Sehnerven in ihrem cerebralen Verlauf (Martin & Booker, Christiani), die Hornhaut (Guttmann), die Bauch- und Brusthaut (Stillstand beim Untertauchen in Wasser, Rosenthal & Falk, Brouardel & Loye), das Zwerchfell (der Phrenicus führt sensible Fasern, welche u. A. auf die Athmung wirken, Schreiber, v. Anrep & Cybulski), das Herz und die Aorta (François-Franck), die Baucheingeweide (Reizung des Splanchnicus macht exspiratorischen Stillstand, Pflüger & Graham).

Die meisten dieser Einwirkungen sind hemmend, jedoch ist dies wohl nur die gröbere Folge starker Reize, und die feineren Einwirkungen bestehen vermuthlich in complicirten Modificationen der Athmung, welche durch die der Natur nicht entsprechende künstliche Reizung der Nervenstämme nicht erhalten werden können; z. B. macht die Reizung der centralen Stümpfe der sensiblen Nerven des Kehlkopfs keineswegs Husten, oder die der Nasennerven Niesen. Dieser Umstand erklärt es, dass der eigentliche regulatorische Mechanismus der Athemreflexe, besonders die Wirkung der Vagi, noch in vielen Puncten streitig ist. Dass die Vagi lediglich die Vertheilung der Erregung auf die Zeit modificiren, so dass z. B. die Beschleunigung mit genau entsprechender Schwächung der Athmung ohne Veränderung des Gesammteffects verbunden wäre (Rosenthal), wird von Anderen bestritten (Gad, Langendorff). Ebenso streitig sind die Bedingungen, von denen es abhängt, ob die Reizung beschleunigend oder verlangsamend, in- oder exspiratorisch wirkt und wie die verschiedenen Fasern auf den Stamm und die Aeste vertheilt sind; auf die zahlreichen Arbeiten dieses Gebietes kann hier nicht eingegangen werden.

Fruchtbarer erscheinen die Versuche über Reflexe von den natürlichen Enden, d. h. von den Athmungsorganen aus, deren Abhängigkeit vom Vagus und seinen Aesten durch Durchschneidungsversuche geprüft werden kann. Experimentell festgestellte, nach Durchschneidung der Vagi wegfallende Reflexe sind namentlich fol-

gende: Stimmritzenverschluss und Husten kann nicht allein vom Kehlkopf, sondern auch, wenn auch nicht so leicht, von Trachea, Bronchien und Pleura aus durch jede Art von Reiz, z. B. durch reizende Dämpfe, hervorgerufen werden (Nothnagel, Kohts u. A.). Im Kehlkopf sind die Stimmbänder selbst wenig hustenerregend; der wirksamste Punct ist ein der Glottis respiratoria angehörender Theil der Giessbeckenknorpel. Aufblasung der Lunge wird durch eine Exspiration, Ansaugung durch eine Inspiration beantwortet, so lange die Vagi erhalten sind (Hering & Breuer); man hat diesen Versuch im Sinne einer „Selbststeuerung der Athmung" gedeutet, was jedoch nur dahin verstanden werden kann, dass die Vagi einen gewissen mittleren Dehnungszustand der Lunge zu erhalten tendiren. Das Alterniren von In- und Exspirationsstellung bleibt ja auch nach Durchschneidung der Vagi bestehen. Man muss ferner stets im Auge behalten, dass Durchschneidung und Reizung relativ rohe Eingriffe sind, welche über den natürlichen Zustand, in welchem der Erregungszustand der verschiedenen Vagusfasern ganz verschiedenen Grades und verschiedener Art (nach dem zeitlichen Verlauf) sein wird, nur wenig Aufschluss geben können. Hier mag noch erwähnt werden, dass nach Entfernung der vorderen Hirntheile Einzelreize, welche die Vagi treffen, je nachdem sie in In- oder Exspirationsstellung des Thorax fallen, Ex- resp. Inspiration bewirken (Marckwald & Kronecker). Bei Verengerung der zuleitenden Luftwege tritt Verlangsamung der Athmung ein. Dieselbe wird durch die Vagi vermittelt (Langendorff & Seelig).

Ueber die Lungenentzündung nach doppelseitiger Vagusdurchschneidung s. p. 130.

Drittes Capitel.

Die Absonderungsvorgänge und ihre Producte.

I. Der Absonderungsvorgang im Allgemeinen.

Unter Absonderung oder Secretion versteht man die Bildung von Flüssigkeiten, welche entweder in innere Hohlräume des Körpers (z. B. Darmcanal, Pleurahöhle) oder auf die äussere Oberfläche ergossen werden und welche man Secrete nennt. Die meisten werden von besonderen Absonderungsorganen oder Drüsen geliefert, einige beständig, andere nur zu gewissen Zeiten. Die Substanz der Secrete stammt aus dem Blute, welches jedoch nur durch die geschlossene Capillarwand hindurch Stoffe abgiebt.

Häufig wird der Begriff der Absonderung dahin erweitert, dass man alle Ausgaben des Blutes darunter einreiht; es sind dann auch alle Gewebssäfte und Gewebe, ferner die respiratorische CO_2-Ausscheidung als Secrete zu betrachten. Von geringer Bedeutung ist es, den nach aussen fliessenden Secreten eine besondere Bezeichnung als Excrete zu geben. Richtiger bezeichnet man rein Excre

die Auswurfsstoffe des Organismus, gleichgültig auf welche Weise sie entstehen (ihre Aufzählung s. beim allgemeinen Stoffwechsel).

Die nicht von Drüsen gelieferten Absonderungen, wie die Flüssigkeiten der serösen Säcke, der Gelenke, der Hirnhöhlen, werden auch als Transsudate bezeichnet, ein Name, der bei dem jetzigen Stande der Wissenschaft nicht mehr passt. Sie werden nach den eigentlichen Absonderungen abgehandelt; das Folgende betrifft wesentlich die Drüsenabsonderung.

Geschichtliches. Die Alten hatten von der Natur der Absonderung so unklare Vorstellungen, dass z. B. der Nasenschleim lange als ein Abfluss aus dem Gehirn durch das Siebbein betrachtet wurde. Erst die Untersuchungen Schneider's über die Nasenschleimhaut (1660) beseitigten diesen Irrthum. Ungefähr um die gleiche Zeit wurde durch zahlreiche Arbeiten (Glisson, Wharton, Stenson, Rivini Peyer, Brunner, Malpighi) die Anatomie der Drüsen genauer bekannt, welche aber erst in unserm Jahrhundert durch die Entdeckung der Nierenstructur (Joh. Müller, Bowman) und durch das umfassende Werk Joh. Müller's über die Drüsen (1830) einen gewissen Abschluss erhielt. Der Absonderungsvorgang selbst musste so lange im Dunkeln bleiben, als man von der Geschlossenheit der Blutbahnen in den Drüsen noch nicht überzeugt war, sondern die blasigen oder röhrigen Hohlräume der Drüsen mit den feinsten Arterien communiciren liess (Malpighi), so dass das Secret als eine directe „Colatur" des Blutes, dessen Körperchen in die feinen Räume nicht eindringen könnten, betrachtet, ja von Ruysch die Drüsen geradezu nur als aus Blutgefässen bestehend angesehen wurden. Die neuere Entwicklung der Absonderungslehre knüpft an an die Entwicklung der Zellenlehre (Schwann) und an die Entdeckung der Endosmose (Dutrochet), wurde aber erst durch die vivisectorischen Versuche an den Absonderungsnerven (Ludwig, Bernard) und durch die microscopische Vergleichung der ruhenden und thätigen Drüsen (Heidenhain) über das Niveau blosser Speculation erhoben.

1. Die Absonderungsorgane.

Die Drüsen sind Organe, welche einen einfachen oder verästelten Canal enthalten, der mit Zellen ausgekleidet und von Blutgefässen umsponnen ist; der Stamm dieses Canals heisst Ausführungsgang. Bei den einfachsten Drüsen bilden die Zellen nur eine Fortsetzung des Epithels derjenigen Fläche, auf welche der Drüsencanal mündet. Bei den meisten Drüsen sind aber die tieferen Zellen von specifischem Bau, und namentlich ist dies der Fall bei denjenigen Drüsen, deren Canäle an ihren feinsten Enden mit Erweiterungen (Acini) versehen sind, welche ein Zellenlager enthalten.

Das Wesentliche der Drüsen ist somit ein von Gefässen umsponnenes Zellenlager, welches meist als Wandschicht eines Röhrensystems entwickelt ist; die Oberfläche dieser Schicht ist durch vielfache Verzweigung, zuweilen auch durch knäuelförmige Aufwicklung der Röhren, sehr gross, bei Zusammendrängung auf ein mög-

lichst kleines Volumen. Ausserdem sind die meisten Drüsen reich an Lymphgefässen und Nerven. Die Lymphgefässe entspringen aus den Spalträumen zwischen den Drüsencanälen, Gefässen, Nerven etc., die Nervenfasern verzweigen sich in der Drüse und sind in manchen Drüsen bis zu den Zellen verfolgt worden (Pflüger).

Die Drüsen mit verzweigtem Canal heissen zusammengesetzte, diejenigen ohne endständige Erweiterung der Canäle tubulöse, solche mit endständigen Erweiterungen acinöse. Der Ausführungsgang grösserer Drüsen enthält häufig Erweiterungen, welche als Reservoirs für das fertige Secret dienen (Harnblase, Milchcysternen), oder er hängt mit wandständigen Reservoirs durch Canäle zusammen (Gallenblase). — Die sog. Drüsen ohne Ausführungsgang (Milz, Lymphdrüsen, Follikel, Nebennieren, Thymus, Schilddrüse) sind keine eigentlichen Absonderungsorgane.

Gewinnung der Secrete. Manche Secrete gewinnt man einfach durch Auffangung bei der natürlichen Entleerung, oder durch Aufsammlung aus ihren Reservoirs nach Freilegung der letzteren. Meist aber ist zur Gewinnung reiner Secrete und zur Feststellung ihrer Absonderungsgeschwindigkeit die Anlegung von Fisteln am lebenden Thiere erforderlich, d. h. künstliche Oeffnung des Ausführungsganges und Einführung von Röhren in den letzteren. Auch Flächensecrete, welche aus zahlreichen kleinen Drüsen der Schleimhaut stammen, kann man durch Fisteln, d. h. künstliche Oeffnungen des betr. Organs (Magenfisteln, Darmfisteln), nach aussen entleeren. Beide Arten von Fisteln kommen beim Menschen zuweilen pathologisch vor.

2 Die Absonderungsvorgänge.

Da viele Stoffe der Secrete aus dem Blute stammen, so würde man an eine rein physicalische Secretion denken können, wenn nicht fast alle Secrete chemische Substanzen enthielten, welche im Blute nicht vorgebildet sind, also in der Drüse durch chemische Processe entstehen. Immerhin enthalten alle Secrete eine Anzahl Blutbestandtheile, vor Allem Wasser, Salze, häufig Eiweissstoffe, und es liegt nahe, wenigstens für diese Stoffe eine physicalische Ausscheidung durch Filtration oder Endosmose anzunehmen; Filtration, weil ausserhalb der Capillaren wohl stets ein geringerer Druck herrscht als in denselben, Endosmose, weil das Blut eine andere Zusammensetzung hat als die die Capillarwand bespülenden äusseren Flüssigkeiten, so dass eine Tendenz zur Ausgleichung, d. h. zum Austritt und Eintritt von Stoffen, vorhanden sein muss.

So unzweifelhaft aber auch diese Vorgänge in gewissem Grade stattfinden, so wenig ist bei den meisten Secreten nachweisbar, dass sie wesentlich zur Bildung derselben beitragen. Vor Allem spricht hiergegen, dass viele Drüsen nur zu gewissen Zeiten absondern, obgleich doch der Blutdruck beständig vorhanden ist, und ebenso die Bedingungen des endosmotischen Verkehrs. Freilich ist für viele dieser

Drüsen erwiesen, dass gleichzeitig mit der Secretion die Blutgefässe sich erweitern, also der Capillardruck steigt; aber einmal sieht man an nicht drüsigen Organen keineswegs mit der Gefässerweiterung eine Filtration eintreten oder zunehmen, und zweitens kann durch Einwirkung von Giften die Secretion unmöglich werden, während die Gefässerweiterung nach wie vor hervorgerufen werden kann (Heidenhain); auch giebt es Einwirkungen, welche Secretion hervorrufen und gleichzeitig die Drüsengefässe verengen (Bernard). Die wichtigsten Thatsachen aber sind, dass die Secretion fortdauern kann, auch wenn der Druck in den Drüsencanälen unvergleichlich höher ist als in den Blutcapillaren der Drüse (Ludwig), und ferner an circulationslosen oder ausgeschnittenen Drüsen (Ludwig). Ueber die erwähnten Erfahrungen s. Näheres unter Speichelabsonderung.

Diese Thatsachen, im Verein mit den schon berührten chemischen Processen, deuten darauf hin, dass der ganze Secretionsprocess eine Leistung der Drüsenzellen ist, welche bisher der Erklärung ebensosehr sich entzieht, wie die Leistungen anderer Elementarorgane (Muskeln, Nerven etc.). In der That sind bei manchen Drüsen auch morphologische, mit der Secretion verbundene Vorgänge in den Drüsenzellen entdeckt worden (Heidenhain). Auch enthalten manche Secrete morphologische Bestandtheile.

Die chemischen Umsetzungen in den Drüsen sind nachweisbar mit Wärmeentwicklung verbunden (Ludwig), also mit Sättigung stärkerer Affinitäten; sie scheinen aber nicht durchweg oxydativer Natur zu sein, sondern eher in Spaltungen zu bestehen (vgl. die Pancreassecretion). Bei solchen Secretionen, welche nur im Blute präexistirende Stoffe zur Ausscheidung bringen, also nicht mit chemischen Umsetzungen verbunden sind, wirken die Zellen zuweilen durch specifische Anziehung für gewisse Stoffe wesentlich mit (vgl. Harnsecretion).

Die Bedeutung der Gefässerweiterung bei der Secretion scheint wesentlich in der erleichterten Zufuhr von Materialien für die Secretbildung, besonders auch von Sauerstoff, zu liegen.

3. Die Absonderungsnerven.

Alle Absonderungen stehen sichtlich unter dem Einfluss des Nervensystems, namentlich erfolgen die nur temporären lediglich auf Nervenreizung. Die oben gegen die Erklärung der Absonderung aus Filtration angeführten Gründe widerlegen zugleich die Annahme, dass die Absonderungsnerven lediglich Gefässnerven seien. Vielmehr müssen die Absonderungs- oder secretorischen Nerven eine besondere Ner-

vengattung sein, welche direct die unbekannten Absonderungsprocesse der Drüsenzellen hervorrufen oder verstärken. Einige Erscheinungen sprechen auch für das Dasein absonderungshemmender Nervenfasern. Die mit der Secretion verbundenen Circulationsänderungen in den Drüsen rühren nachweisbar von besonderen gefässerweiternden und verengenden Fasern her, welche den Drüsennerven beigemischt sind.

4. Galvanische Eigenschaften der Drüsen.

An den grösseren Drüsen des Frosches verhalten sich künstliche Querschnitte und Aetzstellen negativ electrisch gegen die natürliche Oberfläche (Matteucci); jedoch fehlt diese Wirkung nach Entfernung des Blutgehaltes der Drüse (Hermann), und hängt daher wahrscheinlich mit Vorgängen im Blute zusammen, zumal sie auch anderen bluthaltigen Organen zukommt.

Die drüsenreichen Häute und Schleimhäute der nackten Amphibien besitzen eine von der Aussenfläche gegen die Innenfläche gerichtete electromotorische Kraft, welche sehr beträchtlich ist und von welcher auch die drüsenreichen Häute der Warmblüter und des Menschen weniger leicht feststellbare Spuren zeigen (du Bois-Reymond, Rosenthal). Diese Kräfte werden durch Aetzung der Oberfläche schnell vernichtet, so dass eine geätzte Haut- (oder Schleimhaut-) Stelle sich positiv gegen eine ungeätzte verhält (du Bois-Reymond).

Bei Reizung der secretorischen Hautnerven zeigen diese Ströme Veränderungen (Roeber), welche man auch als selbstständige Ströme (Secretionsströme) auffassen kann. An der Froschhaut tritt ein dem Ruhestrom gleichgerichteter einsteigender Secretionsstrom auf, welchem an vielen Hautstellen ein entgegengesetzter (aussteigender) Strom vorangeht (Hermann). An der Froschzunge wechseln beide Richtungen des Secretionsstroms wiederholt ab; an der Haut der Warmblüter ist der Secretionsstrom rein einsteigend (Hermann & Luchsinger); ebenso an den feuchten Stellen um Maul und Nase vieler Warmblüter (Luchsinger); an behaarten, nicht secernirenden Hautstellen fehlt er (Bubnoff). Atropin, welches die Secretionsvorgänge lähmt, beseitigt auch den Secretionsstrom (Hermann). Der oben erwähnte aussteigende Antheil des Secretionsstroms einzelner Hautbezirke nackter Amphibien kann durch Wärme, Aetzung, Ermüdung etc. verschwinden, unter gleichzeitiger Verstärkung des Ruhestroms (Hermann mit Bach & Oehler).

Leitet man von zwei symmetrisch gelegenen Hautstellen des Menschen symmetrisch zum Galvanometer ab, und strengt man die Muskeln der einen Seite an, so werden die Hautdrüsen mit erregt (oft tritt Schwitzen auf), und der entsprechende einsteigende Secretionsstrom (s. oben) giebt sich zu erkennen als ein im Körper von

der angestrengten zur ruhenden Seite gerichteter Strom (Hermann; der Strom ist von du Bois-Reymond entdeckt und irrthümlich als Muskelwirkung aufgefasst worden; vgl. Cap. VII.).

Die Ruheströme der Haut wurden früher ausschliesslich den Drüsen zugeschrieben; seit sie aber auch an drüsenlosen Häuten der Fische gefunden sind (Hermann), muss man dem Hautepithel einen Antheil zuerkennen, wofür auch spricht, dass sie bei oberflächlicher Hautätzung verschwinden, ohne dass die Drüsen todt sind, deren einsteigender Secretionsstrom noch vorhanden ist (Bach & Oehler). Sie lassen sich (Hermann) aus der in den Epithelzellen von aussen nach innen fortschreitenden hornigen oder schleimigen Metamorphose des Protoplasma, d. h. als Demarcationsströme, erklären, wie die Ruheströme der Muskeln und Nerven (Cap. VII. und X.), indem der alterirte Theil des Protoplasma negativ gegen den unveränderten ist. Da ähnliche Processe auch in den Drüsenzellen stattfinden (vgl. unten), so lässt sich der Antheil der Drüsen am Hautstrom und dessen Zunahme bei der Nervenreizung aus dem gleichen Princip ableiten. Da die Drüsenzellen erst beim Austritt des Secrets zur wirksamen Ableitung gelangen, so kann man sich, wenn der Ruhestrom (Epithelstrom) stärker ist, als der Drüsenstrom, ein Stadium vermeintlich aussteigenden Secretionsstroms, d. h. negativer Schwankung des Ruhestroms, erklären. Die neuerdings an den Speicheldrüsen bei der Nervenreizung beobachteten Ströme zwischen Oberfläche und Hilus (Bayliss & Bradford) lassen vor der Hand die Beziehung zu den absondernden Flächen nicht übersehen.

5. Verrichtungen und Schicksale der Secrete.

Während einige Secrete nur die Bestimmung haben, den Organismus von gewissen Auswurfsstoffen zu befreien (z. B. der Harn), leisten die meisten in oder an dem Organismus gewisse Dienste, theils mechanischer, theils chemischer Natur. So wirken die meisten Verdauungssecrete auflösend oder chemisch umwandelnd auf die Nahrung, der Schleim der verschiedenen Schleimhäute erhält dieselben schlüpfrig und erleichtert die Fortbewegung des Inhalts, der Schweiss kühlt durch seine Verdampfung den Körper ab, die fettigen Secrete scheinen für die Erhaltung gewisser Horngebilde von Wichtigkeit, und nützen an manchen Stellen, indem sie die Benetzung mit Wasser hindern (z. B. zur Zurückhaltung der Thränen auf der Conjunctiva; an den Federn der Schwimmvögel). Eine dritte Reihe von Secreten steht mit der Fortpflanzung in Beziehung und dient zur Hervorbringung und zur ersten Ernährung der Embryonen und Jungen.

Die Substanz der direct nach aussen entleerten Secrete ist definitiv ausgeschieden; dagegen können die auf Schleimhäute sich ergiessenden Secrete zum Theil noch einmal durch Aufsaugung in die Säfte zurückkehren; der Rest wird durch Muskel- oder Flimmerbewegung den natürlichen Oeffnungen zugeführt und entleert.

II. Die einzelnen Drüsenabsonderungen.

A. Die Verdauungssäfte.

1. Der Speichel und der Mund- und Rachenschleim.

In der Mundhöhle befindet sich stets Mundspeichel, eine schwach trübe, etwas fadenziehende, alkalische Flüssigkeit, von niedrigem specifischem Gewicht (1,002—1,009). Die Trübung rührt von morphologischen Bestandtheilen her: 1. Mundepithelien, platte grosse Zellen, zuweilen noch in natürlichem Zusammenhang; 2. Speichel- oder Schleimkörperchen, runde kleine Zellen mit körnigem Inhalt; die Körner zeigen Molecularbewegung (Cap. VII.).

Die chemischen Bestandtheile des Mundspeichels sind: 1. Wasser; 2. Salze, besonders Chlorkalium, Chlornatrium und phosphorsaures Natron; 3. Spuren von Eiweiss; 4. Mucin; 5. ein diastatisches Ferment (Leuchs, 1831), als Ptyalin bezeichnet; 6. Rhodanverbindungen (Treviranus, 1814), häufig fehlend; 7. Gase, besonders Kohlensäure (Pflüger, nach Külz auch viel Stickstoff). — Vermöge des Ptyalins verwandelt der Speichel Stärke, besonders in gequollenem Zustande (Kleister), in Zucker (Genaueres bei der Magenverdauung).

Das Ptyalin kann durch mechanisches Niederreissen mittels eines Niederschlages von Kalkphosphat isolirt werden (Cohnheim), ebenso durch Uebersättigen mit krystallinischen Salzen (Krawkow). Es findet sich auch in der Drüse vorgebildet (Ellenberger & Hofmeister). Das Rhodankalium (p. 20), an der blutrothen Färbung mit Eisenchlorid erkennbar, fehlt im menschlichen Speichel häufig, und im Thierspeichel meistens, so dass Manche seine Gegenwart pathologischen Mundaffectionen (Catarrhe, Zahncaries) zuschreiben.

Der Mundspeichel ist ein Gemisch der Secrete der Parotiden, Submaxillar- und Sublingualdrüsen, und des Mundschleims, welcher von zahllosen Schleimdrüsen der Mundhöhle gebildet wird, und dem Rachen- und Nasenschleim anscheinend gleich ist.

Die Drüsenspeichel (aus Fisteln, p. 139, gewinnbar, Parotidenspeichel beim Menschen auch aus der natürlichen Oeffnung des Ductus Stenonianus) sind dem Mundspeichel mit Ausnahme des fehlenden Mundepithels in jeder Hinsicht ähnlich, nur im Mucingehalt verschieden. Der Parotidenspeichel ist am wenigsten schleimhaltig. Bei den Drüsenspeicheln fehlt zuweilen das zuckerbildende Ferment, noch häufiger das Rhodankalium.

Der Mundschleim und die übrigen Schleimarten sind schwer zu gewinnen (ersterer bei Thieren nach Unterbindung aller Speichelgänge); ihr Hauptbestandtheil ist Mucin.

Für die quantitative Zusammensetzung mögen folgende Analysen (von Bidder & Schmidt, No. 2 nach Hoppe-Seyler) angeführt werden (in 1000 Theilen):

	1. Mundspeichel. Mensch.	2. Parotidenspeichel. Mensch.	3. Submaxillarspeichel. Hund.	4. Submaxillarspeichel. Hund.	5. Mundschleim. Hund.
Wasser	995,16	993,16	991,45	996,01	990,02
Feste Bestandtheile .	4,84	6,84	8,55	3,96	9,58
organisirte	1,62	—	—	—	—
organische	1,34	3,44	2,89	1,51	3,85
unorganische . . .	1,82	3,40	5,66	2,45	6,13

Ueber die genauere Zusammensetzung menschlichen Speichels giebt folgende Tabelle (nach Hammerbacher) Aufschluss; der Speichel enthielt 5,797 p. m. feste Bestandtheile.

In 100 Theilen fester Bestandth.:		In 100 Theilen Asche:	
Epithel und Mucin . . .	37,985	KCl	38,006
Ptyalin und Albumin . .	23,978	K_2SO_4	13,908
Anorganische Salze . . .	38,037	K_3PO_4	21,278
Rhodankalium	0,707	Na_3PO_4	16,917
		$Ca_3P_2O_8$	9,246
		$Mg_3P_2O_8$	0,338

Absonderung des Speichels und Schleims.

Aus Speichelfisteln fliesst in der Regel kein Secret aus, wenn nicht die Mundschleimhaut durch Geschmacks- oder mechanische Reizung erregt wird; ausser dieser reflectorischen Secretion soll noch eine associirte bei Kaubewegungen vorkommen. Die reichliche Speichelsecretion beim Uebelsein (Nausea) wird als Reflex vom Magen betrachtet. Der Schleim scheint beständig abgesondert zu werden, ebenso der Parotidenspeichel des Schafs (Eckhard).

Die secretorischen Nerven verlaufen vom Gehirn: für die Submaxillar- und Sublingualdrüse durch den Facialisstamm, die Chorda tympani, den R. lingualis trigemini und einen von diesem zu beiden Drüsen abtretenden Zweig, welcher wesentlich aus Chordafasern besteht (Schiff, Bernard); für die Parotis durch den Glossopharyngeus, den Nervus Jacobsonii, den Petrosus superficialis minor, das Ganglion oticum und den Auriculotemporalis (Bernard, Nawrocki, Eckhard). Ausserdem erhalten alle Speicheldrüsen mit ihren Gefässen sympathische Fasern, welche vom Halssympathicus, also vom Rückenmark kommen.

Reizung der cerebralen Absonderungsnerven liefert, wenigstens an den unteren Speicheldrüsen, einen reichlichen und dünnflüssigen, Reizung der sympathischen einen spärlichen und zähen Speichel

(Eckhard). Erstere erweitern und letztere verengen die Drüsengefässe (Bernard). Der Reflex vom Munde aus erregt nur die cerebralen Nerven. Durch schmerzhafte Reizung beliebiger Nerven kann sowohl Chorda- als Sympathicussecretion eingeleitet werden (Vulpian, Gley). Magenreizung bewirkt nur wenn sie heftig ist, Secretion (Buff).

Die Absonderung ist mit einer Temperaturerhöhung verbunden; das Secret ist bis 1,5° wärmer als das Carotidenblut (Ludwig). Verschliesst man die Canüle durch ein Manometer, so steigt dessen Druck weit über den arteriellen Blutdruck, selbst den der Carotis (Ludwig).

Die letzteren Thatsachen sind schon oben (p. 140) verwendet worden, um zu zeigen, dass die Secretion nicht auf Filtration, sondern auf complicirten Zellfunctionen beruht. Die Gefässveränderungen sind nur Begleiterscheinungen; so lässt Atropin, welches die Secretion aufhebt (Keuchel), die Gefässveränderungen bestehen (Heidenhain). Ferner bleibt die Secretion auf Nierenreizung auch noch nach Aufhebung des Blutstroms bestehen (Ludwig, Giannuzzi). — Die Sympathicusreizung wird durch vorgängige Chordareizung wirksamer (Langley).

Bei der Secretion finden morphologische Veränderungen in den Drüsenzellen statt. Bezüglich derselben sind zwei Arten von Drüsen zu unterscheiden (Heidenhain): 1. Eiweissdrüsen; sie liefern ein schleimfreies Secret; hierher gehört die Parotis, bei manchen Thieren (Kaninchen) auch die Submaxillardrüse, ferner ein Theil der sog. Schleimdrüsen der Mundhöhle; 2. Schleim bereitende Drüsen, welche ein mucinhaltiges Secret liefern; hierher gehören die übrigen Speichel- und Schleimdrüsen. Die ersteren enthalten in ihren Acinis nur Protoplasmazellen, die letzteren neben denselben hellere Schleimzellen mit Fortsätzen. Die Protoplasmazellen sind in den Schleim bereitenden Drüsen häufig in einer besonderen halbmondförmigen (Giannuzzi) oder circulären Randschicht des Acinus angeordnet. Manche Drüsen enthalten Acini beider Drüsenformationen. Stark thätig gewesene Drüsen enthalten nur Protoplasmazellen, von denen die Acini ganz erfüllt sind. Man hat hieraus geschlossen, dass die Protoplasmazellen sich durch schleimige Metamorphose ihres Inhalts in Schleimzellen verwandeln, und letztere zerfallend in das Secret übergehen, während die ersteren sich durch Theilung ersetzen (Heidenhain). Da aber Kerntheilungsfiguren nicht gefunden werden (Bizzozero), so gewinnt die Ansicht mehr Boden (Ewald, Langley u. A.), dass die Schleimzellen nur ihren Schleim entleeren und dann wieder protoplasmatisch aussehen, ein Zellverbrauch also nicht stattfindet. Die Speichelkörperchen sind wahrscheinlich abgelöste junge Protoplasmazellen. Jedoch ist neuerdings eine Auswanderung farbloser

Zellen aus den Tonsillen beobachtet, welche hier in Betracht kommen könnte (Stöhr; vgl. Cap. IV.). Auch in den Eiweissdrüsen finden Veränderungen der Zellen statt, welche auf Bildung eiweissartiger löslicher Stoffe aus dem Protoplasma und Wegführung derselben in das eiweisshaltige Secret hindeuten (Heidenhain).

Während der Absonderung und bei Veränderungen der Absonderungsgeschwindigkeit durch die Reizstärke ändert sich der Wasser- und Salzgehalt in ganz andrer Weise als der Gehalt an organischen Bestandtheilen, welcher letztere an der frischen Drüse rascher wächst als der Wassergehalt, während an der ermüdeten das Umgekehrte der Fall ist. Man schliesst hieraus, dass die absondernden Nerven zwei Gattungen von Fasern enthalten: „secretorische", welche die Abscheidung des Wassers und der Salze aus dem Blute (in einer noch nicht aufgeklärten Weise) bewirken, und „trophische", welche die angeführten Processe in den Zellen hervorrufen (Heidenhain). Atropin lähmt beide gleichmässig (Langley).

Nach Durchschneidung der Absonderungsnerven beginnt die Drüse nach einiger Zeit beständig zu secerniren (paralytische Secretion, Bernard) und verfällt dann einer Degeneration. Vermuthlich ist jene Secretion Wirkung einer degenerativen Erregung, wie sie auch an gelähmten Muskeln vorkommt (s. die Muskelphysiologie), jedoch fehlt es nicht an anderen Erklärungsversuchen.

Das Centralorgan für die Speicheldrüsen liegt im Kopfmark, sowohl für die cerebralen, als für die sympathischen Fasern (Bernard, Eckhard & Loeb, Grützner & Chlapowski). Reflectorisch wird dasselbe erregt (s. oben) von den sensiblen und Geschmacksnerven des Mundes und Rachens, sowie vom Vagus. Ferner macht Reizung gewisser Grosshirnbezirke (s. Centralorgane) Speichelsecretion.

Nach Durchschneidung des Lingualis oberhalb des Abgangs der Chordafasern zur Drüse bewirkt Reizung der Zunge noch Speichelsecretion, welche demnach nur auf einem Reflex im Ganglion submaxillare beruhen kann (Bernard). Diese vielfach angezweifelte Thatsache und ihre Deutung ist neuerdings durch Versuche, welche andere Erklärungen ausschliessen, bestätigt worden (Wertheimer).

Die in 24 Stunden secernirte Speichelmenge wird sehr verschieden geschätzt ($^1/_2$—2 Kgrm.). Die flüssigen Bestandtheile des Speichels werden vermuthlich mit Ausnahme des Mucins grossentheils im Verdauungscanale wieder resorbirt.

2. Der Magensaft.

Das Secret der Magenschleimhaut gewinnt man aus Magenfisteln (p. 139) nur auf Reizung, am besten mechanische, der Schleimhaut. Der Magensaft ist eine farblose, klare, saure Flüssigkeit von 1,001 bis 1,010 spec. Gewicht, ohne morphologische Bestandtheile. Die hauptsächlichsten chemischen Bestandtheile des Magensaftes sind mehrere Fermente (vgl. Verdauung), von denen zwei bisher isolirt sind:

1) das *Pepsin* (Schwann), ein Eiweiss und Leim verdauendes Ferment;

2) das *Labferment* (Hammarsten, A. Schmidt), ein Milch coagulirender Körper.

3) Die *freie Säure* des Magensaftes ist Salzsäure (Prout, 1834). Von sonstigen Bestandtheilen sind noch Wasser, Salze und unbedeutende organische Beimengungen, namentlich Pepton, anzuführen.

Auf Grund ungenügender qualitativer Reactionen wird die Identität der freien Säure des Magensafts mit Salzsäure häufig bestritten; bewiesen ist sie dadurch, dass die Chlormenge des Saftes grösser ist als das Aequivalent sämmtlicher in ihm enthaltenen Basen (C. Schmidt).

Ueber die quantitative Zusammensetzung (p. mille) giebt folgende Tabelle eine Uebersicht (Bidder & Schmidt):

Magensaft des	Menschen.	Hundes.		Schafes.
Wasser	994,4	973,1	971,2	986,1
Salzsäure	2,0	3,3	2,4	1,2
Organ. Bestandth. (Pepsin) .	3,2	17,1	17,3	4,1
Salze	2,2	6,5	9,1	8,6

Bei Thieren ist der Magensaft etwas fadenziehend, was auf einen Schleimgehalt schliessen lässt, obwohl Essigsäure keine Fällung giebt. Der nüchterne Magen, welcher, wie schon bemerkt, keinen Magensaft enthält, zeigt beim Hunde eine mit Schleim bedeckte Schleimhaut. Bei manchen Thieren besitzt die Cardiagegend besondere Drüsen, welche ein diastatisches Ferment absondern (Edelmann).

Alles Weitere über die verdauenden Wirkungen des Magensaftes und die Einflüsse auf dieselben s. bei der Lehre von der Magenverdauung.

Absonderung des Magensaftes.

Der eben erwähnte Magenschleim scheint beständig abgesondert zu werden, und zwar von dem cylindrischen Epithel der Magenschleimhaut, welches sich allmählich durch jungen Nachwuchs regenerirt; der Absonderungsprocess ist noch nicht hinreichend bekannt.

Der Magensaft wird von zwei Drüsenarten geliefert: 1. Pylorusdrüsen, die blasse Pylorusregion einnehmend, cylindrische, am Grunde zum Theil etwas verzweigte, mit cylindrischen Zellen ausgekleidete Schläuche; 2. Fundusdrüsen, im grösseren, röthlichen Theil der Schleimhaut, cylindrisch, am Grunde verzweigt, und mit zwei Zellenarten versehen: a. die Hauptzellen (Heidenhain) oder adelomorphen Zellen (Rollett), in allen Theilen der Drüse, und im Drüsenhalse ausschliesslich, vorhanden; cylindrisch, den Zellen der Pylorusdrüsen ähnlich; b. die Belegzellen (Heidenhain) oder delomorphen

Zellen (Rollett), früher Labzellen genannt, rundlich, im Drüsenkörper wandständig hinter den Hauptzellen liegend, aber keine continuirliche Schicht bildend.

Die Absonderung des sauren Magensaftes ruht nach Versuchen an Thieren bei leerem Magen; bei langem Hungern tritt sie spärlich ein (Heidenhain); am Menschen enthält der Magen auch im nüchternen Zustande kleine Mengen sauren Saftes (Schreiber). Lebhafte Absonderung erfolgt durch den mechanischen Reiz eingeführter Speisen oder Speichels, wird aber anscheinend erst mit dem Beginn der Resorption reichlich, unter Röthung (Gefässerweiterung) der Schleimhaut.

Der nervöse Mechanismus der Absonderung ist noch unbekannt. Bei einem Hunde mit Magenfistel und durchschnittener Speiseröhre bewirkte Fressen sofort Magensaftabsonderung, obgleich Nichts in den Magen gelangte; nach Durchschneidung der Vagi blieb diese Wirkung aus (Pawlow & Schumowa). Reizung des Vagus oder anderer Magennerven bewirkt aber keine Absonderung, sodass Manche die Wirkung der Ingesta auf Reflexe in den Ganglien oder auf directe Drüsenreizung beziehen.

Von den Bestandtheilen des Magensaftes enthält die Schleimhaut die Fermente vorräthig, so dass sich durch Extraction derselben mit Wasser oder Glycerin (v. Wittich) ein wirksamer künstlicher Magensaft bereiten lässt, wenn man dem Extracte Säure hinzufügt; angesäuertes Wasser erleichtert die Extraction. In Milch bewirkt die Magenschleimhaut ohne Weiteres Coagulation. Die freie Säure entsteht erst durch den Absonderungsreiz.

Die Zellen der Magendrüsen ändern bei der Absonderung ihr Aussehen. Die Hauptzellen (und Pylorusdrüsenzellen) sind im Hungerzustand am grössten, verkleinern und trüben sich während der Absonderung mehr und mehr; umgekehrt sind die Belegzellen im Hungerzustand klein, und schwellen während der Absonderung an (Heidenhain u. A.). Durch Isolirung der Pylorusportion lässt sich nachweisen, dass dieselbe einen nicht sauren, aber pepsinhaltigen Magensaft absondert. Da nun ausserdem Schichtschnitte der Fundusschleimhaut um so leichter mit Salzsäure einen wirksamen Magensaft liefern, je mehr Hauptzellen sie enthalten, und die Hauptzellen mit Salzsäure in der Wärme schnell zerfallen, so ist es höchst wahrscheinlich, dass die Hauptzellen das Pepsin liefern; so dass für die Belegzellen die Bildung der Säure anzunehmen ist (Heidenhain, Ebstein & Grützner, Klemensiewicz). Früher wurde den Belegzellen oder Labzellen die ganze Magensaftbildung, und den Pylorusdrüsen nur Schleimabsonderung zugeschrieben, eine Ansicht, welche noch Vertreter hat.

Die Quelle der Bestandtheile des Magensafts ist nicht bekannt; Zellprocesse spielen hier eine noch nicht aufgeklärte Rolle. Für die Salzsäure müssen die Chloride des Blutes als Quelle angesehen werden, nach deren Entziehung in der Nahrung die Säurebildung aufhört (Voit). Die Abscheidung der freien Säure aus alkalischem Material ist ein besonders räthselhafter Vorgang. Da zerriebene Magenschleimhaut freie Milchsäure entwickelt (Brücke), letztere aber Chloride zersetzen kann (Mulder, Maly). so ist ein möglicher Weg angedeutet. Wenn ferner im Blute (vermöge der freien Kohlensäure) saures Natriumphosphat vorhanden ist, so könnte aus ihm und den Chloriden etwas freie Salzsäure entstehen und diese sehr leicht diffundirende Substanz die Quelle der Magensäure sein (Maly). — Der Umstand, dass Salzsäure leichter Pepsin extrahirt als Wasser (s. oben), deutet darauf hin, dass das Pepsin nicht als solches in den Drüsen vorräthig ist, sondern eine pepsinogene Substanz (Ebstein & Grützner). — Die Behauptung, dass die Fähigkeit zur Magensaftbildung an die Zufuhr gewisser die Drüsen „ladender" Substanzen, z. B. Dextrin, gebunden sei (Schiff), wird vielfach bestritten.

Der abgesonderte Magensaft wird im Darme vermuthlich grossentheils wieder resorbirt. Man findet daher geringe Mengen von Pepsin in verschiedenen Körperflüssigkeiten, z. B. im Parenchymsaft der Muskeln, im Urin (Brücke). Die Säure des Magensaftes wird durch die alkalischen Darmsecrete neutralisirt. Wird dies verhindert (z. B. durch Ausfluss des Magensaftes aus Fisteln), so wird der Harn alkalisch (Maly). Ueber die secernirten Mengen existiren weder brauchbare Bestimmungen noch zuverlässige Schätzungen.

3. Die Galle.

Die Galle ist eine stark gefärbte, intensiv bittere, fadenziehende, zuweilen dickflüssige, neutrale Flüssigkeit von schwachem eigenthümlichen Geruch; spec. Gew. 1,01—1,04. Sie ist, wenn sie aus der Gallenblase entnommen wird, durch beigemischten Schleim aus deren Drüsen meist zähflüssiger und häufig alkalisch. Die Farbe ist grünlich gelb, grünlich braun, auch rein grün oder braun.

Mit Ausnahme des Mucins sind die Bestandtheile der eingedampften Galle in Alkohol löslich, die Lösung giebt, nach Entfärbung mit Thierkohle, mit Aether einen harzigen, sehr langsam krystallinisch werdenden Niederschlag, die krystallisirte Galle (Platner), welcher aus zwei in Wasser leicht löslichen, bitteren Salzen besteht und die Hauptmasse der festen Bestandtheile ausmacht.

1. Das *glycocholsaure* und *taurocholsaure Natron* (Strecker), die eben erwähnten Gallensalze (vgl. p. 29, 30), sind in verschiedenen Verhältnissen gemischt. Meist überwiegt das S-haltige taurocholsaure Salz; am stärksten ist der S-Gehalt bei Hund, Bär, Gans, Fischen,

Schlangen, gering beim Rind, noch geringer bei Mensch und Schwein. Bei Gans, Schwein etc. sind besondere Cholalsäuren vorhanden (vgl. p. 19). Die Lösungen der gallensauren Salze verhalten sich gegen Fette ähnlich den Seifenlösungen.

2. Die *Gallenfarbstoffe* (p. 33 besprochen) sind in der Galle nur in geringen Mengen enthalten, viel reichlicher in gewissen Gallensteinen, in welchen sie mit alkalischen Erden verbunden und erst nach Einwirkung von Salzsäure extrahirbar sind. Die braunen Gallen werden durch oxydirende Einwirkungen grün, anscheinend durch Oxydation von Bilirubin zu Biliverdin.

3. Das *Cholesterin* (Gren, 1788; vgl. p. 20), ebenfalls in gewissen Gallensteinen reichlicher enthalten, ist in der Galle anscheinend durch die gallensauren Salze gelöst.

Von sonstigen Bestandtheilen enthält die Galle Wasser, Salze, Gase (besonders Kohlensäure), geringe Mengen von Lecithin (durch seine Zersetzungsproducte, Glycerinphosphorsäure und Cholin, nachweisbar), Harnstoff, Zucker, Fetten und Seifen, auch ein zuckerbildendes Ferment (J. Jacobson, v. Wittich); manche zufällig genossene Substanzen erscheinen in der Galle wieder.

Beispiele der quantitativen Zusammensetzung sind folgende:

In 1000 Theilen sind:	Mensch. 1.	Mensch. 2.	Mensch. 3.	Hund.
Wasser	860,0	822,7	908,8	?
Glycochols. Natron	102,2	107,9	21,0	—
Taurochols. „			7,5	119,6
Mucin	26,6	22,1	24,8	4,5
Farbstoffe			?	?
Cholesterin	1,6	47,3	2,5	4,5
Fette und Seifen	3,2		13,4	60,0
Lecithin				26,9
Salze	6,5	10,8	?	2,0
Autor	Frerichs.	v. Gorup-Bes.	Trifanowski.	Hoppe-Seyler.

Ueber die Wirkungen der Galle s. unter Verdauung.

Absonderung der Galle.

Die Galle fliesst aus dem Ductus hepaticus, dem Ausführungsgang der Leber. Die Zweige desselben, die Gallencanäle, verlaufen mit den ebenfalls in den Hilus eintretenden blutzuführenden Gefässen (Leberarterie und Pfortader) interlobulär, und endigen in einem mit Epithel ausgekleideten, die Acini umspinnenden Netzwerk. Durch Injection der Gallencanäle füllt sich aber noch ein feineres Netz von

im Acinus selbst liegenden Canälen (Gallencapillaren), deren Einmündung in die interlobulären Gallengänge noch dunkel ist. Die Wand dieser Capillaren wird von den blassen polygonalen Leberzellen gebildet, welche den ganzen Acinus, so weit die Capillaren Raum lassen, erfüllen. Die Capillaren bilden ein dichtes, radialmaschiges Netzwerk, welches das Blut aus den interlobulären Gefässen, also von der Peripherie des Acinus, nach dem im Centrum desselben als Vena intralobularis entspringenden Lebervenenzweige führt.

Die Bildung der Galle geschieht beständig. Ihre wesentlichen Bestandtheile entstehen erst in der Leber; das normale Blut, auch das der Leber zuströmende, enthält weder für gewöhnlich, noch nach Unterbindung oder Exstirpation der Leber Gallenbestandtheile. Nur bei behindertem Abfluss der Galle aus der Leber (Verschluss der Ausführungsgänge) wird das Blut gallehaltig, die Gewebe färben sich gelb (Gelbsucht, Icterus), und der grünlichbraune Harn, durch welchen die aus der Leber resorbirte Galle zur Ausscheidung kommt, enthält Gallenfarbstoffe und Gallensäuren.

Schon bei mässigem Druck in den verschlossenen Gallenwegen tritt die Resorption ein (beim Meerschweinchen etwa 200 mm. Galle, Friedländer & Barisch). Auch andre unter solchem Druck in die Gallenwege gebrachte gefärbte Substanzen, z. B. indigschwefelsaures Natron, werden resorbirt und färben Gewebe und Harn. Die Acini färben sich dabei nicht und die gleich darauf secernirte Galle ist ebenfalls ungefärbt; die Resorption in der Leber geschieht also nicht in den Acinis, sondern in den gröberen Gallenwegen, und zwar durch Vermittlung der Lymphgefässe (Heidenhain).

Von welcher der beiden in die Leber gelangenden Blutarten das Material zur Gallenbereitung vorzugsweise geliefert wird, ist ungewiss; nach den Einen (Oré, Frerichs u. A.) hebt die Unterbindung oder Obliteration (Kottmeyer) der Leberarterie die Gallensecretion auf, nicht aber die der Pfortader, andere Untersuchungen (Schiff) gaben ein entgegengesetztes Resultat. Nach einer anderen Angabe (Cohnheim & Litten) versorgt die Leberarterie als ernährendes Gefäss nur Gallengänge und Bindegewebe mit Capillaren, die dann in die Vv. interlobulares einmünden; nur die Pfortader versorgt direct die Acini, ist also wohl das functionelle Gefäss. Aber es steht nicht einmal fest, ob überhaupt die Acini und Leberzellen als Sitz der Gallenbildung anzusehen sind, da die Leber noch beträchtliche andere Functionen hat (s. d. folgende Cap.), und in den Leberzellen sich keine Gallenstoffe nachweisen lassen. Zwar verändert sich das Aussehen der Zellen wesentlich in der Verdauung (Heidenhain & Kaiser), was aber nichts für Zu-

sammenhang mit der Gallenbildung beweist. Manche verlegen letztere in die Zellen der Gallencanäle.

Die Gallenbildung ist wie die meisten Secretionen eine Zellfunction, anscheinend mit Oxydation verknüpft, denn das Lebervenenblut ist beträchtlich wärmer als das zufliessende (Bernard), auch ist die Galle sehr reich an Kohlensäure (Pflüger). Die Wasserabscheidung ist keine Filtration, da der Druck in den Gallenwegen (s. oben) bei fortbestehender Secretion höher steigen kann als der Pfortaderdruck. Vollends muss der Druck in den Lebercapillaren ungewöhnlich niedrig sein, da das Pfortaderblut schon ein Capillargebiet passirt hat. Der chemische Ursprung der specifischen Gallenbestandtheile lässt sich nur für den Farbstoff angeben, welcher sicher vom Blutfarbstoff stammt. Der Ursprung der Cholalsäure ist vollkommen unbekannt (Cholesterin der Blutkörperchen?). Die meisten Angaben über Unterschiede des Pfortader- und Lebervenenblutes haben sich nicht bestätigt, und könnten, wegen der anderen Functionen der Leber, gar nicht einmal zur Ermittelung der chemischen Quellen der Galle verwerthet werden.

Die Bildung des Gallenfarbstoffes aus Blutfarbstoff wird bewiesen 1. durch die Identität (Virchow, Valentin, Jaffe), oder wenigstens grosse Aehnlichkeit (Städeler & Holm) des Bilirubins mit Hämatoidin, einem rothgelben krystallinischen Farbstoff, der sich in hämorrhagischen Heerden findet, und durch seine Isomerie mit Hämatoporphyrin (p. 52), 2. durch das Auftreten von Gallenfarbstoff im Harn, sobald freier Blutfarbstoff im Blute ist, z. B. nach Injection von Wasser (M. Herrmann), gallensauren Salzen (Kühne, vgl. p. 46), oder Hämoglobinlösungen (Tarchanoff) in die Gefässe. Bei diesen Versuchen gehen die Thiere leicht durch Blutgerinnung zu Grunde, der Harn wird anfangs hämoglobinhaltig, der grössere Theil des gebildeten Bilirubins geht in die Galle über (Schiff, Tarchanoff). Die Beweiskraft dieser Versuche für eine Bilirubinbildung im Blute aus Hämoglobin wird jedoch vielfach angezweifelt. — Die Angabe, dass Leberzellenbrei aus Hämoglobin bei Gegenwart von Glycogen Gallensäuren bilde (Kallmeyer), steht bis jetzt vereinzelt da.

Die Menge der gebildeten Galle kann nur durch Fisteln gemessen werden, und auch hier nicht genau, weil der Abfluss der Galle nach Aussen statt in den Darm die Absonderung vermindert (vielleicht weil ein Theil der Galle im Darm resorbirt und in der Leber wieder ausgeschieden wird, Schiff). Die Absonderung ist von der Nahrung in hohem Grade abhängig, wird gesteigert durch Wassertrinken (wobei die Galle wasserreicher ist), ferner durch Fleischkost, weniger durch Vegetabilien, gar nicht durch Fettgenuss (letzteres dagegen behauptet von Rosenberg); sehr verringert wird sie beim Hungern. Das Maximum der Secretion fällt mehrere Stunden nach der Nahrungs-

aufnahme, um so später, je reichlicher die Mahlzeit war (Béchamp). Nervöse Einflüsse auf die Gallenbildung sind noch wenig bekannt; Reizung des Rückenmarks oder des Splanchnicus vermindert die Secretion (Heidenhain, J. Munk), was auf vasomotorischem Wege erklärbar ist, zumal auch andere Veränderungen des Blutdrucks in der Leber entsprechende Aenderungen der Gallenmenge nach sich ziehen (Heidenhain). Eigentliche secretorische Nerven sind also nicht nachgewiesen.

Die absoluten Gallenmengen ergeben sich aus folgender Zusammenstellung (nach Heidenhain):

1 Kilo Thier liefert in 24 Stunden in grm.

	Katze.	Hund.	Schaf.	Kaninchen.	Meerschweinchen.	Mensch.
Flüssige Galle .	14,5	20,0	25,4	136,8	175,8	8,83—20,11
Trocknen Rückstd.	0,8	1,0	1,3	2,5	2,2	0,25— 0,8

Die 24stündige Menge für den Menschen wurde in einzelnen Fällen direct zu 450—600 grm. gefunden. Die Pflanzenfresser bilden relativ mehr Galle als die Fleischfresser, kleine Thiere mehr als grosse.

Die Entfernung der gebildeten Galle aus der Leber geschieht vermuthlich durch das mechanische Nachrücken des Secrets, unterstützt durch die Compression der Leber bei der Inspiration; die aus Fisteln ausfliessenden Gallenmengen vermindern sich daher bei der verlangsamten Respiration nach Vagusdurchschneidung; die Entleerung der Gallenblase aber und der grossen Gallengänge geschieht wahrscheinlich durch eine gleichzeitig mit den Darmbewegungen eintretende Contraction ihrer glatten Muskelfasern (Heidenhain). Der Ductus choledochus hat einen Sphincter (Oddi). Ueber das Schicksal der Galle im Darm s. unter Verdauung.

Rückenmarkreizung bewirkt Contraction der Gallenblase und wirkt daher anfangs gallenaustreibend; bald aber tritt durch vasomotorische Abnahme der Secretion (s. oben) Verminderung des Ausflusses ein; beide Nervengattungen verlaufen im Splanchnicus (J. Munk).

4. Der Bauchspeichel oder Pancreassaft.

Aus frisch angelegten Fisteln des Wirsung'schen Ganges erhält man eine klare, zähe, alkalische, fäulnissfähige Flüssigkeit, vom spec. Gew. 1,03, welche beim Kochen vollkommen fest wird. Wird die Fistel unterhalten, so wird das Secret dünnflüssiger (spec. Gew. 1,01) und eiweissärmer, anscheinend wegen Veränderung der Drüse.

Die Bestandtheile des Bauchspeichels sind: 1. Eiweiss, 2. eine Anzahl Fermente, 3. Salze, besonders Natronsalze, 4. Wasser. Spurweise kommen auch Producte der Selbstverdauung des Saftes, besonders Leucin, vor.

Die Fermente des Bauchspeichels und deren Wirkungen können, da die ersteren aus der Drüse selbst sich extrahiren lassen (s. unten), auch durch Digestion der Objecte mit der zerkleinerten Drüsensubstanz und Wasser, am besten unter Zusatz von Alkali (Soda), bei Körpertemperatur untersucht werden. Das Nähere ist bei der Verdauung angegeben.

1000 Theile Bauchspeichel vom Hunde enthalten (Bidder & Schmidt):

	aus frischer Fistel:	aus bestehender Fistel:
Wasser	900,8	976,8 – 984,6
Feste Bestandtheile	99,2	23,2 – 15,4
organische . .	90,4	16,4 – 9,2
unorganische .	8,8	6,8 – 6,1

Absonderung des Bauchspeichels.

Das Pancreas sondert bei Pflanzenfressern beständig, bei Fleischfressern nur während der Verdauung ab (Heidenhain). Die Fermente sind stets in der Drüse vorräthig, das Trypsin (s. Verdauung) jedoch nur in einer Vorstufe, einem sog. Zymogen, welches durch Spaltung Trypsin liefert (Heidenhain); diese Spaltung wird bewirkt durch Liegen der Drüse an der Luft, Einwirkung von Sauerstoff, sehr verdünnten Alkalien, Säuren, Platinmoor, Alkohol etc. Während der Secretion verändern sich die Zellen der Drüsenschläuche unter Anschwellung der letzteren bedeutend (Heidenhain, Kühne & Lea). Die dem Lumen zugewandte körnige Zone (mit Carmin sich nicht färbend) wird verbraucht, die streifige Aussenzone (färbbar) wandelt sich innen in körnige Substanz um, während sie aussen neue Substanz ansetzt. Die Secretion ist mit Gefässerweiterung verbunden (Bernard).

Die auf die Secretion einwirkenden Nerven sind nicht bekannt; Magensaft- und Pancreassecretion gehen meist Hand in Hand (Bidder & Schmidt); die Nerven scheinen also von der Magenschleimhaut aus reflectorisch erregt zu werden, ähnlich wie die der Speicheldrüsen von der Mundschleimhaut (Ludwig). Reizung des verlängerten Marks steigert den Ausfluss, vielleicht nur durch Contraction des Ganges (Landau). Reizung des centralen Vagusendes bringt die Secretion zum Stillstand (N. O. Bernstein); derselbe Stillstand erfolgt beim Erbrechen (Weinmann, Bernard). — Der Gehalt an festen Bestandtheilen ist der Secretionsgeschwindigkeit umgekehrt proportional (Weinmann), der Gehalt an Salzen aber ziemlich constant und gleich dem des Blutserums (N. O. Bernstein). — Die Secretionsmenge ist für den Menschen und die meisten Thiere unbekannt, da permanente Fisteln kein normales Secret geben (s. oben). — Ueber Folgen der Exstirpation des Pancreas s. Cap. IV. unter Diabetes.

5. Der Darmsaft.

Darmsaft oder Darmschleim heisst das Secret der Darmschleim-

haut. Dieselbe besitzt zwei Drüsenarten: die acinösen Brunner'schen im Duodenum, und die einfach tubulösen Lieberkühn'schen im ganzen Darm. Früher gewann man nur unreinen Darmsaft durch Darmfisteln bei Entziehung der Nahrung, durch Einlegen von Schwämmen, nach Abschluss der übrigen Secrete, die sich in den Darm ergiessen. Auch behalf man sich mit Extracten der abpräparirten Schleimhaut. In reinem Zustande lässt sich der Darmsaft nach folgender Methode gewinnen (Thiry): Einem Thiere wird ein Stück des Darms vom Reste abgetrennt, aber mit seinem Mesenterium in Verbindung gelassen; die beiden Enden des Restes werden mit einander vereinigt, so dass das Thier mit einem etwas verkürzten Darm am Leben bleibt. Das resecirte Stück wird am einen Ende verschlossen, das andere in die Bauchwunde eingenäht, durch welche es nun, ohne in seiner Ernährung und Absonderung gestört zu sein, sein Secret entleert. Noch besser ist es, beide Enden des resecirten Stücks in die Bauchwunde münden zu lassen (Vella).

Der so gewonnene Saft ist dünnflüssig, hellgelb, stark alkalisch, eiweisshaltig, spec. Gew. 1,01. Ueber Bestandtheile und Wirkungen s. Cap. IV.

Der Darmsaft des Hundes enthält 97,6 pCt. Wasser, 0,8 pCt. Eiweiss, 0,7 pCt. andere organische Stoffe, 0,09, pCt. Asche (Thiry).

Noch viel unvollkommener sind die Angaben über das Secret der Brunner-schen Drüsen; dieselben sind im Bau den Pylorusdrüsen sehr ähnlich und liefern ein stark schleimiges Secret. Die Extracte der Duodenalschleimhaut enthalten Pepsin (Grützner) und diastatisches Ferment (Middeldorpff, Krolow, Costa).

Absonderung des Darmsaftes.

Aus Thiry'schen Fisteln gewinnt man nur auf mechanische, electrische oder chemische Reizung der Schleimhaut Secret (13 bis 18 grm. auf 100 Qu.-cm. pro Stunde). Die Secretion scheint also sich wie die des Magens zu verhalten. Ein äusserer Nerveneinfluss ist bisher nicht bekannt. Abgebundene, noch ernährte Darmschlingen füllen sich mit einem anscheinend abnormen Secret, wenn ihre Nerven unterbunden sind (Moreau). Die Zellen der Darmdrüsen sind im Dünn- und Dickdarm wesentlich verschieden. Die ersteren sind einfache Protoplasmazellen, die letzteren enthalten daneben zahlreiche Becherzellen, welche nach reichlicher Secretion verschwinden, und deshalb als ein Zustand der Mucinmetamorphose der gewöhnlichen Zellen betrachtet werden (Heidenhain). Wahrscheinlich ist das Darmepithel, welches die gleichen Zellen besitzt, neben seiner resorptiven Bedeutung (s. Cap. IV.), von ähnlicher secretorischer Function wie die Drüsen, welche einfache Einstülpungen desselben darstellen.

In den oberen Darmabschnitten scheint die Secretion geringer zu sein als weiter unten; zellige Bestandtheile (Epithelien und Leucocythen, zum Theil verändert) sind häufig beigemischt (Röhmann).

B. Der Harn.

Der menschliche Harn ist eine klare, in verschiedenen Nüancen gelbe, schwach saure Flüssigkeit von salzigbitterem Geschmack und aromatischem Geruch (spec. Gew. 1,005—1,030). Ein wenig Schleim aus den Schleimdrüsen der Ausführungsgänge, besonders der Blase, ist ihm beigemischt.

1. Die Zusammensetzung des Harns.

Die hauptsächlichsten Harnbestandtheile sind:

1. Wasser;
2. unorganische Salze, besonders Chlornatrium, saures Natriumphosphat, Natriumsulphat, Carbonate, unter den Basen auch Kalk und Magnesia;
3. Gase: hauptsächlich Kohlensäure, daneben viel Stickstoff;
4. Harnstoff;
5. Harnsäure, in Form neutraler Alkalisalze;
6. Hippursäure, kann fehlen (s. unten p. 159);
7. gepaarte Schwefelsäuren (s. unten p. 159);

In kleineren Mengen finden sich:

8. Kreatinin;
9. Xanthin;
10. Sarkin (Hypoxanthin);
11. Ammoniak, frei und in Salzen, darunter oxalursaures Ammoniak (p. 27, Neubauer);
12. Harnfarbstoffe: Urobilin, Urohämatin, zuweilen Indigblau (vgl. p. 160);
13. Oxalsäure, in Salzen.

Unter den drei organischen Hauptbestandtheilen wiegt bei den fleischfressenden Säugethieren wie beim Menschen der Harnstoff bedeutend vor, daneben sehr wenig Harnsäure, beim Hunde Kynurensäure; keine, oder nur Spuren von Hippursäure; bei den Pflanzenfressern wenig Harnstoff, viel Hippursäure, keine Harnsäure; wandelt man gewaltsam die Nahrung um, so ändert sich dem entsprechend auch der Harn. Auch der menschliche Harn ändert mit der Nahrung seine Verhältnisse (s. unten); namentlich mehrt sich beim Genuss von Pflanzenkost die Hippursäure, schwindet dagegen bei blosser Fleischkost. Der breiige, gleich nach der Entleerung fest werdende Harn der Vögel, beschuppten Amphibien, Insecten

u. s. w. besteht dagegen überwiegend aus Harnsäure oder harnsauren Salzen, der Vogelharn enthält daneben auch Harnstoff, Ammoniak, Kreatin, Eiweiss etc. (Meissner).

Als inconstante, spurweise vorkommende, oder zweifelhafte Bestandtheile sind noch anzuführen: Alloxan, Allantoin, Taurin, Cystin, Leucin, Tyrosin, Paraxanthin, Amidopropionsäureamid (Baumstark. vgl. p. 29), Rhodankalium (Külz, Gscheidlen, vom Speichel herstammend), Traubenzucker (Brücke, von Vielen bestritten), thierisches Gummi, Paramilchsäure, Bernsteinsäure (Meissner), Salpetersäure (Weyl), unterschweflige Säure (bei Fleischfressern, Schmiedeberg), Spuren von Albumin, sämmtliche Verdauungsfermente, bes. Pepsin (p. 149) und Trypsin.

Ueber zufällige Harnbestandtheile s. unten.

Die quantitative Zusammensetzung des menschlichen Harns ergiebt sich aus folgenden Mittelzahlen (J. Vogel):

24stündige Menge 1500 grm.; spec. Gew. 1,020.

	in 24 Stunden grm.	in 1000 Theilen
Wasser	1440	960
Feste Bestandtheile . .	60	40
Harnstoff	35	23,3
Harnsäure	0,75	0,5
Chlornatrium	16,5	11,0
Phosphorsäure	3,5	2,3
Erdphosphate	1,1	0,8
Schwefelsäure	2,0	1,3
Ammoniak	0,65	0,4
Säuregrad als Oxalsäure ausgedrückt . . .	3,0	2,0

Die Farbe des Harns variirt mit seiner Concentration, sie ist am dunkelsten in dem concentrirten Morgenharn (urina sanguinis), am hellsten in dem nach reichlichem Getränk gelassenen (urina potus).

Die saure Reaction rührt meist von dem Gehalt an saurem phosphorsaurem Natron her (Liebig); zuweilen ist der normale Harn alkalisch, nämlich nach dem Genuss von caustischen, kohlensauren oder pflanzensauren Alkalien (s. p. 158). Beim Stehen des Harnes tritt, um so schneller je höher die Temperatur, eine Fäulniss, die sog. alkalische Gährung ein, bei welcher hauptsächlich der Harnstoff sich in kohlensaures Ammoniak verwandelt und letzteres alkalische Reaction und üblen Geruch verursacht; zugleich entwickeln sich zahlreiche Organismen, unter welchen wahrscheinlich auch das Fäulnissferment sich befindet.

Vor der alkalischen Gährung scheidet der Harn Harnsäure und saure Urate ab, jedoch nicht, wie früher angenommen wurde, durch eine Säurebildung (saure Gährung), sondern durch Umsetzung neutraler Urate mit sauren Phosphaten zu

saurem Urat und neutralem Phosphat. Die saure Reaction nimmt nicht zu, sondern von Anfang an durch Harnstoffzersetzung ab (F. Hofmann, Röhmann).

Die Harne der Pflanzenfresser sind meist von Anfang an alkalisch, theils klar (Kuhharn), theils durch Kalksalze trüb (Pferdeharn). Bei der alkalischen Gährung trübt sich auch der menschliche Harn, theils durch die Organismen, theils durch Sedimente von harnsaurem Ammoniak, phosphorsaurer Ammoniak-Magnesia etc.

Zufällige Harnbestandtheile.

Der Harn kann zahlreiche andere Substanzen enthalten, wenn gewisse Stoffe zufällig mit der Nahrung oder als Arznei etc. in den Körper eingeführt worden sind. Wie gewisse regelmässige Nährstoffe, z. B. Eiweiss, nach den Umsetzungen im Körper denselben hauptsächlich durch den Harn (als Harnstoff etc.) verlassen, so auch die meisten anderen Ingesta.

Ein Theil der eingeführten Substanzen geht unverändert in den Harn über, andere mehr oder weniger verändert, oder in Verbindung mit anderen Producten des Organismus. Die Untersuchung dieser Veränderungen ist sowohl deshalb von Wichtigkeit, weil sie den Stoffwechsel genauer kennen lehrt, als auch deshalb, weil sie über den Ursprung gewisser normaler Harnbestandtheile Aufschluss giebt. Dieser letztere Umstand rechtfertigt es, dass die bezüglichen Thatsachen beim Harn angeführt werden.

1. Unverändert gehen in den Harn über: Wasser, viele Salze, viele Alkaloide, Alkohol (nur zu einem kleinen Theil), manche Farbstoffe.

2. Nur wenig verändert gehen über: Gerbsäure (hydrolytisch gespalten als Gallussäure: $C_{14}H_{10}O_9 + H_2O = 2\,C_7H_6O_5$), Terpenthinöle (das gewöhnliche wird mit Veilchengeruch ausgeschieden), manche Farbstoffe.

3. In höher oxydirtem Zustande gehen in den Harn über: manche Oxydule als Oxyde; manche organische Säuren, wenn sie mit Alkalien verbunden sind, als Alkalicarbonat (wodurch der Harn alkalisch wird), z. B. Milchsäure, Bernsteinsäure, Weinsäure, Citronensäure, Aepfelsäure (Wöhler); Benzol als Phenol (Naunyn & Schultzen), zum Theil auch als Brenzcatechin und Hydrochinon (Nencki & Giacosa), Hypoxanthin bei Vögeln als Harnsäure (v. Mach), Harnsäure zum Theil als Allantoin (Salkowski). Substanzen, welche vollständig oxydirt werden, also in CO_2 und H_2O übergehen, liefern keinen besonderen Harnbestandtheil.

4. Viele Substanzen verbinden sich bei ihrem Durchgang durch den Organismus mit Stoffwechselproducten desselben, namentlich

mit Säuren (Amidosäuren), und gehen so in den Harn über. Der merkwürdigste und zuerst entdeckte Vorgang dieser Art ist die Paarung eingegebener Benzoësäure mit Glycocoll zu Hippursäure (Wöhler 1824). Ausser mit Glycocoll kommen Paarungen vor mit Cystin, Schwefelsäure, Cyansäure oder Carbaminsäure etc.

Paarungen mit Glycocoll. Hippursäure entsteht ausser durch Genuss von Benzoësäure auch durch solchen von Benzaldehyd C_7H_6O (Bittermandelöl)*), Phenylpropionsäure, Zimmtsäure (Phenylacrylsäure, $C_9H_8O_2$), Chinasäure (gesättigte Tetraoxybenzoësäure, $C_7H_{12}O_6$); ferner (Nencki & Giacosa) Aelhyl- und Propylbenzol ($C_6H_5.C_2H_5$ und $C_6H_5.C_3H_7$); bei ersterem entsteht zunächst Acetophenon ($C_6H_5.CO.CH_3$). In allen diesen Fällen oxydirt sich die Seitenkette bis zu Carboxyl, so dass zunächst Benzoësäure entsteht (bei der Chinasäure ist die Oxydation tiefer gehend), an welche sich Glycocoll anlegt. Substituirte Benzoësäuren, z. B. Chlorbenzoësäure, Nitrobenzoësäure, Salicylsäure (Ortho - Oxybenzoësäure), Anissäure (Methylparaoxybenzoësäure), bilden die entsprechend substituirten Hippursäuren (Chlorhippursäure, Salicylursäure, Anisursäure). Phenylessigsäure paart sich wie Phenylameisensäure mit Glycocoll (zu Phenacetursäure, Salkowski). Aromatische Säuren mit zwei Carboxylen am Benzol, z. B. Phthalsäure (Benzol-Orthodiameisensäure, $C_6H_4(CO.OH)_2$), legen an beide Carboxyle Glycocoll an (Phthalursäure, neuerdings bestritten). Auch eine nicht aromatische Substanz, die Brenzschleimsäure $C_5H_4O_3$, paart sich im Organismus mit Glycocoll („Pyromycursäure" $C_7H_7NO_4 = C_5H_4O_3 + C_2H_5NO_2 - H_2O$), sobald sie, oder ihr Aldehyd, das Furfurol $C_5H_4O_2$, eingeführt wird (Jaffe & Cohn). Ebenso verhält sich die ganz analoge Thiophensäure $C_5H_4SO_2$ (Jaffe & Levy).

Die Hippursäure im Harn der Pflanzenfresser bildet sich höchst wahrscheinlich durch Genuss eines der Benzoësäure nahestehenden pflanzlichen Stoffes. Als solcher ist vielleicht die Cuticularsubstanz der Pflanzen zu betrachten, welche der Chinasäure in ihrer Zusammensetzung am nächsten zu stehen scheint (Meissner & Shepard); diejenigen Pflanzentheile, welche keine Cuticularsubstanz besitzen, z. B. die unterirdischen Pflanzentheile, enthülste Getreidekörner, geben keine Hippursäure. Gegen jene Annahme wird jedoch angeführt, dass mit verdünnter Schwefelsäure erschöpftes Heu keine Hippursäure liefert (Weiske). Uebrigens könnte auch aus Eiweisskörpern Hippursäure entstehen, da dieselben Benzolgruppen enthalten (vgl. Tyrosin etc.); jedoch liefert Tyrosin keine Hippursäure (s. p 160).

Bei Vögeln paart sich dargereichte Benzoësäure nicht mit Glycocoll zu Hippursäure, sondern mit Ornithin (Diamidovaleriansäure, $C_5H_{12}N_2O_2$) zu Ornithursäure ($C_{19}H_{20}N_2O_4 = C_5H_{12}N_2O_2 + 2C_7H_6O_2 - 2H_2O$, Jaffe); ebenso paart sich hier Furfurol resp. Brenzschleimsäure mit Ornithin (Jaffe & Cohn).

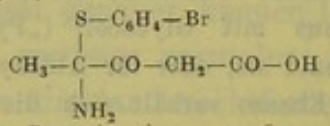
Paarungen mit Schwefelsäure. Im Pferdeharn findet sich reichlich Phenol (Städeler), wird jedoch erst durch Erhitzen mit Mineralsäuren, nicht mit Essigsäure, frei (Buliginski); es ist also als gepaarte Verbindung im Harn enthalten, und zwar als Phenolschwefelsäure, $C_6H_5O.SO_2.OH$ (Baumann). Auch dargereichtes, oder im Darm durch Fäulniss entstehendes Phenol (vgl.

*) Beim Hunde geht ein Theil des eingegebenen Benzaldehyds statt in Hippursäure in Benzamid über, d. h. es findet eine Paarung der Benzoësäure mit blossem Ammoniak statt (R. Cohn).

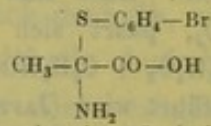
Cap. IV.) erscheint als Phenolschwefelsäure im Harn; diese findet sich daher besonders reichlich beim Pferde, dessen langer Darm die Fäulniss begünstigt (J. Munk), oder nach Unterbindung des Darms (Jaffe). Wie Phenol (und Benzol, vgl. oben), verhalten sich auch Brenzcatechin, Hydrochinon, Toluol, Kresol, Naphthalin, Indol und Scatol (Baumann mit Herter und Preusse, Jaffe; vom Scatol neuerdings bestritten, Mester). Die Indoxylschwefelsäure oder das Indican $C_8H_6N.O.SO_2OH$, welches durch Versetzen des Harns mit Chlorkalk und Salzsäure eine blaue Färbung liefert, ist ebenfalls bei Darmstauungen besonders reichlich (Jaffe). Ueberhaupt stammen die aromatischen Paarlinge der Schwefelsäure aus dem Darme.

Paarungen mit Glycuronsäure (p. 22) liefern Campher (Wiedemann; Schmiedeberg & H. Meyer), Chloral und Butylchloral (v. Mering & Musculus, Külz). Die gepaarten, rechtsdrehenden Säuren sind Campher-Glycuronsäure ($C_{16}H_{24}O_8$), Urochloralsäure ($C_8H_{11}Cl_3O_7$) und Urobutylchloralsäure ($C_{10}H_{15}Cl_3O_7$). Die beiden letzteren geben bei hydrolytischer Spaltung den betr. 3fach gechlorten Alkohol und Glycuronsäure ($C_8H_{11}Cl_3O_7 + H_2O = C_2H_3Cl_3O + C_6H_{10}O_7$). Auch Indol paart sich zum Theil mit Glycuronsäure (Schmiedeberg).

Paarungen mit Mercaptursäure (dem Cystin verwandt) giebt Bromphenyl, nach dessen Darreichung Bromphenylmercaptursäure ($C_{11}H_{12}BrSNO_3$) im Harn erscheint (Baumann & Preusse, Jaffe). Dieselbe zerfällt in Essigsäure und Bromphenylcysteïn:



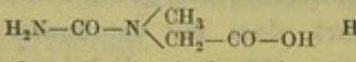
Bromphenylmercaptursäure.



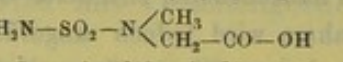
Bromphenylcysteïn (vgl. p. 29).

Durch Reduction lässt sich aus den genannten Körpern Phenylmercaptursäure, resp. Phenylcystin gewinnen.

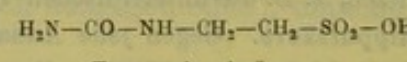
Paarungen mit Carbaminsäure (p. 26) und Sulphaminsäure ($NH_2.SO_2.OH$) liefern Sarcosin (Schultzen, von Anderen bestritten) und Taurin (Salkowski); hierbei entstehen Sarcosincarbaminsäure oder Methylhydantoinsäure ($C_4H_8N_2O_3$), Sarcosinsulphaminsäure ($C_3H_8N_2SO_4$), Taurocarbaminsäure ($C_3H_8N_2SO_4$).



Sarcosincarbaminsäure oder Methylhydantoinsäure (vgl. p. 28).



Sarcosinsulphaminsäure.



Taurocarbaminsäure.

Da die Carbaminsäure nicht mit Sicherheit im Organismus beobachtet ist, so kann man als das sich paarende Stoffwechselproduct ebenso gut Isocyansäure (CO.NH) betrachten, die sich von ersterer nur durch H_2O unterscheidet, und welche wenigstens künstlich mit Sarcosin und Taurin Methylhydantoinsäure resp. Taurocarbaminsäure liefert (Baumann, Salkowski). Aehnlich verhält sich Tyrosin (Jaffe), welches bei Einführung in den Organismus zum Theil als Tyrosinhydantoin oder Hydroparacumarsäure-Hydantoin ($C_{10}H_{10}N_2O_3$) im Harn erscheint (Blendermann); die Hauptmasse des Tyrosins scheint jedoch vollständig zerstört zu werden (R. Cohn). Die eben genannte Hydroparacumarsäure oder Paraoxyphenylpropionsäure ($HO.C_6H_4.CH_2.CH_2.CO.OH$), ein Fäulnissproduct des Eiweiss und Tyrosin (Baumann), sowie die entsprechende Essigsäure sind auch im Harn enthalten, und paaren sich zum Theil nach Oxydation der Seitenkette (s. oben) mit Glycocoll (Paraoxyhippursäure, Schotten, Salkowski).

Andere eingeführte Amidosäuren und Amide, sowie auch Ammoniak, erscheinen grösstentheils als Harnstoff im Harn, so Glycin, Leucin, Asparaginsäure, Asparagin (Schultzen & Nencki, v. Knieriem). Auch dies kann als Paarung mit Carbaminsäure oder Cyansäure aufgefasst werden; hierfür spricht, dass die Einführung jener Stoffe den eigenen Eiweissumsatz des Körpers steigert (Salkowski). Ebenso der Uebergang von Amidobenzoësäure ($H_2N.C_6H_4.CO.OH$) in Uramidobenzoësäure ($H_2N—CO—NH—C_6H_4—CO—OH$, Salkowski). Dass Ammoniaksalze in Harnstoff übergehen (was ebenfalls als Paarung mit Carbaminsäure aufgefasst werden kann), schliesst man aus der Zunahme des Harnstoffs bei Fütterung mit kohlensaurem oder pflanzensaurem Ammoniak (Feder & E. Voit), sowie aus der Harnstoffbildung in Blut, welches mit kohlensaurem Ammoniak versetzt durch die Leber geleitet wird (v. Schröder).

Paarung mit Trioxyacrylsäure. Als solche ist anzuführen (vgl. p. 32), dass Vögel eingeführten Harnstoff als Harnsäure ausscheiden (Meyer & Jaffe).

2. Die Absonderung des Harns.

Ursprung der Harnbestandtheile.

Der Harn wird in der Rindensubstanz der Niere, und zwar beständig, gebildet. Die Streitfrage, ob seine Bestandtheile im Blute präexistiren oder erst in der Niere aus anderen Blutbestandtheilen gebildet werden, ist, abgesehen von Wasser und Salzen, zunächst für den Harnstoff in ersterem Sinne entschieden. Das Blut enthält beständig Harnstoff, und bei Vögeln auch Harnsäure, und zwar in genügender Menge, um den Harnstoffgehalt des Harns zu liefern; ausserdem ist der Harnstoffgehalt im Nierenarterienblute grösser als im Venenblute (Picard, Gréhant), und vermehrt sich nach Unterbindung oder Exstirpation der Nieren (Prevost & Dumas 1823, Meissner, Voit, Gréhant). Aehnliche Beobachtungen existiren für die Harnsäure, deren Anhäufung nach Nierenexstirpation bei Schlangen und Vögeln ohne weiteres sichtbar ist, da sie wegen ihrer Unlöslichkeit weisse Incrustationen bildet (Meissner, Pawlinoff, v. Schröder). Dagegen wird die Hippursäure in der Niere selbst gebildet; sie fehlt meist im Blute (Meissner & Shepard), unddie Niere vermag Benzoësäure und Glycocoll, wenn Sauerstoff zugegen ist, zu Hippursäure zu verbinden, mögen dieselben dem Blute beigemischt sein oder mit Nierensubstanz digerirt werden (Bunge & Schmiedeberg, Kochs). Auch der Harnfarbstoff wird anscheinend erst in der Niere gebildet (vermuthlich aus Blutfarbstoff). Abgesehen von der Hippursäurebildung, und vielleicht der Farbstoffbildung, hat also die Niere eine lediglich abscheidende Function. Die Entstehung der sauren Reaction muss auf ähnlichen Processen beruhen wie beim Magensaft (p. 149).

Die Hippursäurebildung geschieht in den obigen Versuchen auch ohne Zusatz

von Glycocoll, wenn auch langsamer. Bei manchen Thieren enthält das Blut nach Nierenexstirpation Hippursäure; es muss also auch andre, vicariirende Bildungsstätten für letztere geben.

Die Nierenexstirpation tödtet die Thiere rasch, unter den noch nicht genügend erklärten Erscheinungen der Urämie. Bei Hunden tritt Erbrechen und Durchfall auf, durch welche grosse Wassermengen, und zwar stark ammoniakhaltig, entleert werden (Bernard & Barreswil); vermuthlich findet eine vicariirende Wasser- und Harnstoffausscheidung durch die Magen- und Darmschleimhaut statt, und eine Verwandlung des Harnstoffs in Ammoniumcarbonat; letzterem werden von Einigen die nervösen Erscheinungen der Urämie (Betäubung, Convulsionen) zugeschrieben, während andere den angehäuften Harnstoff, andere die Wasserretention beschuldigen.

Die Erscheinungen der Harnretention treten auch dann ein, wenn der schon gebildete Harn durch Verschluss der Abflusswege an der Ausscheidung gehindert wird. Namentlich wird bei Vögeln die Harnsäureretention durch Incrustationen sichtbar (s. oben), wenn die Harnleiter, die Harnröhre oder die Cloake unterbunden werden (Galvani, Zaleski). Harnstofffütterung soll urämische Erscheinungen bewirken, wenn die Ausscheidung durch Wassermangel erschwert wird (Voit).

Der Ursprung der im Blute enthaltenen Harnbestandtheile, namentlich des Harnstoffs und der Harnsäure, wird in der Leber vermuthet. Hierfür spricht namentlich, dass die Leber Ammoniak in Harnstoff zu verwandeln vermag (vgl. p. 161), ferner dass Vögel nach Exstirpation der Leber statt der Harnsäure nur noch Ammoniak und Fleischmilchsäure ausscheiden, und zugeführten Harnstoff nicht mehr in Harnsäure verwandeln (Minkowski).

Die Harnsäurebildung aus Hypoxanthin bei Vögeln (p. 158) findet jedoch auch nach der Entleberung statt (v. Mach). Beim Menschen ist die Harnsäurebildung auch in Fällen hochgradiger Lebercirrhose nicht vermindert, erfolgt also hier vermuthlich in anderen Organen; manches deutet auf die Milz (Horbaczewski).

Da das Wasser den Hauptbestandtheil des Harns bildet, und für das Volumen und die Erscheinung desselben massgebend ist, so ist die Art der Wasserabscheidung in der Niere die erste sich darbietende Frage. Nun zeigt sich die Harnmenge in erster Linie von der Circulation abhängig (Ludwig mit Goll, Max Herrmann u. A.; Eckhard, Traube). Jede pathologische oder experimentelle Verminderung des arteriellen Blutdrucks, allgemein oder in der Nierenarterie, vermindert dieselbe, z. B. Herzkrankheiten, Pulsverlangsamung, Rückenmarkdurchschneidung, Verengerung der Nierenarterie, mechanisch oder durch Splanchnicusreizung, während Steigerung sie vermehrt (Durchschneidung des Splanchnicus, Reizung des Rückenmarks); sinkt der

Aortendruck unter 40—50 mm. Hg, so hört die Harnbildung auf. In zweiter Linie ist die Harnmenge vom Wassergehalt des Blutes abhängig, wird z. B. durch Trinken rasch gesteigert, durch reichliches Schwitzen vermindert. Ferner führt Steigerung der Harnstoffbildung im Körper auch zu gesteigerter Wasser- d. h. Harnausscheidung. Endlich giebt es zahlreiche „harntreibende" Substanzen in Nahrungsmitteln (Bier, Caffee), Arzneistoffen und Giften.

Die erstgenannten Einflüsse deuten auf ein filtratorisches Moment bei der Wasserausscheidung hin, für welches auch die Anatomie der Niere spricht. Die am Ende der gewundenen Harncanälchen sitzenden Kapseln enthalten den arteriellen, und doch mit capillardünnen Wänden begabten Gefässknäuel, dessen hoher Druck (da das Vas efferens sich noch einmal in Capillaren auflöst) und grosse Oberfläche die Annahme einer Filtration in die Kapsel rechtfertigt (Ludwig).

Diese Ansicht wird jedoch neuerdings angefochten und zwar aus folgenden Gründen (Heidenhain): 1. Verengerung oder Verschliessung der Nierenvene steigert die Harnbildung nicht, sondern hebt sie auf, nachdem vorher spärlicher eiweisshaltiger Harn abgesondert war (H. Meyer, Frerichs; indess ist es möglich, dass die venöse Stauung die Harncanälchen comprimirt und auch sonstige unberechenbare Störungen macht). 2. Vorübergehende Verschliessung der Nierenarterie zieht eine längere Unterbrechung der Harnbildung nach sich, nachdem die Circulation längst wiederhergestellt ist (Overbeck). 3. Die Harnvermehrung durch Trinken könnte nicht aus der Verdünnung, sondern höchstens aus der Volumvermehrung und Drucksteigerung des Blutes erklärt werden, und doch macht reichliches Getränk keine Blutdrucksteigerung (Pawlow), und andrerseits macht Injection von Blut oder Serum in die Gefässe keine Harnvermehrung (Ponfick). Diese Bedenken haben Anlass gegeben, der Filtrationstheorie eine andere entgegenzustellen, nach welcher die den Glomerulus bedeckenden Epithelzellen die Wasserabsonderung bewirken; diese Zellen würden durch Arterienverschluss functionsunfähig werden (Heidenhain). Die Versuche über Secretion künstlich durchströmter Nieren konnten bisher die Frage nicht entscheiden, obwohl hierbei Harn gebildet wird (Roy, J. Munk & Senator).

Sehr bemerkenswerth ist, dass die normale Niere das Serumeiweiss nicht in den Harn austreten lässt; auch in die Gefässe injicirtes Serumalbumin geht nicht über, wohl aber Hühnereiweis (Stokvis), und in's Plasma ausgetretenes Hämoglobin. Ausser durch Nierenerkrankungen wird der Harn auch durch Compression der Brust eiweisshaltig (Schreiber), eine noch nicht genügend erklärte Erscheinung.

Die Abscheidung der gelösten Harnbestandtheile ist nachweisbar eine Function der gewundenen Harncanälchen, deren Zellen diese Substanzen in specifischer Weise aus dem Blute anziehen und an das Harnwasser abgeben (Bowman, Heidenhain). Schon die saure Reaction des Harns bei Fleischfressern beweist, dass Zell-

processe im Spiel sein müssen, da das Blut alkalisch reagirt. Pathologische Entartung der Canalzellen stört die Secretion. Ferner sieht man bei Vögeln die harnsäurehaltigen Harnkugeln innerhalb der Zellen entstehen, durch deren Zerfall sie erst frei zu werden scheinen, ebenso bei Säugethieren nach Injection von harnsaurem Natron (v. Wittich, Meissner); vor Allem aber sieht man nach Injection gewisser Farbstoffe in die Gefässe nur die Epithelien der gewundenen Harncanälchen von ihnen gefärbt, während die Kapseln und die graden Canälchen frei bleiben; die Kapseln liefern nur die Flüssigkeit, welche diese Stoffe aus den Zellen auswäscht; werden die Kapseln durch Aetzung zerstört, so bleibt der Farbstoff in den gewundenen Canälchen liegen; Aehnliches tritt ein, wenn durch Rückenmarksdurchschneidung (s. oben) die Filtration aus den Glomerulis abnimmt (Heidenhain).

Früher wurde auch die Abscheidung der festen Harnbestandtheile rein physicalisch erklärt; das Filtrat der Glomeruli musste diese Substanzen schon, wenn auch in grosser Verdünnung, enthalten, und sollte sich durch resorptiven Wasserverlust in den Harncanälchen zu Harn concentriren (Ludwig). — Die grosse Länge der gewundenen Harncanälchen und der Henle'schen Schleifen vermehrt die secernirende Epithelfläche; die Zellen derselben zeichnen sich durch eine eigenthümliche radiale Streifung aus. Vermuthlich ist auch die Bildung der Hippursäure und des Harnfarbstoffs (p. 161) diesen Zellen zuzuschreiben, möglicherweise auch die pathologische Eiweissausscheidung, welche andere in die Glomeruli verlegen und aus abnorm hohem Filtrationsdruck erklären. Die künstlich mit Blut durchströmte Niere (vgl. oben p. 163) soll besonders auf Zusatz von Harnstoff zum Blut Harn absondern; hieraus würde folgen, dass Harnstoff die Nierenzellen zur Thätigkeit anregt (Abeles).

Die Mengen der festen Harnbestandtheile (s. p. 157 die Tabelle) hängen wesentlich von ihrer Quantität im Blute ab. Die hauptsächlichsten, namentlich Harnstoff, sind Endproducte des Verbrauches stickstoffhaltiger Substanzen im Körper, und daher von Stoffumsatz und Nahrung in erster Linie abhängig, worüber Specielleres bei der Lehre vom Gesammtstoffwechsel gesagt werden wird. Der Säuregrad des Harns ist sehr variabel. Während der Magenverdauung, namentlich wenn man die Resorption der Magensäure im freien Zustande hindert (durch Neutralisation mittels eingegebenen Calciumcarbonats), wird der Harn neutral und alkalisch (Maly); dasselbe tritt ein, wenn die Magensäure durch Erbrechen oder Auspumpen entleert wird (Stein, Quincke). Durch Muskelanstrengung nimmt nach einigen Autoren der Säuregrad des Harns zu. Die mittlere tägliche Säuremenge bleibt jedoch ziemlich constant (Sticker & Hübner).

Einflüsse des Nervensystems.

Nerveneinflüsse auf die Nierensecretion sind unzweifelhaft vorhanden. Gemüthsbewegungen, Nervenleiden vermehren häufig die Harnmenge; die Wirkungen der Operationen am Rückenmark und Splanchnicus sind schon oben (p. 162) erwähnt; endlich bewirkt Verletzung einer bestimmten Stelle des Kopfmarks (s. unter Centralorgane) eine abnorm vermehrte Harnsecretion, in gewissen Fällen mit Zuckergehalt des Harns, Diabetes mellitus (s. d. folg. Cap.), in anderen ohne solchen, Diabetes insipidus, Polyurie (Bernard). Alle diese Einwirkungen können jedoch auf Gefässveränderungen zurückgeführt werden, zumal da in der Gegend der erwähnten Verletzung Gefässcentra, und speciell auch solche der Niere liegen, so dass die Wirkung auf Lähmung ihrer vasomotorischen, oder Reizung gefässerweiternder Fasern beziehbar ist. Eigentlich secretorische Nerveneinflüsse sind bisher nicht erwiesen.

Die nach Trennung des Plexus renalis beobachtete Albuminurie (Krimer, Brachet, Müller & Peipers) ist noch nicht aufgeklärt.

Registrirung des Nierenvolums mit dem Oncographen (Cohnheim & Roy, vgl. p. 78) ergiebt cardiale und respiratorische Volumschwankungen, welche denen der Arterien genau parallel gehen, ferner asphyctische Verkleinerung, entsprechend dem asphyctischen Gefässkrampf (p. 132). Da letztere auch nach Durchschneidung der Splanchnici eintritt, dagegen nach Durchschneidung aller in den Hilus eintretenden Nerven ausbleibt, so erhalten letztere auch aus anderen Bahnen ausser den Splanchnici Gefässnerven. Reizung des Splanchnicus macht Verkleinerung, Durchschneidung hat meist keine vergrössernde Wirkung; ein Tonus der im Splanchnicus verlaufenden Nervenfasern ist also nicht nachweisbar. Die Wirkungen der Splanchnicusreizung werden übrigens durch die gleichzeitige Veränderung des allgemeinen Blutdrucks complicirt (Bradford). Die Gefässnerven der Niere stammen aus den unteren Dorsalnerven (hauptsächlich 11. bis 13.) und den oberen Lumbarnerven; sie enthalten auch erweiternde Fasern, denn geringe Reizfrequenz (p. 100) macht Volumvergrösserung (Bradford). Der Vagus hat keine vasomotorische Einwirkung.

Der secernirte Harn gelangt aus den gewundenen Harncanälchen in ihre Fortsetzung, die geraden, welche, nach mehrfachen gabeligen Vereinigungen, an der Oberfläche der Nierenpapillen in die Nierenkelche und das Nierenbecken münden. Alle diese Theile sind stets mit Harn gefüllt; ein Rücktritt aus dem Becken in die Canälchen ist unmöglich, weil jeder erhöhte Druck in jenem die Mündungen dieser zusammendrückt. Aus den beiden Nierenbecken gelangt der Urin durch die beiden Ureteren in das Reservoir, die Harnblase, und zwar durch periodische wellenförmig ablaufende Contractionen der ersteren.

Die Ureterwellen haben beim Kaninchen eine Geschwindigkeit von 20—30 mm. in der Secunde. Jede Reizung der Ureter bewirkt eine nach beiden Seiten ablaufende Contractionswelle; dies geschieht auch in gänzlich ganglienlosen Uterstücken, die Welle scheint also bloss durch Muskelleitung sich fortzupflanzen. Die spontanen Wellen laufen auch nach Durchschneidung der äusseren Nerven ab, und können auch nicht von einer directen Reizung der Wand durch den in den Ureter eintretenden Harn abgeleitet werden, denn sie bestehen noch nach Aufhebung der Harnsecretion (Engelmann). Erhöhter Druck im Ureter vermehrt die Frequenz der Wellen (Sokoloff & Luchsinger). Auch am Menschen ist bei Rectovaginalfistel (Zamschin) und bei Operationen (Greig Smith) die Ureterbewegung direct beobachtet.

Die Harnblase, welche in leerem Zustande von vörn nach hinten abgeplattet ist, wird durch den sich ansammelnden Harn entfaltet und ausgedehnt, wobei der Scheitel über die Symphyse emporsteigt; sie fasst 1,5—1,8 Liter. Der Rücktritt des Harns in die Ureteren ist durch deren eigenthümliche Einmündungsweise verhindert (schiefe Durchbohrung der Blasenwand, so dass ein Druck von innen den Canal verschliesst). Die Entleerung in die Harnröhre wird durch einen permanent contrahirten Schliessmuskel (Sphincter vesicae), auch wohl durch die Elasticität der Prostata beim Manne, und bei Harndrang auch durch willkürliche Contractionen der Harnröhrencompressoren (Budge) verhindert. Der Tonus des Blasensphincter wird dadurch bewiesen, dass im Leben die Blase einen höheren Harndruck aushält, ohne sich zu entleeren, als nach dem Tode (Heidenhain & Colberg u. A.). Die nähere Ursache des Harndrangs muss in der Erregung sensibler Nerven durch die Spannung der Blasenwand gesucht werden, welche durch active Contraction derselben gesteigert wird. Dem Harndrang soll stets Contraction vorangehen (Guyon). Die Ansicht, dass der Harndrang vom Eindringen einer Harnportion in die Harnröhre herrühre, wird dadurch widerlegt, dass er auch bei Füllung der Blase mit Wasser mittels eines Catheters, und zwar bei bestimmtem Druck (etwa 18—20 cm. Wasser) auftritt (Mosso & Pellacani); ist das Wasser kalt, so dass der Tonus der Blase stärker wird (s. unten), so stellt sich dieser Druck schon bei geringerer Füllung her. (Jedoch kommt pathologisch auch Harndrang durch Reizung der Harnröhre vor.) Der gewöhnliche Blasendruck beträgt in der Rückenlage 13—15 cm. Wasser und wird im Stehen höher (Schatz, Dubois).

Verbindet man die Blase durch einen Catheter mit einer plethysmographischen Vorrichtung (Mosso & Pellacani), so zeigen sich sowohl passive als active Volumschwankungen; erstere entsprechen den respiratorischen Schwankungen des Abdominaldrucks (Schatz u. A.); letztere

bestehen in langsamen Contractionen durch reflectorische, psychische (Schreck) und selbst willkürliche Einflüsse. Der Tonus der Blase wechselt also sehr; im Schlafe ist er herabgesetzt, Kälte steigert ihn; im Allgemeinen geht er dem Gefässtonus parallel, steigt z. B. durch Erstickung, ebenso auch durch bloss locale Dyspnoe (Aortencompression etc.).

Die Blasenentleerung wird willkürlich zugelassen, ist aber ein reflectorischer Act, bestehend in Nachlass (oder nur Ueberwindung, Mosso & Pellacani) des Sphinctertonus und Contraction der glattmuskeligen Blasenwand (Detrusor urinae); die Bauchpresse kann beschleunigend mitwirken, ist aber für gewöhnlich unthätig. Thiere können bei weit geöffnetem Abdomen die Blase entleeren (Mosso & Pellacani). Die longitudinalen Detrusorfasern scheinen ausserdem am Sphincter radial zu ziehen und so die Blase zu öffnen (Kohlrausch). Am Schlusse wird die Harnröhre selbst durch einige Contractionen des Bulbocavernosus entleert.

Das reflectorische Centralorgan für den Blasenschluss und die Blasenentleerung liegt im Lendenmark (s. Cap. XI). Ist dasselbe durch Durschneidung des Dorsalmarks sich selbst überlassen, so entleert sich die Blase bei einem gewissen Füllungsgrade von selbst, ausserdem auf gewisse Hautreize (Goltz); der Wille kann aber den Reflex selbst bei starker Füllung hindern, und andererseits auch bei wenig gefüllter Blase den Entleerungsapparat spielen lassen. Nach Zerstörung des Lendenmarks träufelt durch Lähmung des Sphincter beständig Harn ab, und doch entleert sich die Blase nie vollkommen. Eine neuere Angabe (Mosso & Pellacani) will die Innervation der gewöhnlichen Blasenreflexe in das Gehirn verlegen, selbst die durch Hautreize der hinteren Extremitäten ausgelösten.

Die Nerven treten theils direct durch die Kreuzbeinnerven, theils indirect durch Lendennerven und Sympathicus zur Blase, letztere das Gangl. mesentericum inf. durchsetzend, welches ein selbstständiges Reflexcentrum für die Blase enthalten soll (Sokownin, H. Nussbaum).

Während des Aufenthalts in der Blase soll der Urin einen Theil seines Wassers durch Resorption verlieren (Kaupp). Andere bestreiten dies, da die Blase von Leichen Salz- und Harnstofflösungen nicht von innen nach aussen durchtreten lasse, so lange ihr Epithel unversehrt ist (Küss, u. A.). Jedoch ist das Resorptionsvermögen der Blase durch neuere Versuche an Menschen und Thieren bestimmt erwiesen (Maas & Pinner, Cazeneuve & Lépine). Fraglich konnte nur erscheinen, ob, da auch feste Bestandtheile resorbirt werden, der Harn concentrirter wird. Nach Posner ist der im Schlafe gebildete Harn an sich concentrirter. In Blase

und Harnröhre findet eine Beimischung von Schleim aus den zahlreichen Drüsen statt; der Schleim schlägt sich beim Stehen des Harns als Wölkchen nieder. In der Blase sind die spätesten Harnportionen wegen der Lage der Uretermündungen die untersten; die Schichtung kann sich lange erhalten (Edlefsen).

4. Die Bedeutung der Harnsecretion.

Die Bedeutung der Harnsecretion liegt in der Ausscheidung von Wasser, gewissen Salzen und stickstoffhaltigen Stoffwechselproducten aus dem Körper. Nebenbei schafft der Harn zahlreichen zufällig eingeführten Substanzen einen Ausweg, und ermöglicht dadurch z. B. Genesung nach vielen Vergiftungen; ja die Ausscheidung kann, besonders bei langsamer Aufsaugung (z. B. Curare vom Magen aus), so schnell geschehen, dass das Blut gar nicht zu einem wirksamen Giftgehalt gelangt (Bernard, Hermann).

C. Die Hautabsonderungen und die Milch.

Ueber Hautathmung und Hautausdünstung s. p. 116, über die glatten Muskeln der Haut unten sub 2, über Haut- und Secretionsströme p. 141.

1. Der Schweiss.

Der Schweiss ist eine nur unter besonderen Umständen von der Haut gelieferte Flüssigkeit, farblos, klar (oder durch beigemischte Epidermisschuppen getrübt), von zweifelhafter Reaction (s. unten) und characteristischem Geruch. Seine Zusammensetzung ist wenig bekannt. Gefunden sind ausser Wasser und Salzen hauptsächlich Harnstoff, flüchtige Fettsäuren (bis zur Propionsäure und höher), Fette und Cholesterin.

Grössere Mengen Schweiss, jedoch stets durch Hauttalg und Epidermis verunreinigt, erhält man durch Lagerung des Körpers auf eine geneigte Metallrinne im Dampfbade, oder durch Bekleiden einzelner Körpertheile mit einem luftdicht schliessenden Ueberzuge (Guttapercha), der mit einem Auffangegefäss verbunden ist. Die Reaction wurde früher für den Menschen als sauer, und nur durch Zersetzung alkalisch, bezeichnet. Indess ist der Schweiss der Säugethiere durchweg alkalisch, und ebenso wird der menschliche Schweiss an talgdrüsenfreien Stellen (Vola manus) nach sorgfältiger Reinigung gefunden (Trümpy & Luchsinger); die saure Reaction rührt also vermuthlich nur von Beimengungen oder Zersetzung her. — Als zweifelhafte Schweissbestandtheile werden angeführt eine N-haltige Säure, Hidrotsäure (Favre), und ein rother Farbstoff (Schottin). Manche genossene Substanzen gehen in den Schweiss über.

Die quantitative Zusammensetzung des Schweisses ist ungefähr folgende (in 1000 Theilen): Wasser 995,6, Harnstoff 0,04, Fette 0,01, andere organische Stoffe 1,88, unorganische Stoffe 2,5 (Favre).

Absonderung des Schweisses.

Der Schweiss wird von den langen, am Grunde knäuelförmig

aufgewundenen Schlauchdrüsen der Cutis, den Schweissdrüsen, abgesondert, welche namentlich an Stirn, Achselhöhlen, Fusssohlen, Handtellern reichlich und gross sind.

Für gewöhnlich findet an den meisten Hautstellen keine Secretion statt. Dieselbe wird durch folgende Umstände hervorgerufen: 1. Hitze, d. h. erhöhte Körpertemperatur, sowohl allgemeine als locale; 2. Muskelanstrengung bewirkt allgemeines Schwitzen, locale Anstrengung häufig locales Schwitzen; 3. reichliches Getränk, besonders warmes; 4. Gemüthsbewegungen (Angstschweiss); 5. dyspnoische Zustände (bei Erstickung und in der Agonie); 6. gewisse Substanzen (Pilocarpin, Ammoniaksalze etc.).

Einzelne dieser Einwirkungen beweisen schon ohne Weiteres einen Einfluss des Nervensystems. Für einen solchen spricht auch der Mangel an Schweisssecretion in gelähmten Theilen und nach Nervendurchschneidung. Die erste experimentelle Beobachtung (Dupuy 1816) schien aber in entgegengesetztem Sinne zu sprechen, indem beim Pferde nach einseitiger Durchschneidung des Halssympathicus gleichseitiges Schwitzen des Kopfes (neben der Hyperämie) auftrat. Man war deshalb geneigt, die Schweisssecretion als Filtration in Folge von Gefässerweiterung zu betrachten.

Neuere Beobachtungen (Goltz, Luchsinger) zeigten jedoch, dass Reizung des Nervenstammes einer Extremität Schweissabsonderung auf ihrer Haut bewirkt; dieselbe tritt auch an abgeschnittenen Gliedmassen ein, ist also von vasomotorischen Einflüssen unabhängig; indess ist sie wahrscheinlich gewöhnlich mit Gefässerweiterung verbunden, Die Schweisssecretion ist also der Speichelsecretion analog, und ohne Zweifel wie diese im Wesentlichen ein Zellprocess. Die Ausstossung des Schweisses wird wahrscheinlich durch die an den Drüsen vorkommenden glatten Muskelfasern (Kölliker) befördert. Das oben erwähnte Dupuy'sche Resultat soll von der Durchschneidung secretionshemmender Fasern, welche im Sympathicus verlaufen, herrühren (Arloing).

Die Schweissnerven können sowohl durch directe Reizung, wie auch durch das locale Ausbleiben central erregten Schwitzens nach ihrer Durchschneidung festgestellt werden. Sie entspringen in der Regel nicht mit den cerebrospinalen Nerven des betreffenden Bezirks aus Hirn und Rückenmark, sondern mischen sich diesen grösstentheils erst aus dem sympathischen Grenzstrang bei, in welchen sie aus an-

deren cerebrospinalen Wurzeln gelangen; ihr Verlauf ist also dem der Gefässnerven ähnlich (Luchsinger, Nawrocki).

Die Schweissnerven haben einen centralen Angriffspunct im Rückenmark, welches unter der Einwirkung von Hitze, Dyspnoe und Giften (besonders Pilocarpin) Secretion einleitet, auch wenn das Gehirn abgetrennt ist (Luchsinger). Höhere Centra befinden sich im Kopfmark und im Grosshirn (letzteres durch die psychischen Schweisse erwiesen). Da Pilocarpin und andere Gifte auch an Gliedern, deren Nerven durchschnitten sind, Schweiss hervorbringen (wenn auch später als an den anderen), und ferner bei subcutaner Injection zuerst an der Applicationsstelle Schweiss machen, so muss man ausser der indirecten auch eine directe Erregbarkeit der Schweissdrüsen oder ihrer nervösen Endapparate annehmen. Atropin lähmt sowohl die directe wie die indirecte Erregbarkeit. Ob das gewöhnliche Schwitzen durch Hitze auf reflectorischer Reizung oder directer Erwärmung der Schweisscentra (s. oben) beruht, ist noch unentschieden. Bei vielen Menschen schwitzt bei Muskelanstrengungen die über den thätigen Muskeln liegende Haut, jedenfalls durch associirte Erregung der Schweissnerven.

Bei vielen Thieren tritt Schweiss nur an beschränkten, meist an unbehaarten Hautstellen auf (bei der Katze an den Zehenballen), obgleich die Knäueldrüsen viel weiter verbreitet sind; vermuthlich liefern sie an den schweisslosen Stellen fettige Secrete, wie die Knäueldrüsen des Gehörgangs (Ohrenschmalzdrüsen). Den Schweissdrüsen analog sind die Drüsen am Flotzmaul des Rindes, der Rüsselscheibe des Schweins u. dgl., sowie deren Innervation. — Ueber Secretionsströme der Haut s. p. 141f.

Die physiologische Bedeutung der Schweissabsonderung wird bei der thierischen Wärme (Cap. VI.) besprochen.

2. Der Hauttalg.

Ein fettiges Secret, von fast unbekannter Zusammensetzung und Reaction, wird von den behaarten Hautstellen geliefert, aus kleinen traubigen Drüsen, welche in die Haarbälge münden. Das Secret wird durch die glatten Muskelfasern, welche um die Drüse herum zum Haarbalg gehen (Arrectores pili) anscheinend ausgepresst; ist die Drüse im Vergleich zum Haare gross, so wird sie durch die genannten Fasern über das Hautniveau vorgetrieben, wodurch die sog. „Gänsehaut“ entsteht; die Veranlassungen sind hauptsächlich Kälte und psychische Zustände. Die Zellen der Talgdrüsen sind mit Fetttröpfchen erfüllt, und gehen wahrscheinlich bei der Talgbildung zu Grunde. Ein Nerveneinfluss ist nicht nachzuweisen.

Grössere und selbstständige Talgdrüsen bilden die Meibom'schen Drüsen der Augenlider, die Drüsen des Praeputium penis, die Oeldrüsen der Schwimmvögel etc. — Das Ohrenschmalz wird dagegen zum Theil von Knäueldrüsen wie der Schweiss abgesondert; die Haarbälge des Gehörgangs haben Talgdrüsen. — Beim Neugebornen ist die Haut mit einer dünnen Talgschicht (Vernix caseosa) überzogen.

Anhang. Hautsecrete der Amphibien. Die nackten Amphibien haben eine drüsenreiche Haut, welche reichlich absondert. Die Secrete sind sehr mannigfach in Zusammensetzung, Aussehen und Reaction, meist schleimig, zuweilen emulsionsartig (Kröte), bei vielen ätzend (Frosch, Kröte), oder giftig (Salamander) in Folge besonderer Bestandtheile. In der Froschhaut sind die Drüsen dicht gedrängt, einfach kugelig mit sehr kurzem Ausführungsgang; sie haben ein einfaches, meist cylindrisches oder conisches Epithel, und sind von glatten Muskelfasern umgeben; es giebt mindestens zwei durch Grösse, Secret etc. verschiedene Drüsengattungen; das schleimig-körnige Secret ist anscheinend bei den kleineren Drüsen alkalisch, bei den grossen sauer. Die Absonderung wird durch Reizung der Nerven deutlich vermehrt, und das Secret durch Contraction des Muskelmantels ausgestossen (besonders an Schwimmhaut und Nickhaut sichtbar). Der Secretionsmodus besteht darin, dass die dem Lumen zugekehrten Zellkuppen sich zu Secret metamorphosiren und durch den Muskeldruck abgedrängt werden, während die Zellen von der Matrix her nachwachsen. Ueber die galvanischen Vorgänge s. p. 141.

Ueber das Verhalten der Pigmentzellen der Haut bei Amphibien s. Cap. VIII. bei den contractilen Zellkörpern.

3. Die Milch.

Die Milch ist ein ausschliesslich von weiblichen Säugethieren und normal nur nach der Geburt der Jungen längere Zeit geliefertes, zur ersten Ernährung der letzteren bestimmtes Secret. Sie bildet eine nur in dünnen Schichten durchscheinende, gelblich oder bläulich weisse, süsslich schmeckende und schwach riechende Emulsion feiner Fetttröpchen (Milchkügelchen, Butterkügelchen) in einer klaren Flüssigkeit. Das spec. Gewicht der Frauenmilch ist 1,027—1,032, das der Kuhmilch 1,029—1,033. Die Reaction ist meist alkalisch, selten schwach sauer, oft amphichromatisch. Die Anwesenheit einer Membran um die Milchkügelchen ist nie mit Sicherheit erwiesen, und wegen der leichten Vereinigung der Kügelchen beim Buttern höchst unwahrscheinlich. Die in den ersten Tagen nach der Geburt abgesonderte Milch nennt man Colostrum oder Biesmilch; sie zeichnet sich durch grössere Concentration, stärkeren Eiweissgehalt und die Anwesenheit runder, blasser, contractiler (Stricker), zum Theil mit Fetttröpfchen erfüllter Zellen (Colostrumkörperchen) neben den Milchkügelchen aus.

Die chemischen Bestandtheile der Milch sind:

1. Wasser;

2. Salze, und zwar hauptsächlich Kali-, Kalk-, Phosphorsäure-Verbindungen, auch etwas Eisen und Mangan (die Salze zeigen eine auffallend ähnliche Mischung mit denjenigen der Blutkörperchen);

3. Milchzucker;

4. Albuminstoffe, besonders Casein, viel weniger Albumin, auch etwas Pepton (Schmidt-Mülheim);

5. Fette: die Glyceride der Palmitin-, Stearin- und Oelsäure, in kleinen Mengen auch der Butter-, Capron-, Caprin-, Capryl- und Myristinsäure (letztere als Butterfette bezeichnet);

6. Cholesterin (Schmidt-Mülheim):

7. Lecithin, oder Verbindungen desselben (Tolmatscheff), und Nuclein;

8. verschiedene Extractivstoffe, darunter Keratin, Harnstoff (Lefort) und Hypoxanthin (Schmidt-Mülheim);

9. Gase (CO_2, O_2, N_2).

Das Casein (vgl. p. 38) wird aus der Kuhmilch durch Säuren und Kälberlab oder andere „Labfermente“ gefällt, dagegen nicht oder nicht vollständig aus der Frauen- und Stutenmilch, welche also andere Caseine enthalten müssen; der menschliche Magensaft coagulirt übrigens die Frauenmilch. Der Caseinniederschlag schliesst die Milchkügelchen fast vollständig ein. Das Albumin gewinnt man nach Ausfällung des Caseins durch Neutralisation und Erhitzen. Beim Erhitzen der frischen Milch bildet sich auf derselben ein Häutchen, welches aus Albumin besteht. Dasselbe bildet sich jedoch nach dem Abheben durch neues Erhitzen wieder, was beliebig oft wiederholt werden kann, und zwar ist dazu Berührung mit Luft nöthig; die so abgeschiedenen Albuminmengen sind grösser als der sog. Albumingehalt der Milch; das Casein ist dabei betheiligt (Hermann & Sembritzki). — Beim Filtriren von Milch durch Thonfilter mit Hülfe von Luftdruck bleiben nicht bloss die Fette, sondern auch das Casein im Filter zurück (Zahn, Kehrer). Da dasselbe auch geschieht, wenn die Milch mit gepulvertem Thon oder Thierkohle gemischt und dann durch Papier filtrirt wird, so muss man annehmen, dass das Casein durch eine Oberflächenwirkung festgehalten wird (Hermann & Dupré).

Beim Stehen der Milch steigen die Milchkügelchen langsam auf und bilden oben eine fettreichere Milchschicht, den Rahm; durch Schlagen desselben vereinigen sich die Kügelchen zur Butter. Bei längerem Stehen, besonders in der Wärme, findet Umwandlung des Milchzuckers in Gährungsmilchsäure (p. 18) durch ein unbekanntes,

durch Aufkochen zerstörbares Ferment statt, die Milch wird sauer, wodurch Coagulation des Caseins eintritt.

Das aus Casein mit den eingeschlossenen Milchkügelchen (s. oben) bestehende Coagulum heisst Käse, das albumin-, zucker- und salzhaltige Filtrat Molken (Serum lactis). Im abgepressten und sich selbst überlassenen Käse findet ein noch nicht völlig übersehbarer Process (Reifen des Käses) statt, in welchem sowohl das Casein wie die Fette Zersetzungen erleiden; ersteres geht dabei in peptonartige Körper, weiter zum Theil in Leucin, Tyrosin und fäcal riechende Stoffe über.

Die Angaben, dass in der Milch beim Stehen Casein aus Albumin, Fette aus Eiweissstoffen u. s. w. sich bilden, haben sich nicht bestätigt, ebensowenig die angebliche Umwandlung von Casein in Fett beim Reifen des Käses.

Die quantitative Zusammensetzung der Milch ist folgende (Mittelzahlen nach Moleschott):

In 1000 Theilen.	Frau.		Kuh.		Ziege.	Stute.
	Milch	Colostrum	Milch	Colostrum	Milch	Milch
Wasser	885,7	864,4	857,1	787,6	863,6	828,4
Salze	2,4	4,7	5,5	7,8	6,2	86,5
Milchzucker + Extr.	48,2	44,7	40,4	42,6	40,0	
Butter	35,6	33,5	43,1	35,0	43,6	68,7
Casein	28,1	52,7	48,3	127,0	33,6	16,4
Albumin	—		5,8		13,0	—

Doch sind die Methoden der Milchanalyse in manchen Puncten unsicher, und manche Angaben, namentlich über Frauenmilch, von obigen stark abweichend.

Die Asche der Milch hat auffallend genau die quantitative Zusammensetzung der Gesammtasche des Säuglings, worin eine hohe Sparsamkeit liegt, indem Alles gleichmässig verwerthet wird; nur der Eisengehalt ist scheinbar viel zu klein, was aber darin seine Erklärung findet, dass der Embryo einen grossen Eisenvorrath mitbringt (Bunge).

Absonderung der Milch.

Die Milchdrüsen lassen sich als sehr vergrösserte, agglomerirte Talgdrüsen betrachten, und sind daher an den verschiedensten Hautstellen und in sehr verschiedener Zahl entwickelt; beim Menschen 2 an der Brust; bei der Stute und Ziege 2, bei der Kuh 4, in der Schamgegend; bei multiparen Thieren 10—12 und mehr längs des Bauches. Sie entwickeln sich erst bei der Pubertät, und secerniren nur nach Geburten, dann aber für längere Zeit beständig. Das Secret sammelt sich in flaschenförmigen Reservoirs (Milchcysternen, beim Menschen nur schmale Erweiterungen der Drüsengänge, deren jede Mamma 15 bis 24 besitzt, bei der Kuh für jede Drüse eine grosse, fast ganz in der Zitze gelegene Höhle) welche mit je einem feinen Canale auf der Spitze der Warze, resp. Zitze münden und durch Luftdruck (Saugen) oder Melken entleert werden.

Auch bei Neugeborenen, vom 4. bis zum 8. Tage, kommt eine Milchsecretion vor („Hexenmilch"); ferner in seltenen Fällen bei Männern.

Die specifischen Bestandtheile der Milch, Casein, Milchzucker und Butterfette, sind im Blute nicht oder nur in verschwindender Menge enthalten, entstehen also erst in den Zellen der Milchdrüsenalveolen. Dieselben bilden eine einfache Wandschicht, schwellen bei der Secretion an, und bilden in ihrem inneren Theile Fetttropfen; dieser Theil scheint sich aufzulösen und durch den nachwachsenden äusseren Theil der Zelle ersetzt zu werden; ein Nachwuchs neuer Zellen an Stelle der verfettenden, wie bei der Talgbildung, findet also nicht Statt (Heidenhain). Die Colostrumkörperchen sind sich ablösende Epithelien, welche anscheinend erst nach der Ablösung sich durch amöboide Bewegungen mit Fetttropfen füllen (Heidenhain & Partsch). Ueber die speciellen chemischen Quellen der einzelnen Milchbestandtheile ist durchaus nichts Sicheres bekannt (über die Fettbildung s. d. allg. Stoffwechsel).

In der Wärme digerirter Brei von Milchdrüsen zeigt eine Zunahme der reducirenden Substanz, also wahrscheinlich des Milchzuckers; letztere könnte also durch ein Ferment aus einem vorräthigen Saccharogen entstehen. Dies letztere geht in Decocte über, welche mit frischer Drüsensubstanz digerirt ebenfalls jene Zunahme des Reductionsvermögens zeigen (H. Thierfelder). Auch ein Ferment, welches Serumalbumin in Casein verwandelt, soll in der Drüse auf ähnlichem Wege nachweisbar sein. Ziegen, denen die Milchdrüsen exstirpirt sind, scheiden nach dem Werfen Zucker mit dem Harne aus (Bert); hiernach würde die Vorstufe des Milchzuckers nicht in der Drüse selbst gebildet.

Die Nahrung hat grossen Einfluss auf Menge und Zusammensetzung der Milch. Reichliche Kost, namentlich eiweissreiche, vermehrt unter Zunahme des Drüsenvolums (durch Vermehrung der Zellen, Heidenhain) die Menge, den Casein- und Fettgehalt, während der Zuckergehalt besonders durch Kohlehydrate gesteigert wird; Fettnahrung vermehrt den Fettgehalt nicht.

Ein Nerveneinfluss wird dadurch constatirt, dass Gemüthsbewegungen Menge und Qualität der Milch verändern können. Die spärlichen experimentellen Ergebnisse an Thieren (Eckhard, Röhrig) stehen vor der Hand unter einander in Widerspruch. Häufige Entleerung vermehrt die Milchbildung, möglicherweise durch einen Einfluss des Secretdrucks auf die Zellen. Das Secret wird wahrscheinlich durch die glatten Muskelfasern der Drüse den Behältern zugetrieben; auch eine Art von Erection der Warze beim Saugen scheint durch glatte Muskeln bewirkt zu werden.

Die 24stündige Milchmenge beider Brüste wird auf etwa 1350 grm. geschätzt.

D. Andere Drüsensecrete.

Die Schleimhäute der Athmungs-, Harn-, Geschlechts- und Sinnesorgane sind mit Schleimdrüsen ausgestattet, deren Secrete kaum untersucht sind. Sie reagiren meist alkalisch, der Scheidenschleim sauer. Für ihre Bildung gilt vermuthlich das vom Mundschleim Gesagte. Die fettigen Secrete des Gehörgangs und der Augenlider sind schon erwähnt. Der Samen, in welchem morphologische Bestandtheile die Hauptsache sind, wird bei der Zeugung besprochen. Es bleiben noch zu besprechen die

Thränen.

Sie bilden eine klare, farblose, alkalische, salzig schmeckende Flüssigkeit, welche aus Wasser, Salzen (besonders Chlornatrium), etwas Mucin und Eiweiss bestebt. Ueber ihre Bedeutung, Ergiessung und Schicksal s. unter Sehorgan.

Die Thränen enthalten 99 pCt. Wasser, 0,1 Albumin, 0,8 Salze, 0,1 Epithelien (Frerichs).

Die Thränendrüse schliesst sich in Bau und Absonderung vollkommen den Eiweissdrüsen an (Heidenhain, vgl. p. 145). Sie secernirt beständig; ihre Secretion wird aber bei psychischen Erregungen gewisser Art, und ferner reflectorisch bei Reizung der Nasenschleimhaut, der Conjunctiva und der Retina bedeutend gesteigert. Der Reflex von der Nasenschleimhaut erstreckt sich nur auf die gereizte Seite. Die Nerven, deren Reizung die Secretion steigert, welche also die secretorischen Fasern enthalten, sind: R. lacrymalis trigemini, R. subcutaneus malae trig., und der Halssympathicus. Der Nasenreflex bleibt nach Durchschneidung des Lacrymalis aus (Herzenstein).

E. Rückblick auf die Secretionsvorgänge.

Soweit man aus den bestbekannten Absonderungsvorgängen schliessen kann, ist die eigentliche Absonderung ein morphologischer, epithelialer Vorgang, im Wesentlichen bestehend in Secretmetamorphose und Abstossung des distalen (in Folge der Einstülpung dem Drüsenlumen zugewandten) und Nachwachsen des mit der Matrix in Verbindung stehenden proximalen Zellantheils; bei mehrschichtigen Epithelien, z. B. in den Speicheldrüsen, vertheilt sich dieser Erneuerungsvorgang, die Richtigkeit der Heidenhain'schen Ansicht vorausgesetzt (vgl. p. 145), auf die verschiedenen Zellschichten, indem die distale, dem Lumen zugewandte metamorphosirt und verbraucht wird, die

proximale durch Theilung für Ersatz sorgt, also entsprechend den Vorgängen im mehrschichtigen Hautepithel. Die Metamorphose ist stets mit Verlust der protoplasmatischen Natur, und daher, nach einem allgemeineren Gesetze (p. 142 und Cap. VII.) mit Negativität gegen den protoplasmatischen Rest verbunden.

III. Drüsen ohne Ansführungsgang.

Eine Anzahl drüsiger Gebilde besitzt keinen Ausführungsgang und liefert kein Secret. Von ihrer Function ist nur sehr wenig bekannt. Ein Theil dieser Organe, Milz und Thymusdrüse, kommt im folgenden Capitel bei der Blutbildung zur Sprache. Ueber die Zirbeldrüse s. Cap. XI.

Die Schilddrüse.

Die Schilddrüse ist ein sehr gefässreiches Organ, welches kuglige, von einfachem Epithel ausgekleidete und mit einer colloiden Masse erfüllte Hohlräume (Alveolen) enthält. Bis vor Kurzem wurde ihr nur eine Rolle für die Regulation des Hirnblutlaufs (vgl. Cap. XI.) vermuthungsweise zugeschrieben. Nachdem man aber bei Menschen, deren kropfig entartete Schilddrüse exstirpirt war, eigenthümliche Erkrankungen beobachtet hatte (Cachexia strumipriva), zeigte sich, dass Hunde und andere Fleischfresser nach vollständiger Exstirpation der Schilddrüsen (es fehlt hier meist die mediane Brücke) unter nervösen Erscheinungen (Schwäche, Zittern, Schlafsucht, Krämpfe) zu Grunde gehen, während Pflanzenfresser keine Folgen der Exstirpation zeigen (Kocher, Schiff u. A.). Nur einseitige Exstirpation hat beim Hunde keine Folgen, beidseitige tödtet auch dann, wenn zwischen beiden Acten längere Zeit liegt. Einzelne Hunde bleiben am Leben; anscheinend sind dann Nebenschildrüsen (im Thorax etc.) vorhanden. Die Behauptung, dass der Tod nur von Nebenverletzungen, Entzündungen der benachbarten Halsnerven etc. herrühre (H. Munk), ist widerlegt. Eine Aufklärung der angeführten Thatsachen fehlt noch; vermuthet wird, dass die Drüse ein dem Nervensystem schädliches Stoffwechselproduct, das vielleicht von der Fleischkost herrührt, in sich ablagere, oder wahrscheinlicher zerstöre, denn Extracte wirken nach den Meisten nicht giftig.

Die Nebennieren.

Die Nebennieren besitzen in ihrer Rindensubstanz eingelagerte compacte Massen epithelartiger Zellen, in der Marksubstanz ähnliche Zellen in kleineren Gruppen angeordnet, und im Gerüste zahlreiche Ganglienzellen und Nervenfasern. Wegen dieses Umstandes halten sie Einige für eine Art von sympathischem Ganglion, Andere bringen sie mit der Erzeugung von Farbstoffen in Verbindung; bei einer gewissen Pigmentanomalie der Haut („Bronzed skin") sollen die Neben-

nieren erkrankt sein (Addison); aus ihrer Substanz lässt sich ein violetter Farbstoff darstellen (Holm). Neuere Angaben, wonach das Extract der Nebennieren giftig, oder andrerseits ihre Exstirpation tödtlich wirken soll, bedürfen der Nachprüfung.

Ueber die physiologische Bedeutung des Hirnanhangs (Hypophysis cerebri) und der Steissdrüse ist noch weniger bekannt. Ersterem wird ein functioneller Zusammenhang mit der Schilddrüse zugeschrieben, auf deren Exstirpation er sich vergrössern soll (Rogowicz).

IV. Die Höhlenflüssigkeiten, Parenchymsäfte und Parenchyme.

In vielen Körperhöhlen, besonders in den sogenannten serösen Säcken, finden sich alkalische Flüssigkeiten, welche früher als Secrete der Höhlenwände, z. B. der mit einer einfachen Endothelschicht bekleideten serösen Häute, betrachtet wurden, und zwar galten sie, da sie im Wesentlichen nur Bestandtheile des Blutplasma enthielten, als einfache Filtrate oder sog. Transsudate des Blutes. Sehr ähnlich verhält sich der Inhalt der Spalträume sämmtlicher Gewebe des Körpers, die sog. Parenchymsäfte. Alle diese Flüssigkeiten werden neuerdings, da sie mit Lymphgefässen communiciren und Lymphzellen enthalten, als Lymphe betrachtet (v. Recklinghausen; vgl. Cap. IV.). Sie unterscheiden sich untereinander nur durch die Mengenverhältnisse ihrer Bestandtheile, über welche folgende Tabelle (nach K. B. Hofmann), in welche auch einige pathologische Transsudate aufgenommen sind, eine Uebersicht giebt.

In 1000 Theilen.	Wasser.	Feste Bestandth.	Albumin.	Fibringeneratoren, resp. Fibrin.	Extractivstoffe.	Salze.
(Blutplasma)	908,4	91,6	71,1	9,2	4,8	7,4
(Blutserum)	913,2	86,7	72,5	—	6,4	7,8
Liquor pericardii . .	948,1	51,9	38,8	0,7	4,7	7,5
Humor aqueus . . .	986,9	13,1	1,2	—	4,2	7,5
Liquor cerebrospinalis.	988,2	11,8	?	—	?	9,5
Ascitesflüssigkeit . .	983,3	16,7	(33,0)[1]	—	(13,0)[1]	8,2
Hydroceleflüssigkeit .	937,4	62,6	47,3	—	6,3	7,9

[1]) Die eingeklammerten Zahlen gehören einer anderen Analyse an.

Es gehören noch hierher Liquor pleurae, peritonei, amnii, allantoidis, Endo- und Perilymphe des Ohres, Glaskörper u. s. w. — Die Gelenkschmiere oder Synovia, welche in den Zotten der Synovialhaut eine Art Absonderungsorgan hat, enthält auch Mucin (2—6 p. mille), Fett (0,6—0,8 p. mille) und Epithelien. Die Schleimbeutel- und Sehnenscheidenflüssigkeiten enthalten einen noch nicht erforschten gallertartigen Stoff.

Hier mögen auch noch einige Bemerkungen über die Chemie mehrerer Gewebe ihre Stelle finden (über Muskel- und Nervengewebe s. die betr. Capitel.)

Knochengewebe. Das reine Knochengewebe (nach Entfernung von Periost, Marksubstanz etc.) besteht höchst überwiegend aus unorganischen Salzen; in dem vollkommen getrockneten Knochen (Wasser etwa 2 pCt.) findet sich eine für jede Thierart sehr constante Zusammensetzung; beim Menschen 68 pCt. Salze, 32 pCt. organische Substanz (Zalesky). Erstere bestehen aus 84 pCt. basisch phosphorsauren Kalks ($P_2O_8Ca_3$), 1 pCt. basisch phosphorsaurer Magnesia ($P_2O_8Mg_3$), 7,6 pCt. anderer Kalksalze (CO_3Ca, $CaCl_2$, $CaFl_2$) und 7,4 pCt. Alkalisalze (NaCl etc.). Der organische Antheil besteht fast ganz aus leimgebender Substanz, und wandelt sich durch Kochen, namentlich nach Behandlung mit Säuren, in Leim um.

Die eigentliche Knochensubstanz hat in spongiösen und compacten Knochen genau dieselbe Zusammensetzung. Die Constanz der Zusammensetzung der Knochensubstanz (Milne Edwards jun., Zalesky) berechtigt zu der Annahme, dass die Salze nicht mechanisch in die organische Substanz eingelagert, sondern chemisch mit dieser verbunden sind.

Verdünnte Säuren entziehen dem Knochen die Salze und lassen die weiche knorpelartige organische Substanz zurück. Glühen zerstört umgekehrt die letztere und hinterlässt eine weisse poröse unorganische Masse (gebrannter Knochen). In beiden Fällen bleibt die ungefähre äussere Gestalt des Knochens erhalten.

Dem Knochen schliessen sich die anderen mit Kalksalzen imprägnirten Gewebe an, z. B. die Zähne. Der Zahnschmelz, fast wasserfrei, enthält nur 4 pCt. organischer Substanz, und im übrigen die Bestandtheile des Knochens in analogen Verhältnissen.

Knorpelgewebe. Abgesehen vom Wasser und den Bestandtheilen der Zellkörper enthält der Knorpel hauptsächlich chondringebende Substanz, Einlagerungen von Elastin und wenig unorganische Salze.

Dem Knorpel am nächsten steht die Cornea, welche beim Kochen eine chondrinähnliche Substanz liefert; sie enthält ausserdem viel fibrinoplastische Substanz.

Bindegewebe. Im Bindegewebe kann man unterscheiden (Kühne): 1) die Substanz der Fibrillen, — leimgebende Substanz, 2) die Kittsubstanz zwischen den Fibrillen, durch Kalk- und Barytwasser extrahirbar (Rollett), das Extract enthält Mucin, 3) die Einlagerungen von Elastin und 4) die Zellkörper mit ihren gewöhnlichen, hauptsächlich eiweissartigen Elementen; häufig sind dieselben von Fett erfüllt, das Gewebe heisst dann Fettgewebe (vgl. jedoch

Cap. V.). In den foetalen und einigen anderen Bindegeweben tritt die leimgebende Substanz gegen die mucingebende zurück.

Im Fettgewebe machen die neutralen Fette ca. 83 pCt. des Gesammtgewichts aus; unter ihnen überwiegt das Olein bedeutend, relativ wenig Palmitin, am wenigsten Stearin, Fette flüchtiger Fettsäuren nur in Spuren; der Schmelzpunct liegt unterhalb 15—20°. Beim Kinde ist das Fett etwas palmitinreicher als beim Erwachsenen, daher schwerer (bei 45°) schmelzbar (L. Langer). Bei gemästeten Thieren ist das Fett ärmer an Fetten fester Fettsäuren als vor der Mästung (Muntz).

Viertes Capitel.

Die Verdauung, Aufsaugung und Blutbildung.

Die Verluste, welche das Blut durch die Absonderungsprocesse erleidet, werden durch beständige Aufsaugung neuer Stoffe ersetzt, deren hauptsächlichste Quelle die Nahrung ist (über Wesen und Bestandtheile derselben s. d. 5. Cap.). Die Aufnahme derselben in die Säfte wird aber erst nach gewissen Vorbereitungen möglich, welche man Verdauung oder Digestion nennt.

I. Die Verdauung.

Geschichtliches. Im Alterthum bezeichnete man die Verdauung als Coctio ciborum, indem man an eine dem Kochen vergleichbare Garmachung der Speisen dachte. Im Mittelalter wurde vielfach wirklich an einen kochenden Einfluss der thierischen Wärme gedacht. Erst im 17. Jahrhundert entwickelten sich bestimmtere Vorstellungen, und zwar nahmen die Iatrochemiker, von der Wahrheit nicht sehr fern, ein verdauendes Ferment im Magen an, dessen Zusammenhang mit einer Absonderung sie jedoch nicht erfassten, während die iatromechanische Schule die Verdauung nur als fortschreitende mechanische Zerkleinerung betrachtete. Erst Réaumur (1752) und Spallanzani (1783) stellten als das Hauptmoment der Verdauung den Magensaft fest, der ohne mechanische Beihülfe verdaut. Die saure Reaction desselben, welche schon vor Réaumur bekannt war, wurde erst 1834 durch Prout von freier Salzsäure hergeleitet, während das Pepsin von Schwann 1836 erkannt wurde. Das ganze Verdauungsgeschäft wurde zum ersten Male in Folge einer 1823 von der Pariser Academie gestellten Preisaufgabe von Leuret & Lassaigne und von Tiedemann & Gmelin einer classischen experimentellen Bearbeitung unterworfen. Während die natürliche Magenverdauung von Beaumont an einem Manne mit Magenfistel 1834 sorgfältig beobachtet wurde, lehrte im gleichen Jahre Eberle künstlichen Magensaft bereiten und mit ihm künstlich verdauen. Künstliche Magenfisteln legte erst Blondlot 1843 an. Die zuckerbildende Wirkung des Speichels entdeckte Leuchs 1831.

Die Kenntniss der Vorgänge im Darm begann erst durch Cl. Bernard's Entdeckung (1848), dass der Bauchspeichel Fette verdaut, was schon Eberle behauptet

hatte. Corvisart entdeckte (1857) die eiweissverdauende Wirkung dieses Secretes, welche Kühne (1867) in einem wesentlichen Puncte weiter verfolgte. Den Darmsaft lehrte erst Thiry (1865) in reinem Zustande gewinnen. Noch heute harren wichtige die Darmverdauung betreffende Fragen, namentlich die Function der Galle, ihrer Lösung.

Von umfassenden und fördernden Arbeiten über die gesammte Verdauung sind noch die von Frerichs (1849) und von Bidder & Schmidt (1852) zu nennen.

Die festen und flüssigen Nahrungsmittel werden in das obere Ende des Verdauungscanals, den Mund, aufgenommen, und unterliegen durch mechanische Vorrichtungen im Canal und die chemischen Einflüsse seiner Secrete mannigfachen Veränderungen, welche, ähnlich der Extractbereitung in der Apotheke, in Zerkleinerung und Behandlung mit lösenden und löslich machenden Flüssigkeiten bestehen. Der gewonnene Auszug wird von den Wänden des Canals aufgesogen und dadurch von dem unextrahirbaren Rest, dem Koth, gleichsam abfiltrirt, welcher letztere durch das untere Ende des Canals, den After, ausgeworfen wird. Bei den Pflanzenfressern, deren Nahrung viel schwieriger extrahirbar ist als die der Fleischfresser, ist der Canal viel länger als bei letzteren.

	Verhältniss der	
	Canallänge zur Körperlänge	Canaloberfläche zur Körperoberfläche
Rind (Pflanzenfresser)	21 : 1	3 : 1
Schwein (Omnivor)	15 : 1	?
Katze (Fleischfresser)	4,5 : 1	1,7 : 1

1. Die Vorgänge im Munde.

Das Ergreifen der Nahrung geschieht bei flüssigen Substanzen durch Eingiessen unter Beihülfe des Einsaugens (Trinken), für feste dadurch, dass kleine Stücke hinter Lippen und Zähne gebracht, oder durch die Schneidezähne von einem grösseren Stücke abgeschnitten (abgebissen) werden.

Für gewöhnlich, d. h. bei geschlossenem Munde, wird der Unterkiefer sammt der Zunge vom Luftdruck getragen, so dass es mehr Anstrengung kostet, den Kiefer abgezogen als angezogen zu erhalten; der Mundraum ist vorn durch die Lippen, hinten gegen den Athmungscanal durch das über die Zungenwurzel gespannte Gaumensegel luftdicht abgeschlossen und hat einen negativen Druck von 2—4 mm. Hg (Mezger, Donders).

Zum Saugen mit dem Munde besitzt der Mensch mehrere Hilfsmittel: 1. die Inspiration; dies ist das mächtigste Mittel, mit welchem z. B. Küfer ohne abzusetzen bis 2 Liter in eine Kugelpipette einsaugen und einen Saugdruck von 70 mm. Hg ausüben können (vgl. p. 130); 2. das reine Mundsaugen, dessen Capacität nur bis 82 Ccm. geht, hat dagegen grössere Kraft, bis 100—150 mm. Hg; es ge-

schieht zum Theil durch Herabziehen des Unterkiefers, für gewöhnlich aber nur durch senkrechtes Herabziehen der Zunge. Durch Wiederholung unter Verschlucken der eingetretenen Luft und ventilartigem Schluss der Zunge kann man sogar einen Saugdruck von fast einer Atmosphäre erreichen. (Auerbach.)

Sofort nach dem Ergreifen erfolgt bei festen Bissen die Zerkleinerung, das Kauen. Dasselbe beginnt mit gröblichem Zerschneiden zwischen den messerförmigen Schneidezahnreihen, hierauf folgt eine Zermalmung zwischen den höckrigen Flächen der Back- (Mahl-) Zähne. Bei den pflanzenfressenden Säugethieren sind die Backzähne für das Zermalmen des resistenten Futters meist besonders ausgestattet. Sie haben nicht bloss einen oberflächlichen Schmelzüberzug, sondern sie sind schmelzfaltig, d. h. von vertical gestellten Schmelzfalten ganz durchzogen, so dass die sich stark abnutzenden Kauflächen nach Verbrauch der oberflächlichen Schicht stets Schmelzleisten darbieten; da diese sich langsamer abnutzen als das Zahnbein, so stehen sie über das letztere hervor, und verleihen der Kaufläche eine mühlsteinartige Rauhigkeit. Bei den Omnivoren sind die vorderen Backzähne ähnlich denen der Fleischfresser, die hinteren schmelzfaltig. Die Raubthiere haben keine eigentlichen Mahlflächen an den Backzähnen, sondern die Höcker derselben sind zu scharfen Spitzen entwickelt, welche scheerenartig gegen einander wirken. — Die Eckzähne sind bei vielen Thieren zu weit hervorstehenden spitzen Haken entwickelt, welche oft als Waffe dienen. — Den Wiederkäuern fehlen die oberen Schneidezähne (der Zwischenkiefer hat keine Zahnalveolen), statt derselben wirkt das harte Flotzmaul als Widerlager.

Das Beissen geschieht durch abwechselnde An- und Abziehung des Unterkiefers senkrecht gegen den Oberkiefer, also Drehung des ersteren um eine durch seine beiden Gelenke gehende, horizontale Axe: die Anziehung durch den Masseter, Temporalis und Pterygoideus internus, die Abziehung durch den Digastricus, Mylo- und Geniohyoideus, bei befestigtem Zungenbein (Omo-, Sterno-, Thyreohyoideus, Sternothyreoideus). Zur Zermalmung gehört eine Verschiebung der Gelenkköpfe des Unterkiefers in ihren Gelenkgruben, welche den Unterkiefer gegen den Oberkiefer nach vorn und hinten (sagittal) und nach den Seiten (frontal) verrückt; hierzu dienen besonders die Pterygoidei externi, welche den Unterkiefer nach vorn und bei einseitiger Contraction nach der andern Seite hin ziehen; ferner die oben genannten drei Abzieher des Kiefers, die eine nach hinten ziehende Componente haben.

Im Profil betrachtet bilden die Mahlflächen oder Abnutzungsflächen der Zähn

keine grade Linie, sondern einen Kreisbogen (s. Fig. 19), dessen Fortsetzung durch den vorderen Punct des Gelenkkopfes geht; die Mahlflächen bilden also bei der Sagittalverschiebung eine Art cylindrischer Gelenkfläche, deren Axe frontal durch die Augenhöhlen geht; hierdurch ist erreicht, dass eine Sagittalbewegung mit schleifenden Zähnen möglich ist, ohne mit der Gestalt des Kiefergelenks (Tuberc. articulare) in Widerspruch zu treten (Graf Spee).

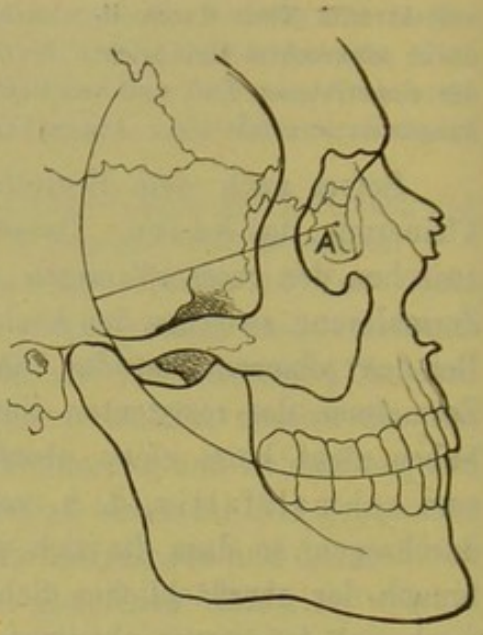


Fig. 19.

Von den beiden Pterygoidei wirkt der externus hauptsächlich verschiebend. Seine Insertion an der Schädelbasis (der Raumwinkel zwischen Tuber maxillae, Proc. pterygoideus und Ala magna des Keilbeins) liegt nicht wesentlich nach oben, dagegen nach innen und vorn von seiner Insertion am Unterkiefer (Grube unter dem Gelenkkopf). Er hat also keine anziehende (beissende) Componente, sondern zieht den Unterkieferrand nach innen (d. h. nach der anderen Seite) und nach vorn, wobei der Kieferkopf und der Gelenkknorpel aus der Gelenkgrube auf das Tuberculum articulare vorrücken. Contrahiren sich beide externi symmetrisch, so heben sich die Züge nach innen auf und es bleibt nur die Vorschiebung übrig. Der Pterygoideus internus hat nur eine schwache einwärts und vorwärts ziehende Componente, und ist wesentlich wie der Masseter (dem er an der Innenseite des Unterkiefers gegenüber liegt) ein Beissmuskel. Die oben erwähnte Vorziehung des Gelenkkopfes auf das Tuberculum articulare geschieht auch beim blossen Oeffnen (Abziehen) des Kiefers, wie man leicht an sich selber fühlen kann. Nur die mässigen Oeffnungsgrade beim Sprechen sind blosse Drehungen um die Gelenkaxe.

Das Hineinschieben des Bissens oder seiner Theile zwischen die Zahnreihen geschieht von aussen her durch die Wangen- und Lippenmuskeln, bes. den Buccinator, von innen her durch die Zunge. Letztere vermag auch, weichere Bissen durch Andrücken und Reiben gegen den harten Gaumen zu zerquetschen.

Die Zunge wird in toto durch den Genioglossus nach unten und etwas nach vorn, durch den Hyoglossus nach unten und hinten, durch den Palato- und Styloglossus nach oben und hinten gezogen. Alle diese Muskeln, sowie der Lingualis durchsetzen den Zungenkörper mit

verticalen, queren und longitudinalen Fasern. Durch Combination ihrer Contractionen kann er die mannigfachsten Formen annehmen: Abplattung durch Contraction der Vertical- und Querfasern, Verkürzung durch Contraction der Längsfasern, nach oben concave Rinne durch Contraction der Quer- und der inneren Verticalfasern, Convexität nach oben durch Contraction der unteren Querfasern, Seitwärtsbiegung der Spitze durch einseitige Contraction der Längsfasern u. s. w.

Die Nerven für den Kauapparat verlaufen im Ram. maxillaris inferior trigemini, bes. seinem oberen Zweig: Crotaphitico-buccinatorius, welcher den Masseter, Temporalis, die Pterygoidei versorgt (der Ram. buccinatorius ist wesentlich sensibel, der M. buccinator wird vom Facialis versorgt); ferner im Facialis und im Hypoglossus wegen der Mitwirkung der Weichtheile. Das Centrum für die Kaubewegungen liegt im Kopfmark.

Durch das Kauen und die gleichzeitige Einspeichelung wird der formbare Brei des Bissens gebildet.

2. Das Schlucken.

Die Beförderung des Inhalts vom Munde in den Magen, welche bei Flüssigkeiten meist unmittelbar mit dem Trinken verbunden ist, bei festen Substanzen die gekauten Bissen betrifft, heisst Schlucken oder Schlingen. Es hat den Character der zur Fortbewegung in Canälen sehr allgemein verwendeten Peristaltik, d. h. fortschreitende Schnürung durch die Wandmusculatur; im Munde und Rachen ist jedoch, wegen der complicirten Gestalt, der Vorgang weniger einfach als im Darme. Der Bissen wird zunächst auf dem vorderen Theil der Zunge, welche eine nach oben concave Rinne bildet, durch eine von vorn nach hinten fortschreitende Anpressung derselben an den harten Gaumen vorgeschoben und gelangt hinter den vorderen Gaumenbogen. Zugleich nähert sich die Zungenwurzel durch die Hebung des ganzen Mundbodens und des Zungenbeins (s. unten) dem Gaumensegel, und durch Contraction der Musc. palatoglossi schliessen die vorderen Gaumenbogen fest der Zunge an, wodurch der Bissen von der Mundhöhle abgesperrt ist. Der weiche Gaumen bildet aber in diesem Moment, indem er sich hebt, auch nach oben einen dichten Abschluss gegen das Cavum pharyngonasale und die Nasenhöhle; die hinteren Gaumenbögen sind dabei einander stark genähert (Mm. pharyngopalatini), würden aber doch wohl nicht zum Abschluss und zum Anschluss des Velum an die hintere Rachenwand ausreichen, wenn nicht letztere dem Velum in Gestalt eines queren Wulstes entgegenkäme

(durch Contraction des Constrictor pharyngis superior, Passavant). Die Hebung des Segels geschieht durch Contraction des Levator und Circumflexus palati. Die mächtigste Schluckaction aber besteht in der Hebung des Kehlkopfs: Zungenbein und Kehlkopf werden einander genähert (Thyreohyoideus) und beide stark nach vorn und oben gezogen (Genio- und Mylohyoideus, Digastricus anterior; der Unterkiefer, welcher durch die Kaumuskeln angezogen ist, bildet den festen Halt); auch den Pharynx ziehen der Stylo- und Salpingopharyngeus nach oben; hierdurch wird die Zungenwurzel nach hinten umgebogen und sammt der Epiglottis auf den Kehlkopfeingang gedrückt, so dass der Bissen auch in den Kehlkopf nicht eindringen kann, sondern der fortschreitenden Schnürung durch die Constrictores pharyngis folgend keinen anderen Weg als in den Oesophagus hat. Beim Vorübergang an der schleimdrüsenreichen Gegend der Tonsillen wird er mit Schleim überzogen und dadurch seine Fortbewegung erleichtert.

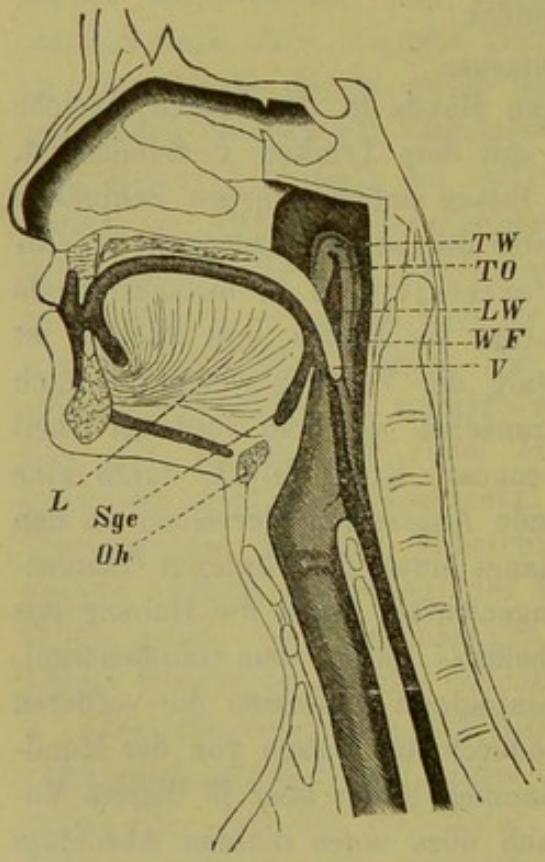


Fig. 20.

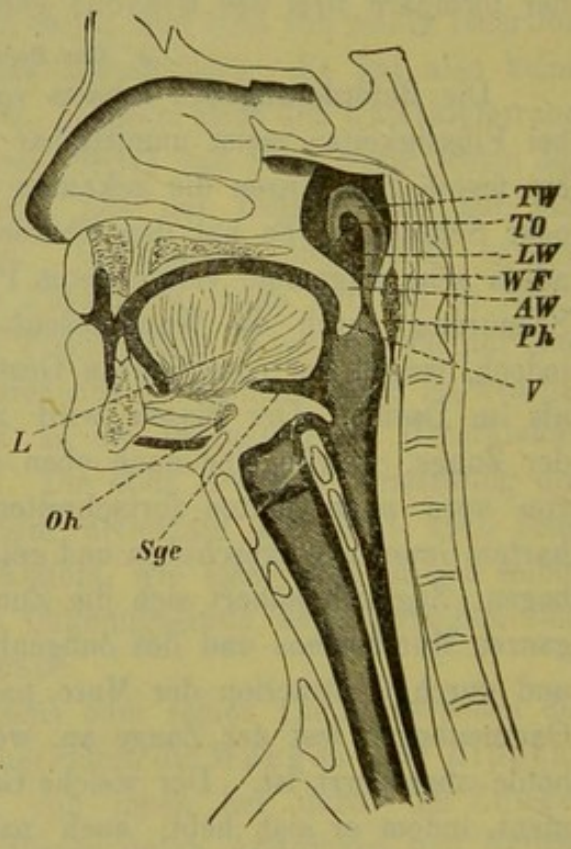


Fig. 21.

L Lingua, V Velum palati, Oh Os hyoideum, Sge Sinus glossoepiglotticus, TO Tubenostium. TW Tubenwulst, WF Wulstfalte, LW Levatorwulst, AW Azygoswulst.

Figur 20 und 21 (nach Henke, Zaufal und S. Mayer) stellen die Ruhe- und die hauptsächlichste Schlingstellung des Pharynx dar. In Fig. 21 sieht man die Vorziehung der Zungenwurzel, den Schluss des Kehlkopfes, die Hebung des Gau-

mensegels, und die Bildung des Passavant'schen Wulstes. Bei der Hebung des Segels findet auch Oeffnung der Tuba Eustachii unter Veränderungen der von der Tubenöffnung ausgehenden Schleimhautwülste und Falten statt (Zaufal), auf welche die Figur hindeutet. (Näheres s. beim Gehörorgan). Ganz genau ist der Mechanismus des Segelabschlusses nach oben und der betheiligten Muskeln übrigens noch immer nicht festgestellt.

Auch bei fehlender Epiglottis kann die Zungenwurzel den Kehlkopfeingang, wenn auch weniger sicher, schliessen. Die Tasche zwischen Zungenwurzel und Epiglottis ist beim Schlucken so vollkommen geschlossen, dass von verschluckten (gefärbten) Flüssigkeiten nichts eindringt (Schiff).

Die Bewegung durch den Oesophagus kann auf zwei Arten vor sich gehen: a) für Flüssigkeiten wesentlich passiv, indem die Contraction des Schlundkopfs den »Schluck« durch den Schlund bis in den Magen spritzt (Kronecker mit Falk und Meltzer); b) für feste Bissen activ durch die Peristaltik der Wandmusculatur, welche im oberen Drittel quergestreift, in den unteren zwei Dritteln glatt ist. Diese Peristaltik, welche auch beim Verschlucken von Flüssigkeiten der Durchspritzung nachfolgt, erfolgt mit so grosser Kraft, dass Hunde hölzerne Kugeln verschlucken können, welche durch Faden und Rolle mit 250—450 Grm. belastet sind (Mosso).

Der erstere Bewegungsmodus ist viel schneller als der letztere, wie man durch Einführung einer Schlundsonde constatiren kann, deren unteres Ende eine nachgiebige Stelle hat, und welche mit einem Pantographen verbunden ist; beim Verschlucken von Wasser sieht man dann zwei Markirungen auftreten: die erste, welche fast gleichzeitig mit der (auf ähnliche Weise registrirten) Contraction des Pharynx auftritt, rührt von der directen Hinabpressung, die zweite, etwa 7 Secunden spätere, von der anlangenden peristaltischen Welle her. Folgen mehrere Schlucke rasch hintereinander, so tritt das peristaltische Schlucken (Nachschlucken) erst nach dem letzten ein (Meltzer). Ueber das Verhalten der Cardia s. beim Magen.

Innervation des Schluckens.

Die Schluckbewegung ist eine geordnete Reflexbewegung, welche durch Berührung der Zunge, des Gaumensegels und seiner Umgebung, auch der Kehlkopfschleimhaut, ausgelöst wird, hauptsächlich durch den Bissen selbst; das sog. Leerschlucken ist nur ein Verschlucken von Speichel und wird nach Erschöpfung des Speichelvorraths unmöglich. Auf Berührung des Zungenrückens nimmt die Zunge sofort die Löffelform an (Wassilieff). Im Oesophagus pflanzt sich die Contractionswelle auch über unterbundene oder excidirte Schlundstellen hinweg fort, ein Beweis, dass die Coordination im Centralorgan und

nicht durch den Zusammenhang des Rohres selbst bedingt ist (Mosso). Die Fortpflanzung erfolgt im oberen, quergestreiften Abschnitt schneller als im unteren (Kronecker & Meltzer).

Nach neueren Angaben (Kronecker & Meltzer) soll sogar die Pharynxcontraction nicht dem eigentlichen Schlucken, sondern wie die Schlundcontraction dem Nachschlucken angehören, und der ganze Schluckact in fünf Tempo's zerfallen: 1. Contraction der Mylohyoidei und Hyoglossi (eigentlicher Schluckvorgang, welcher hinreicht, den Mundinhalt bis in den Magen zu spritzen; alles folgende ist Nachräumung), 2. Contraction der Schlundkopfschnürer, 3. Contraction des obersten, ganz quergestreiften Schlundabschnittes (Halstheil), 4. die des mittleren gemischten, 5. die des untersten glatten Abschnitts. Die Intervalle zwischen diesen Acten werden immer grösser. In jedem der genannten drei Schlundabschnitte soll die Contraction auf einmal in seiner ganzen Länge auftreten. Es müssten also auch ebensoviel besondere Innervationscentra existiren.

Die beim Schlucken betheiligten motorischen Nerven sind: der Hypoglossus für die Zunge, Plexus pharyngeus (gebildet vom Glossopharyngeus, Vagus-Accessorius und Sympathicus) für den Rachen, und Vagus für den Oesophagus. Der Tensor palati mollis und der Mylohyoideus werden ausserdem vom Trigeminus versorgt. Die sensiblen Fasern, welche reflectorisch das Schlingen einleiten, liegen in den Gaumenzweigen des Trigeminus, besonders aber im R. laryngeus sup. vagi (Bidder), zuweilen auch im Recurrens. Das Reflexcentrum liegt im Kopfmark (nach Marckwald beim Kaninchen oberhalb der Spitzen der Alae cinereae).

Ausser den oben angeführten Schlucken auslösenden Nerven existiren höchst wahrscheinlich auch hemmende. Hierauf deutet das oben erwähnte Verhalten des Nachschluckens bei einer Reihe von Schlucken; jeder Anfangsschluckact bewirkt ein Nachschlucken, unterdrückt aber dasselbe, wenn es durch einen vorgängigen Anfangsschluckact ausgelöst war. Die betr. Hemmungsnerven liegen hauptsächlich im Glossopharyngeus, dessen centrale Reizung den Schluckact unmöglich macht, während seine Durchschneidung eine anhaltende krampfhafte Schlundcontraction nach sich zieht (Kronecker & Meltzer).

Nach Durchschneidung der Vagi geräth der untere Schlundabschnitt in anhaltende Contraction (Bernard). Die hierdurch nachgewiesene Hemmungswirkung scheint aber anderer Natur zu sein als die soeben erwähnte, da bei Fröschen auch Zerstörung der Medulla oblongata wie Durchschneidung der Vagi wirkt (Goltz). Es müsste sich also um eine peripherische Hemmung der automatischen Contractionen des glattmuskeligen Schlundantheils handeln. Bei manchen Thieren ist beständiges Muskelspiel des Schlundes beobachtet (Magendie u. A.).

Die reflectorisch vom Laryngeus sup. ausgelösten Schluckbewegungen sind stets von Athembewegung begleitet, auch wenn im Uebrigen aus irgend welchem Grunde Athmungsstillstand herrscht; das Schluck- und Athmungscentrum scheinen also eine innige Beziehung zu besitzen (Steiner, Marckwald).

Während des Schluckacts ist die Pulsfrequenz zuerst beschleunigt, dann verlangsamt, der Blutdruck herabgesetzt (Meltzer).

3. Die Vorgänge im Magen.

a. Mechanische Vorgänge.

Der Magen ist an seinen beiden Oeffnungen, Cardia und Pylorus, für gewöhnlich durch die sphincterartigen Ringmuskelverdickungen geschlossen. Die Cardia öffnet sich bei jedem Schlucken (und zwar am Schlusse der peristaltischen Contraction, so dass die nur hinabgepressten Massen einige Zeit über der Cardia liegen bleiben müssten, Kronecker & Meltzer). Der Pylorus öffnet sich ab und zu, um eine Inhaltsportion in den Darm zu lassen. Während der Verdauung macht der Magen Bewegungen, welche wahrscheinlich sowohl das Durchkneten des Inhalts mit dem Magensaft als die Entleerung durch den Pylorus bewirken. Am Menschen sind dieselben nur höchst unvollkommen bei Magenfisteln beobachtet (Beaumont); sie fehlen während des Schlafes (Busch). Am Hunde (Rossbach; Hofmeister & Schütz) bewegt sich am lebhaftesten der an den Pförtner angrenzende Abschnitt (Antrum pylori), welcher durch eine seichte Einschnürung vom übrigen Magen gesondert ist. Von dieser Einschnürungsstelle (Sphincter antri) laufen bei gefülltem Magen Contractionswellen gegen den Pylorus ab; auch umgekehrte Wellen, welche vielleicht festere Stücke in den Fundus zurückbefördern, sind beobachtet. Der Hauptheil des Magens ist nur mässig um den Inhalt zusammengezogen oder in schwacher Bewegung. Der leere Magen ist völlig ruhig. Im gefüllten Zustande des Magens drängt sich die sonst nach unten gerichtete grosse Curvatur nach vorn, durch eine passive Drehung des Magens um die durch die festen Punkte Cardia und Pylorus bedingte Axe. Verschluckte oder im Mageninhalt entwickte Gase treten zum Theil durch die am höchsten gelegene Cardia wieder aus.

Der Verschluss des Pylorus ist während des grössten Theils der Magenverdauung sehr fest; erst gegen Ende lockert er sich, so dass die Contractionen des Antrum flüssigen Inhalt in das Duodenum spritzen können; feste Theile werden anscheinend in den Fundus zurückgetrieben. Im nüchternen Magen ist der Pylorusverschluss locker. Kaltes Wasser öffnet rasch den Pylorus und stürzt in den Darm (Rossbach).

Ueber die Innervation der Magenbewegungen ist nur bekannt, dass Reizung der Vagi Magen- und Pyloruscontractionen hervorbringt (nicht ganz constant), und Durchschneidung derselben die Fortbewegung der Speisen aus dem Magen erheblich beeinträchtigt. Auch dem Sympathicus wird ein Einfluss zugeschrieben. Ob diese Nerven die

normalen Bewegungen bewirken oder diese nur reguliren, während sie durch Nahecentra unterhalten werden, ist unbekannt. Viele neuere Angaben bedürfen der Bestätigung.

Beim Frosche werden nicht bloss die Schlund-, sondern auch die Magenbewegungen nach Durchschneidung der Vagi oder Zerstörung der Cerebrospinalorgane sehr lebhaft, so dass ein mittels der Vagi ausgeübter Hemmungseinfluss anzunehmen ist (Goltz, vgl. p. 186).

Beim Kaninchen treten auf Verschluss der Arteria coeliaca rhythmische Contractionen der Cardia ein, welche durch Vagusreizung gehemmt werden (Openchowsky). Aehnliche Contractionen sind auch am Pylorus beobachtet; durch Reizung des Splanchnicus werden sie gehemmt (Oser, Dobbert, Pawlow). Der feste Verschluss des Pylorus ist ohne Zweifel Reflex vom Magen aus. Die active Oeffnung wird durch Vagusdurchschneidung beseitigt (Rossbach).

Das Erbrechen ist eine durch Magenreizung (Ueberfüllung, ätzende Substanzen, abnorme Verdauungsproducte) oder gewisse Gifte, welche auch bei Einführung ins Blut wirken, (Brechmittel) hervorgerufene, von Ekelgefühl eingeleitete Entleerung des Magens nach oben. Es findet um so leichter statt, je mehr der Magen nur eine longitudinale Darmerweiterung (wie bei Fischen und Amphibien) darstellt; die Querstellung des Magens, namentlich aber starke Entwicklung des Fundus, erschwert es; deshalb brechen Raubthiere leichter als Pflanzenfresser, Kinder leichter als Erwachsene; Vögel erbrechen nur aus dem Kropf. Bei Fischen und Amphibien reicht die Magenbewegung zum Erbrechen aus (Mellinger), bei Säugethieren muss die Bauchpresse mitwirken (Magendie), jedoch kann letztere allein kein Erbrechen machen, sondern es ist active Betheiligung des Magens, namentlich Oeffnung der Cardia, nöthig (Schiff); Ansaugung durch den Thorax wirkt unterstützend (Lüttich). — Das Centralorgan für den Brechact ist dem Respirationscentrum nahe verwandt (Hermann); Brechmittel verhindern das Zustandekommen der Apnoe (vgl. p. 132), und ebenso verhindert starke künstliche Respiration das Zustandekommen des Brechacts; das Brechmittel scheint also das Respirationscentrum stark zu erregen (Hermann & Grimm); diese Erregung ist auch bei Injection des Brechmittels in das Blut meist eine Wirkung centripetaler Nerven (Hermann mit Kleimann & Simonowitsch), doch giebt es anscheinend auch central wirkende Brechmittel, besonders Apomorphin. — Sehr ähnlich der Mechanik des Brechacts ist die der Ructus (Lüttich).

Manche Thiere haben accessorische Schlund- und Magengebilde, in welchen die Zerkleinerungsarbeit oder die Einwirkung des Speichels

fortgesetzt wird. Zu ersteren gehört der Kaumagen der Käfer, das Magengerüst der Krebse und der Muskelmagen der Vögel, zu den letzteren der Kropf der Vögel und die Vormägen der Wiederkäuer. Bei letzteren gelangt nur flüssiges oder feinbreiiges (wiedergekautes) Futter direct an das wirkliche Ende des Oesophagus, in den Blättermagen (Psalter) und den eigentlichen Drüsenmagen (Labmagen), während das grobe, nur oberflächlich durchgekaute Futter die Lefzen einer Spalte im unteren Oesophagustheil auseinander drängt und in die drüsenlosen Säcke des Netzmagens (Haube) und des Wanstes (Pansen) fällt, um hier mit Speichel digerirt und portionsweise durch einen noch dunklen Mechanismus zum Wiederkäuen wieder in das Maul befördert zu werden. Der ganze Vorgang des Futteraufsteigens und des Wiederkäuens ist reflectorischer Natur, denn er tritt auch in tiefer Narcose ein, wenn der Wanst oder der Netzmagen gereizt werden (Luchsinger). Der ganze Mechanismus scheint dem des Erbrechens sehr nahe zu stehen.

Die accessorischen Mägen sind in der Regel drüsenlos. Dagegen hat der Muskelmagen der Vögel Drüsen, deren Secret jedoch zu einem hornigen Ueberzuge erhärtet, welcher lediglich mechanische Bedeutung besitzt. Der Kropf vieler Vögel ist reich an Drüsen, welche ein verdauendes Secret liefern.

b. Verdauungsvorgänge.

Im Magen findet hauptsächlich die Einwirkung des Speichels und des Magensaftes auf die verschluckte Nahrung statt. Diese Wirkungen sind theils am Mageninhalt selbst, bei pathologischen oder künstlichen Magenfisteln, theils durch künstliche Verdauungsversuche mit Speichel, Magensaft oder sauren Aufgüssen von Magenschleimhaut (p. 148) beobachtet. Sie bestehen in Folgendem:

1. Lösliche Nahrungsbestandtheile (Zucker, Salze etc.) werden gelöst; von stark saurem Magensaft können auch Knochenerden gelöst werden.

2. Das Ptyalin des verschluckten Speichels (bei manchen Thieren auch das Secret der Cardialdrüsen, p. 147) verwandelt die Stärke, besonders die gequollene (Kleister), in Zucker. (Näheres p. 23). Die Wirkung des Speichels wird mit zunehmender Temperatur schneller; die im Magen herrschende Körpertemperatur ist am günstigsten. Schwach saure Reaction ist nicht allein unschädlich, sondern sogar förderlich, stärker saure (über 0,07 pCt. Salzsäure, Ewald & Boas) dagegen hindernd; der Peptongehalt befördert die Zuckerbildung (Ellenberger & Hofmeister, Nylén, Chittenden & Ely).

3. Der saure Magensaft löst durch sein Pepsin unlös-

liche oder geronnene Eiweisskörper bei Körpertemperatur auf. Die Lösungen, sowie das schon gelöst zugeführte Eiweiss, werden weiterhin chemisch verändert; das Eiweiss wird zunächst durch Neutralisation fällbar, d. h. in ein Säurealbuminat (Syntonin) verwandelt; endlich verliert es diese Fällbarkeit, sowie die durch eine Anzahl Metallsalze, durch Alkohol, und die Coagulirbarkeit durch Hitze und Mineralsäuren. Es wird dünnflüssig und leicht durch thierische Membranen dringend. In diesem Zustande heisst das modificirte Eiweiss Pepton.

Die Auflösung geschieht bei Casein und Fibrinflocken am leichtesten, schwerer bei Muskelfasern, am schwersten bei Albumin, gleichgültig ob gekocht oder gelöst. — Der günstigste Säuregrad ist derjenige, welcher für sich allein am schnellsten aufquellend wirkt; die Quellung ist für die Pepsinverdauung wesentlich; mechanische Behinderung durch Umschnüren hindert auch letztere; der günstigste Säuregrad für Fibrin ist 0,86—0,88 p. mille HCl (Brücke). Statt der Salzsäure wirken auch andere Säuren, aber langsamer. Wiederauswaschen der Säure verhindert die Pepsinwirkung (Ellenberger & Hofmeister). — Die Pepsinmenge beschleunigt die Verdauung bis zu einem gewissen Maximum. — Die günstigste Temperatur liegt bei 35—50°, doch findet Verdauung noch zwischen 10 und 60° statt, bei Kaltblütern zwischen 0 und über 40° (Optimum für den Hecht 20°). Durch Erhitzen über 60° wird das Ferment zerstört (trocken verträgt es weit über 100°). — Das Pepsin wird bei der Verdauung nicht verbraucht, sondern kann bei Zusatz neuer Säure immer neue Fibrinmengen verdauen.

Sowohl die Speichel- wie die Magensaftwirkung ist mit Wärmeentwicklung verbunden (Maly).

Die Fortschritte der Pepsinwirkung werden am genauesten durch sog. Pepsinproben festgestellt, z. B. durch Vergleichung der Rückstände des festen Stoffes vor- und nachher (Bidder & Schmidt), durch Bestimmung der durch ein Filter, welches das Verdauungsgemisch enthält, abtropfenden Lösungsmengen (Grünhagen), durch Tinction des Eiweissstoffes und Beobachtung des Farbstoffübergangs in die Lösung (Grützner).

Das Pepton ist kein einheitlicher Körper. So liefern z. B. die beiden Componenten des Albumins (p. 38) zwei verschiedene Peptone, das „Hemipepton“ und das „Antipepton“, von denen nur das erstere durch Trypsin in Leucin und Tyrosin verwandelt wird (Kühne & Chittenden). Nur ein Theil des Peptons (das sog. „Alkophyr“, Brücke) ist in Alkohol löslich und giebt die sog. Biuretreaction (p. 36) — Zwischen dem Säurealbuminat und dem Pepton wird neuerdings noch ein Zwischenproduct unterschieden, das Propepton oder Hemialbumose (Schmidt-

Mühlheim, Kühne, Salkowski), welches noch einige Eiweissreactionen giebt, die dem Pepton fehlen, z. B. durch Salpetersäure in der Kälte fällbar ist.

4. Der saure Magensaft löst durch das Pepsin auch Leim und leimgebendes Gewebe auf, und verwandelt sie in einen nicht gelatinirenden, leicht diffundirenden Körper (Leimpepton). Diese Umwandlung geschieht viel schneller als die sonst ähnliche durch die Säure allein. Auch Elastin wird, wenn auch schwierig, gelöst (Etzinger, Horbaczewski).

5. Der Magensaft bringt, gleichgültig, ob sauer oder neutralisirt, Milch zur Coagulation; das gefällte Casein wird dann wie jeder Eiweisskörper verdaut und peptonisirt. Die fällende Substanz ist ein besonderes Ferment, das Labferment (p. 147).

6. Trauben- und Milchzucker werden durch Magensaft (durch ein besonderes, noch nicht isolirtes Ferment, Hammarsten) in Milchsäure verwandelt (was aber zu langsam geschieht, um für die Milchcoagulation in Frage zu kommen). Rohrzucker wird invertirt (Leube).

7. Cellulose, namentlich die jüngeren und weicheren Formen, wird im Magen von Pflanzenfressern, namentlich im Pansen der Wiederkäuer, aufgelöst (Hofmeister); das Product ist noch nicht bekannt.

8. Fette werden zu einem kleinen Theil schon im Magen hydrolytisch gespalten (Cash, Ogata); in grösserem Umfange geschieht dies erst im Darm (s. unten).

Die Fermente des Speichels und Magensaftes sind wahre Enzyme (p. 40) und werden daher durch Carbolsäure, Salicylsäure, arsenige Säure in ihrer Wirkung nicht gestört. Die meistens auf Organismen beruhenden Gährungs- und Fäulnissprocesse werden im Gegentheil durch den Magensaft, anscheinend durch dessen Säure, unterbrochen. Jedoch werden einige mehr nebensächliche der oben genannten Processe, namentlich die Zucker- und Celluloseverdauung, von Einigen organisirten Fermenten zugeschrieben.

Die Selbstverdauung des Magens wird nach den Einen durch die Resistenz seines Epithels (Keratin ist nicht verdaulich), nach Anderen durch das circulirende alkalische Blut verhindert; necrotische Schleimhautstellen sind der Verdauung zugänglich, welche schliesslich die ganze Wand durchbohrt (sog. rundes Magengeschwür).

Dass das Bein eines lebenden Frosches in Magensaft verdaut wird (Frenzel), spricht nicht gegen die zweite Erklärung, da der Frosch relativ blutarm ist; wird die Milz bei erhaltener Circulation in den Magen des gleichen Thieres invaginirt, so wird sie nicht verdaut (Viola & Gaspardi).

Ueber die Dauer des Verbleibens im Magen existiren keine brauchbaren Bestimmungen; anscheinend verlassen die flüssigen Inhaltstheile den Magen schneller (p. 187), und der Nutzen der Milchcoagulation würde sich auf diese Weise erklären. Ob die Aufenthaltszeit zur Peptonisirung des Eiweisses hinreicht, ist unbekannt. Neben der Verdauung findet ohne Zweifel, und selbst nachweisbar, auch Aufsaugung durch die sehr reichen Blut- und Lymphgefässe der Magenwand statt. Der in den Darm tretende saure, meist dünne Brei heisst Chymus; doch treten auch feste Stücke über.

4. Die Vorgänge im Darm.

a. Mechanische Vorgänge.

Die peristaltische Darmbewegung, welche bei Warmblütern nach Eröffnung der Bauchhöhle sehr lebhaft ist, besorgt das Durchkneten und die Fortschiebung des Inhaltes; sie ist am Dünndarm bedeutend lebhafter als am Dickdarm, und besteht hauptsächlich in localen ringförmigen Einschnürungen, welche wellenförmig, normal anscheinend stets in der Richtung zum After, fortschreiten. Dabei verlagern sich die Darmschlingen gegen einander, kriechen gleichsam über einander hinweg, werden jedoch durch ihre mesenteriale Anheftung an Verschlingung gehindert. Die fortschiebende Wirkung auf den Inhalt soll durch eine klappenförmige Anordnung der queren Schleimhautfalten des Dünndarms in richtiger Richtung erhalten werden; sicherer ist, dass die grosse Falte an der Mündung des Dünndarms in das Coecum (die Valvula Bauhini) dem Inhalt den Rücktritt aus letzterem in ersteren versperrt. Die speciellere Bedeutung des Coecums, welches besonders bei Pflanzenfressern zu mächtiger Länge entwickelt ist, ist unbekannt, ebenso die des Wurmanhangs. In den Haustra coli bleibt der Darminhalt lange liegen, und verwandelt sich in Koth.

Die Beobachtung der natürlichen Darmbewegung ist mit grossen Schwierigkeiten verbunden. Die Eröffnung der Bauchhöhle wirkt stark verändernd ein, durch Abkühlung und Luftreiz; die gewöhnliche Ansicht, dass sie die Bewegung verstärkt, wird neuerdings bestritten, es soll vielmehr Hemmung vorherrschen (Pal). Um diese Störungen auszuschliessen, wird vielfach die Eröffnung im warmen Kochsalzbade (0,6 pCt.) vorgenommen, oder die Bauchhöhle mit der Lösung angefüllt (Sanders-Ezn u. A.), oder wenigstens der Peritonealsack uneröffnet gelassen. Bei sog. Bauchbrüchen kann man zuweilen den Darm durch die blosse Hautdecke ziemlich direct beobachten. Ein anderes Beobachtungsmittel (für Thiere) ist die Einführung geeigneter Körper in Vella'sche Fisteln (p. 155), oder in das obere Darmende vom Magen aus; durch angehängte Fäden kann man die Fortbewegung beobachten. Sind diese Körper elastische Ballons und ist statt des Fadens ein

Kautschukschlauch angeschlossen (zur Verhütung der Dehnung enthält derselbe einen Bindfaden), so kann man die Darmcontractionen registriren, ferner durch Einspritzungen in den Schlauch den Darm absperren u. dgl. (Tappeiner).

Obwohl normal antiperistaltische Bewegungen niemals vorkommen, werden solche zur Erklärung pathologischer Vorkommnisse, besonders des Kothbrechens bei Darmverschluss, von Einigen angenommen. Einfacher Darmverschluss macht übrigens, trotz starker Stauung im oberhalb angrenzenden Abschnitt, die Erscheinung nicht, es müssen Reizzustände an der Verschlussstelle hinzukommen (Kirstein). Ob ein ausgeschnittenes und in umgekehrter Anordnung wieder eingenähtes längeres Darmstück durch antiperistaltische Inhaltsbeförderung die Darmfunction unterhalten kann, ist noch zweifelhaft.

Die Geschwindigkeit der peristaltischen Fortbewegung des Inhalts (im Dünndarm) ist an Vella'schen Fisteln gemessen worden (Fubini, Cash, Hess); sie beträgt im nüchternen Zustande 6—30, nach dem Fressen dagegen oder bei eingeführten Fremdkörpern 60—120 cm. pro Stunde. Die Kraft, mit welcher eingeführte Körper fortbewegt oder festgehalten werden, wird sehr verschieden angegeben (5—10 grm., Fubini, Cash; bis 228 grm., Hess).

Ein Einblick in das Zustandekommen der Darmperistaltik ist noch nicht möglich, und die Ergebnisse directer Reizversuche und dgl. theils streitig, theils nicht zu Schlüssen verwerthbar, da ausser der Musculatur selbst, deren beide Schichten sogar in gewissem Sinne antagonistisch wirken, auch zahlreiche nervöse Elemente vom Reize getroffen werden. Die Muscularis selbst reagirt in gewöhnlicher Weise nach Art der glatten Musculaturen auf electrische, mechanische und andere Reize (vgl. Cap. VII.), und kann die Contraction auch in sich weiterleiten. Trotzdem geschieht dies nur in sehr beschränktem Massstabe und unmöglich kann die Peristaltik auf musculärer Leitung beruhen, da sie stets nur in Einer Richtung sich fortpflanzt. Die Peristaltik beruht also unzweifelhaft auf der Innervation des Darms, jedoch ist sie von den von aussen zutretenden Nerven in sofern unabhängig, als weder die Durchschneidung der mesenterialen Nervenfäden noch Ausschneiden ganzer Darmstücke deren Peristaltik ganz aufhebt. Man nimmt daher an, dass, wie am Herzen, die Darmbewegung von eigenen Centren der Darmwand unterhalten wird, und die zutretenden Nerven nur regulatorisch eingreifen. In ersterer Hinsicht werden die gangliösen Plexus der Muscularis (Plexus myentericus, zwischen Längs- und Ringfaserschicht, Auerbach) und der Submucosa (Plexus submucosus Meissner) angesprochen. Von den zutretenden Nerven wirken verstärkend oder beschleunigend Reizung des Vagus (nicht immer, s. unten), des Plexus coeliacus und mesentericus, des Grenzstrangs, der vorderen Spinalwurzeln etwa vom 6. Brustwirbel bis zu den Sacral-

nerven, und der verschiedensten Theile des Rückenmarks und Gehirns bis zur Grosshirnrinde, hemmend Reizung des Splanchnicus (Pflüger).

Die Darmbewegungen werden durch Sättigung des Blutes mit Sauerstoff aufgehoben, durch Erstickung und Aortencompression (Schiff) verstärkt und sind wahrscheinlich deshalb unmittelbar nach dem Tode sehr kräftig; der sie auslösende Reiz scheint also ähnlich wie beim Athmungscentrum durch die Venosität des Blutes in den Darmgefässen bedingt zu sein (S. Mayer & v. Basch). Bei Durchleitung warmer indifferenter Flüssigkeiten durch die Gefässe bleiben ausgeschnittene Darmstücke in Ruhe, beim Aufhören der Durchströmung treten periodische Contractionen ein; hiernach ist anzunehmen, dass der Darm selber erregende Stoffe producirt, deren Beseitigung Ruhe macht (Salvioli). Gewisse Erscheinungen deuten ferner darauf, dass die Darminnervation in complicirten Reflexen besteht. So ist z. B. das Duodenum in Ruhe, so lange der Pylorus geschlossen ist, und bewegt sich stark kurz vor dessen Oeffnung, also nicht durch den übertretenden Inhalt; dies deutet auf Hemmung und Erregung vom Magen aus (Rossbach).

Der Splanchnicus ist zugleich der vasomotorische Nerv des Darms (p. 98); seine Reizung bewirkt also eine Verminderung des Blutzuflusses, welche möglicherweise die Hemmung der peristaltischen Bewegungen durch Abhaltung von im Blute enthaltenen Reizen erklären könnte (v. Basch); jedoch wirkt schwache Splanchnicusreizung hemmend, ohne die Gefässe zu verengen (van Braam-Houckgeest). — Die Wirksamkeit der Vagusreizung wird bestritten, oder von Magencontractionen abgeleitet, welche Mageninhalt in den Darm treiben (van Braam-Houckgeest). Wahrscheinlicher ist, dass die Unregelmässigkeit der Vaguswirkung von der Mitreizung in ihm enthaltener Hemmungsfasern herrührt (Bechterew & Mislawski; nach diesen Autoren enthält umgekehrt der Splanchnicus auch excitirende Fasern). Auch anderweite Hemmungswirkungen auf den Darm, z. B. Bloslegung (p. 192), Opiumwirkung soll die Vagusreizung unwirksam machen (Pal & Berggrün). Nach Ehrmann soll der Vagus die Ringfasern erregen, die Längsfasern hemmen, der Splanchnicus umgekehrt die Längsfasern erregen und die Ringfasern hemmen.

Von den vielen beobachteten Einflüssen auf die Darmbewegung soll hier Folgendes erwähnt werden. 1) Im Hungerzustande und während der Nacht ist der Darm in Ruhe, Mahlzeiten rufen nach kurzer Zeit (¼ Stunde) Bewegungen hervor, besonders Genuss kalten Wassers (Cash, Rossbach). 2) Abkühlung des Körpers oder Darms vermindert die Bewegung, unter 19° (nach Andern 7°) hört sie auf. Erwärmung wirkt verstärkend, jedoch bei 39° (für Kaninchen) hemmend: dass Hemmung und nicht Lähmung die Ursache ist, wird daraus geschlossen, dass bei 42,5° wieder Bewegung eintritt (Bókai). 3) Viele Substanzen wirken ebenfalls stark ein, sowohl vom Darmlumen als auch von der äusseren Darmfläche aus. Nicotin macht starke Contractionen und tetanischen Krampf, auch dann wenn es in eine Darmarterie eingeführt wird. Atropin wirkt umgekehrt lähmend. Feste

Kalisalze bewirken örtlich beschränkte, Natronsalze ausgebreitetere Contraction (Nothnagel). Beschleunigend wirken auch gewisse normale Bestandtheile des Darminhalts, namentlich die Galle (Rubini) und die Darmgase (Bókai). Ueber Abführmittel s. unten p. 200. Eine Aufklärung über die Wirkungsweise dieser Agentien (ob musculär, nervös, direct, reflectorisch) ist noch nicht erreicht.

b. Verdauungsvorgänge.

Die Beobachtung der Darmverdauung geschieht, abgesehen von Versuchen mit den Darmsecreten und Extracten (p. 155), also durch künstliche Darmverdauung, hauptsächlich durch Benutzung von Darmfisteln am Menschen (liegt die Fistel im Bereich des Dickdarms, so nennt man sie widernatürlichen After) aus welchen man Darminhalt entnehmen und in die man zu verdauende Körper in Tüllsäckchen einführen und wieder herausziehen kann; liegt die Fistel weit unten, so kann man sie zur Injection von Substanzen benutzen, deren Veränderungen am Koth untersucht werden.

Im Darm kommt der saure Chymus mit durchweg alkalischen Secreten in Berührung, nämlich mit Galle und Pancreassaft im Duodenum, mit Darmsaft im ganzen Darm. Dies muss zunächst eine Umwandlung der Reaction zur Folge haben, welche in der Mitte des Dünndarms meist vollendet ist. Von Verdauungsvorgängen ist Folgendes bekannt:

1. Die Galle, welche den Darminhalt gelb färbt, unterbricht zunächst die weitere Wirkung des noch vorhandenen Pepsins (Bernard), anscheinend durch Bildung eines Niederschlages aus Eiweiss- und Gallenbestandtheilen, welcher das Pepsin mit niederreisst (p. 40), und ausserdem durch Verhinderung der zur Magenverdauung erforderlichen Quellung (p. 190) (Brücke, Hammarsten). Die viel untersuchte Ursache jener Fällung ist noch nicht genügend festgestellt. Auch Eiweiss wird durch Galle gefällt, namentlich durch Taurocholsäure. Dagegen werden die Peptone nicht gefällt; der durch Gallensäuren entstehende Niederschlag besteht lediglich aus den Gallensäuren selbst (Maly & Emich). Im Magen des Hundes wird durch mit der Schlundsonde eingeführte oder aus einer Magengallenblasenfistel eintretende Galle die Verdauung nicht gestört (Dastre, Oddi).

Die Bedeutung dieser Wirkungen der Galle ist noch völlig unbekannt. Ebensowenig kann damit die Rolle der Galle im Darm erschöpft sein. Ihre verdauenden Wirkungen (Zuckerbildung aus Stärke bei einzelnen Thieren) sind höchst unbedeutend. Ueber antiputride Wirkungen der Galle s. unten, über Beziehungen zur Aufsaugung p. 203.

2. Der Bauchspeichel (sowie die alkalischen Extracte des Pancreas, vgl. p. 154) hat folgende verdauenden Einwirkungen:

a) Gequollene Stärke wird durch ein sehr kräftiges diasta-

tisches Ferment in Dextrin und Zucker verwandelt (Bernard), also die Wirkung des Speichels im Darme fortgesetzt.

b) Geschmolzene und flüssige Fette (Oele) werden sofort emulgirt (eine Eigenschaft, welche in geringerem Grade auch der Galle zugeschrieben wird), und theilweise zu Glycerin und Fettsäure gespalten, so dass bei Butterfetten saure Reaction auftritt (Bernard). Auch andere Säureäther (Ester) werden gespalten (Nencki). Bei der Emulgirung sind die gebildeten Fettsäuren und deren Alkalisalze (Seifen) wesentlich betheiligt (Brücke, Gad, G. Quincke).

c) Eiweisskörper und leimgebendes Gewebe werden, und zwar abweichend von der Magenverdauung bei alkalischer Reaction, aufgelöst und in Peptone verwandelt (Corvisart). Letztere werden theilweise weiter gespalten, wobei im Falle des Eiweiss Leucin und Tyrosin (Kühne), Asparaginsäure und Glutaminsäure (Radziejewski & Salkowski, v. Knieriem), Xanthin und Sarkin (Salomon), im Falle des Leims statt des Tyrosins Glycocoll und Ammoniak auftreten; auch bei Fibrinverdauung soll Ammoniak auftreten (Hirschler).

d) Milch soll wie vom Magensaft durch ein Labferment zuvor coagulirt werden (Roberts).

Die bisher genannten Verdauungswirkungen des Pancreassaftes werden durch antiseptische Mittel nicht verhindert, beruhen also auf (hydrolytischen, p. 22) Enzymen; diejenigen des Bauchspeichels sind isolirbar (Danilewski, Paschutin), namentlich das eiweissverdauende Ferment, das Pancreatin oder Trypsin (Kühne).

Ausserdem aber tritt im Darm, und ebenso bei Verdauungsversuchen mit Pancreassaft oder Pancreassubstanz, noch eine weitergehende faulige Zersetzung von Eiweiss und Leim unter Entwicklung von Fäulnissorganismen auf (Nencki). Dieselbe liefert Indol (Kühne), Scatol (Nencki & Brieger), Phenol (Baumann), flüchtige Fettsäuren, Gase (Wasserstoff, Grubengas, Stickstoff, Kohlensäure); die erstgenannten Producte (vgl. p. 26) haben intensiven Kothgeruch. Diese Fäulniss findet nach der gewöhnlichen Ansicht im Darm normal nur in geringem Umfange statt, in weit grösserem, wenn die Galle durch Fisteln oder Gangunterbindung ferngehalten wird, so dass man der Galle eine antiputride Function zuschreibt; ausserdem wirkt jedenfalls die Resorption der Verdauungsproducte beschränkend auf deren weitere Zersetzung. Die Taurocholsäure hindert schon in grossen Verdünnungen die meisten Fäulniss- und Gährungsprocesse (Maly & Emich). Jedoch wird von andrer Seite (Röhmann) bestritten, dass bei Gallen-

fisteltieren der Koth ungewöhnlich faulig rieche und eine stärkere Eiweisszersetzung im Darm stattfinde.

Die Pancreasfäulniss, welche sich durch antiseptische Mittel unterdrücken lässt, liefert auch einen durch Chlorwasser violett bis rosenroth sich färbenden noch unbekannten Körper, eine Reaction, welche auch die zersetzte Pancreassubstanz giebt (Tiedemann & Gmelin). Je mehr Scatol bei der Fäulniss gebildet wird, um so weniger Indol tritt auf (Tappeiner). Aehnliche Zersetzungen wie mit Pancreas erleidet das Eiweiss auch in manchen Käsen, ferner beim Schmelzen mit Kali (künstliche Fäces). Im foetalen Darme findet kein Fäulniss statt.

Exstirpation des Pancreas stört, wie nach dem Gesagten leicht begreiflich ist, die Fett- und Eiweissverdauung in hohem Grade, der Koth wird namentlich fettreich. Ausserdem tritt aber Leberverfettung, und hochgradiger Zuckergehalt des Harns auf (v. Mering & Minkowski), zwei noch unerklärte Erscheinungen.

3. Das Secret der Brunner'schen Drüsen, enthält zwar Pepsin (p. 155), doch würde dasselbe wegen der Galle nicht wirken können; daneben diastatisches Ferment. Die Bedeutung dieser Drüsen ist noch in Dunkel gehüllt.

4. Das Secret der Lieberkühn'schen Drüsen, der sogen. Darmsaft (p. 154), ist in seiner Wirkung wegen der einander widersprechenden Angaben ebenfalls noch nicht übersehbar. Der Dickdarmsaft, welcher am wenigsten untersucht ist (Vella'sche Fistel, Klug & Korek; Glycerinextracte der Schleimhaut, Eichhorst), scheint überhaupt keine Verdauungswirkung zu besitzen. Dasselbe gilt vom Dünndarmsaft der Ziege (K. Lehmann), und wird auch für die Schleimhautextracte der anderen Thiere behauptet (Frick). Dagegen werden für denjenigen des Hundes folgende Wirkungen angegeben, jedoch auch bestritten: a. Zuckerbildung aus Stärke (Schiff, Quincke, Garland, Vella, Röhmann) Intervertirung von Rohrzucker (Vella); b. Emulgirung und Spaltung von Fetten (Schiff u. A.); c. Verdauung von Fibrin bei alkalischer (Thiry) oder saurer Reaction (Masloff); auch Verdauung von Albumin (Vella); d. Coagulirung und Verdauung von Milch (Vella).

Von anderen Verdauungsvorgängen im Darm sind noch folgende zu erwähnen. Bei Pflanzenfressern wird ein Theil der genossenen Cellulose verdaut (wahrscheinlich in Zucker verwandelt, vgl. auch p. 191), ebenso die zur Hippursäurebildung führenden Cuticularsubstanzen; auch beim Menschen erscheint die genossene Cellulose nicht vollständig im Koth wieder (Henneberg & Stohmann, Weiske). Das verdauende Secret soll der Pancreassaft sein (Schmulewitsch); jedoch gilt dies wenigstens für das Pferd nicht (Hofmeister). Rohrzucker wird durch den Darmsaft (Paschutin) in Traubenzucker verwandelt, und die Milchsäurebildung aus Traubenzucker fortgesetzt. Unter ab-

normen Verhältnissen kommt auch alkoholische, häufiger Buttersäuregährung (vgl. unten, Darmgase) und bei Pflanzenfressern eine Grubengas liefernde Gährung vor; letztere namentlich im Pansen und im Dickdarm (Tappeiner); diese beiden Gährungen rühren von Organismen her. Salze mit organischen Säuren werden im Darm ganz oder theilweise in kohlensaure Salze umgewandelt (Magawly). Auch die bei der Fettzersetzung gebildeten Fettsäuren oxydiren sich zum Theil zu flüchtigen Fettsäuren, die zusammen mit dem übelriechenden Product der Pancreasverdauung dem Darminhalt den eigenthümlichen Kothgeruch verleihen. Die gepaarten Gallensäuren werden im Darm vermuthlich durch den pancreatischen Saft hydrolytisch gespalten in Glycocoll resp. Taurin, und Cholalsäure, welche zum Theil in Anhydridform (Choloidinsäure, Dyslysin) in den Koth übergeht.

Aus dem Gesagten ergiebt sich, dass die Darmverdauung noch sehr wenig aufgeklärt ist. Namentlich ist auch die Bedeutung des Coecum und des Proc. vermiformis noch vollständig unbekannt. Der Magenverdauung gegenüber bietet der Darm als neu hinzukommendes Moment die Verdauung der Fette. Die Verdauung der Stärke und der Eiweisskörper wird in veränderter Weise weiter fortgesetzt. Eine vollständigere Kenntniss ist mehr von der Untersuchung des Darminhalts als von den Ergebnissen künstlicher Verdauung mit den einzelnen Secreten zu erwarten.

Auch bei ausgeschaltetem Magen, d. h. bei Einführung der Nahrung unterhalb des Pylorus, findet ausgiebige Verdauung von Eiweiss und Fleisch statt (Ogata).

Neben den Verdauungsprocessen geht die Resorption im Darme einher, welche die von vornherein löslichen und die durch die Verdauung resorbirbar gemachten Nährstoffe in die Blut- und Chylusgefässe überführt (Näheres s. unten sub II.) Im Dickdarm scheint sogar keine Verdauung, sondern nur Resorption stattzufinden, hauptsächlich von Wasser. Die fortschreitende Resorption dickt den Darminhalt immer mehr ein, und verwandelt ihn in Koth.

5. Die Excremente und ihre Entleerungen.

Der durch die Resorption eingedickte Darminhalt bildet in der Flexura sigmoidea die Excremente (Koth, Faeces). Dieselben bestehen: 1. aus den unverdaulichen, oder wegen zu grosser Menge nicht verdauten Nahrungsresten, z.B. Cellulosegebilde, Muskelfasern, elastische Fasern, Hornsubstanzen (Mundepithel, bei Thieren häufig Haare), Stärkekörner, Fetttropfen; 2. aus den unresorbirbaren Resten der Verdauungs-

säfte, namentlich Schleim, Gallensäureanhydride (vgl. p. 198), Gallenfarbstoffe, welche den Koth braun oder grünlich färben, Cholesterin, Wasser, Salze; 3. aus im Darm gebildeten Zersetzungsproducten, besonders Indol, Scatol, die wesentlich den Kothgeruch bedingenden Substanzen, Excretin (Marcet; eine anscheinend dem Cholesterin nahestehende Substanz von unbekanntem Ursprung und zweifelhafter Zusammensetzung), flüchtige Fettsäuren; 4. zahlreichen Bacterienformen (Nothnagel). Die Reaction ist meist sauer, oft neutral oder alkalisch; die Menge in 24 Stunden beträgt im Mittel 130 grm.

Die Darmgase bestehen am Ende des Dickdarms aus Stickstoff, Kohlensäure (vgl. p. 116), Wasserstoff (jedenfalls von Buttersäuregährung herrührend), Grubengas (vgl. p. 198) und Spuren von Schwefelwasserstoff.

Nach neueren Beobachtungen (Hermann mit Blitstein und Ehrenthal) kann auch der Darm für sich Excremente bilden. Ein ringförmig in sich vereinigtes, aus der Darmcontinuität herausgetrenntes Darmstück füllt sich mit einer kothartigen Masse. Ferner bilden hungernde Thiere auch dann Koth, wenn die Galle ferngehalten wird. Der Ursprung dieser Kothbildung scheint in reichlicher Epithelabstossung zu liegen; die Epithelien werden durch die Bacterien zerstört. Bei Anus praeternaturalis zeigt das untere Darmstück einen aus Epithelien bestehenden dicken Belag. Die hieraus hervorgehende reichliche Production von Epithelien (vgl. auch p. 156) scheint hauptsächlich von den Lieberkühn'schen Drüsen auszugehen, deren Zellen Kerntheilungen zeigen (Heidenhain). Jedenfalls liefert auch normal der Darm einen wesentlichen Beitrag zu den Excrementen.

Der Koth scheint erst kurz vor der Entleerung in den Mastdarm einzutreten und dadurch den Stuhldrang zu bewirken. Er wird dann durch den Tonus des glatten Sphincter ani internus und des quergestreiften Sphincter externus, sowie durch den ebenfalls das Rectum umschlingenden Levator ani zurückgehalten (Henle, Budge). Die Entleerung (Defaecation) geschieht in meist 24 stündigen Intervallen, unter Erschlaffung der Sphincteren und Contraction der Mastdarmmusculatur; die Bauchpresse (p. 128) wirkt unterstützend, ebenso die Contraction des Levator ani, welche den Mastdarm comprimirt, und durch Anspannung der Fascia pelvis der Bauchpresse einen Widerhalt giebt.

Der Verschluss und die Entleerung des Mastdarms sind reflectorische Acte, welche im Lendenmark (s. Cap. XI.) ihr Centrum haben, aber durch den Willen wesentlich modificirt werden. Nach Isolirung des Lendenmarks vom übrigen Centralnervensystem treten beim Hunde rhythmische Sphincterconstractionen ein (Goltz).

Hinsichtlich des peripherischen Nervenverlaufs wird angegeben, dass die Längsmusculatur des Mastdarms von den Nn. erigentes (vgl. Cap. XIII.), die Quer-

musculatur vom Plexus hypogastricus und dem Gangl. mesentericum post. versorgt wird (Fellner); jede dieser Nervengattungen soll ferner die antagonistische Musculatur hemmen (vgl. p. 194).

Die Abführmittel wirken nach den Einen (Moreau) durch gesteigerte Secretion von Flüssigkeiten in den Darm, nach Andern (Thiry, Radziejewski) durch beschleunigte peristaltische Bewegung, durch welche der Darminhalt an vollständiger Resorption gehindert, und daher reichlich und flüssig entleert wird. Manche Abführmittel erhöhen auch die Kraft der Peristaltik (p. 193) (Brandt & Tappeiner). Die salinischen Abführmittel, deren Wirksamkeit von ihrem endosmotischen Aequivalent abhängt (Buchheim), und welche umgekehrt Verstopfung machen, wenn sie in die Gefässe injicirt werden (Aubert), wirken hauptsächlich durch Retention von Wasser im Darm (Buchheim).

6 Natur und Bedeutung der chemischen Verdauungsprocesse.

Die Zerkleinerung, Emulgirung (bei Fetten) und Auflösung der Nährstoffe sind unverkennbar Vorbereitungen für deren Aufnahme in die Säfte; ebenso deutlich ist die gleiche Bedeutung der chemischen Umsetzungen bei der Verdauung, denn sie verwandeln unlösliche in lösliche, schwer diffundirende in leicht diffundirende Substanzen.

Der chemische Character aller digestiven Umsetzungen ist die hydrolytische Spaltung (Hermann, vgl. p. 23), so dass sich die Wirkung aller Verdauungsfermente durch anhaltendes Kochen mit Mineralsäuren ersetzen lässt. Höchstwahrscheinlich erfüllen diese Spaltungen zwei Aufgaben (Hermann): erstens Verkleinerung der Molecüle, wodurch im Allgemeinen Löslichkeit und Diffundirvermögen gefördert werden; zweitens Sortirung gewisser Ingredientien für die Assimilation (vgl. sub IV.).

II. Die Aufsaugung (Resorption).

1. Die Aufsaugung durch die Digestionsschleimhaut.

Die gelösten und verdauten Nahrungsbestandtheile werden von der Wand des Magens und des Darmes aufgenommen und gehen theils in die Blut-, theils in die Lymph- (Chylus-) Gefässe derselben über. Durch Reichthum an beiderlei Gefässen, ferner durch besondere anatomische Einrichtungen, ist die Darmwand specifisch für die Aufsaugung ausgestattet. Die letzteren bestehen: 1. in einer beträchtlichen Vergrösserung der aufsaugenden Fläche, durch Ausstülpungen, die Dünndarmzotten,*) 2. einer eigenthümlichen Beschaffenheit des Darmepithels (s. unten), 3. grossem Reichthum ansogenanntem reticuculären Gewebe (s. unten p. 206f.), welches in der Schleimhaut des ganzen Verdauungscanals folliculäre Anhäufungen bildet (Balgdrüsen des Mundes

*) Nach Heidenhain's Schätzung ist die wahre Oberfläche von 1 qcm. Dünndarmschleimhaut (2500 Zotten) = 24 qcm.

und Rachens, Tonsillen; solitäre Follikel und Peyer'sche Haufen des Dünndarms) und auch im Zottengewebe stark vertreten ist.

Die Existenz einer Aufsaugung durch den Verdauungsschlauch ergiebt sich aus den einfachsten Thatsachen der Ernährung. Ein directerer Nachweis erfolgt durch das Auftreten genossener leicht nachweisbarer Stoffe (Jodkalium, Ferrocyankalium) im Harn etc., durch die Allgemeinwirkung verschluckter Gifte u. s. w. Die Schnelligkeit dieser Wirkungen beweist sofort, dass die wesentlichsten Antheile der genannten Aufsaugungen auf die Blutgefässe des Magens und Darms kommen, denn in den Lymphgefässen ist die Fortbewegung sehr langsam. Dass aber auch die Lymphgefässe sich wesentlich betheiligen, ergiebt sich vor Allem aus dem Milchigwerden des Inhalts der Chylusgefässe, der Cysterna chyli und des Ductus thoracicus durch Fettverdauung, ferner in dem Nachweis resorbirter Salze und dgl. in diesem Inhalt, am besten in demjenigen der feinen Chylusgefässe des Mesenteriums, weil in den Ductus thoracicus auch indirect durch das die Mesenterialdrüsen durchströmende Blut solche Stoffe gelangen können. Die aus theoretischen Erwägungen hervorgegangene Annahme, dass alles Diffusionsfähige hauptsächlich durch die Blutgefässe, nicht diffusionsfähige Stoffe, z. B. emulgirtes Fett, nur durch die Lymphgefässe resorbirt werde, hat ihre Grundlage eingebüsst.

Die älteren Versuche über Resorption (Tiedemann & Gmelin u. A.) suchten meist die Substanzen im Ductus thoracicus oder nach Unterbindung desselben im Blute auf. Directe Versuche über die Darmresorption, d. h. mit Nachweis der resorbirten Substanz in den mesenterialen Venen, resp. Chylusgefässen, existiren nur in geringer Zahl. Salze gehen in Blut und Lymphe gleich schnell über frühestens etwa in 5 Minuten (K. Lehmann). 1 qcm. Schleimhaut resorbirt in 1 Min. bis 16 Cub.-mm. (Röhmann), d. i. auf 23 qcm. (p. 200, Anm.) eine Schicht von 0,007 mm. Dicke; da die Dicke des Epithels etwa das 5fache beträgt, so würden, wenn die Flüssigkeit mit gleicher Geschwindigkeit durch das Epithel geht, hierzu 5 Minuten nöthig sein (Heidenhain).

Alles vom Magen und Darm Resorbirte muss zunächst das hier einfach cylindrische Epithel passiren. Im Dünndarm besitzt das Epithel nach dem Lumen zu einen stäbchenförmig gegliederten Saum; die Stäbchen sind Theile des Protoplasmas und können durch Einziehung verschwinden (Heidenhain). Trotz der auch in anderen hier nicht zu besprechenden Beziehungen merkwürdigen Eigenschaften dieser Epithelien ist eine active Betheiligung derselben beim Resorptionsvorgang bisher nicht festgestellt. Bei der Fettresorption sind sie von

Fetttröpfchen erfüllt. Farbstofflösungen dringen vom Darm her sowohl in die Zellen wie zwischen dieselben ein (Heidenhain & Schiffer).

Die Kräfte, welche die Aufsaugung bewirken, sind noch unbekannt. Vieles spricht dafür, dass für Wasser und ächt gelöste Substanzen die Diffusion (Endosmose) eine Rolle spielt, da die Blutgefässe von einer sich beständig erneuernden relativ concentrirten Flüssigkeit durchströmt, und diese nur durch dünne poröse Gebilde von der ganz anders zusammengesetzten Flüssigkeit im Darmlumen getrennt ist. Namentlich die Wasserresorption, ferner die Abhängigkeit derselben von der Temperatur (warme Flüssigkeit wird vom Magen schneller resorbirt als kalte, Rossbach), wäre so erklärbar, ebenso dass von in den Darm gebrachtem Wasser die Blutgefässe 8—12 mal soviel aufnehmen wie die Chylusgefässe (Heidenhain). Aber aus der Endosmose kann nicht erklärt werden, dass aus einer Zucker und Glaubersalz enthaltenden Lösung ersterer ungleich schneller resorbirt wird als letzteres, obwohl das Umgekehrte zu erwarten wäre (Röhmann), dass ferner bei Kochsalzlösung je nach der Concentration bald das Wasser bald das Salz schneller aufgenommen wird (Gumilewski), u. dgl. m. Es scheinen also selbst bei den einfachen Resorptionsprocessen neben der Diffusion unverständliche Eigenschaften der Epithelzellen eine Rolle zu spielen.

Noch weit unverständlicher ist die Aufsaugung diffusionsunfähiger Stoffe, namentlich Eiweiss und Fette. Wenn erstere im Magen und Darm vollständig peptonisirt würden, so würden sie unter die diffusionsfähigen Stoffe gehören; aber eine neue Schwierigkeit liegt darin, dass Peptone weder im Blute, noch in Chylus und Lymphe nachweisbar sind, so dass eine Rückverwandlung in Eiweiss anzunehmen ist, welche möglicherweise der Darmwand selber zufällt (Näheres s. unten sub IV.). Die im Darm emulgirten Fette, welche grössten Theils in den Chylus, zum Theil aber auch in das Blut übergehen (denn das Pfortaderblut ist auffallend fettreich) lassen sich in das Epithel und in die lymphatischen Räume der Zotten bis zum centralen Chylusraum verfolgen, obwohl die Zellen mit jenen Räumen nach den neuesten Untersuchungen (Heidenhain) keine Communication besitzen. Ausserdem verändert sich aber ihre Beschaffenheit innerhalb der Darmwand, denn während sie im Zottengewebe noch Tröpfchen bilden, sind sie im Chylus nur als feinster Staub vorhanden. Weder für diese Verwandlung noch für das Eintreten in die Epithelien existirt eine Erklärung. Ausser activen Vorgängen in den letzteren (Thanhoffer, Wiedersheim) ist auch die Mit-

wirkung von Leucocythen, welche aus der Darmwand austreten und in dieselbe zurückkehren sollen (vgl. p. 146), in Anspruch genommen worden, aber es ist kein unbestrittener Modus bekannt.

Als befördernde Agentien für die Fettaufnahme sind ausserdem die longitudinalen glatten Muskeln der Zotten (Brücke) und die Galle hingestellt worden. Erstere könnten durch Verkürzung der Zotte und gleichzeitige Anspannung radiärer Bindegewebsstränge zwischen Zottenwand und Chylusraum letzteren erweitern und dadurch ansaugend auf den Darminhalt wirken (Graf Spee, Heidenhain); die Contractionen sollen durch die Galle befördert werden (Schiff), nach Andern befördert diese die angeblichen activen Wirkungen der Epithelien (Thanhoffer). Hauptsächlich aber soll die Galle physicalisch fördernd auf das Eindringen der Fette wirken, indem sie als seifenartige Flüssigkeit die Imbibition derselben in feuchte poröse Gewebe erleichtert (v. Wistinghausen), was ebenfalls bestritten wird (Gröper). Festgestellt ist, dass Gallenfistelthiere, welche am Auflecken der Galle verhindert sind, eine mangelhafte Fettresorption zeigen (Bidder & Schmidt, Röhmann).

Die Galle selbst unterliegt zum Theil der Resorption, während ein anderer Theil in die Faeces übergeht (p. 198). Der resorbirte Theil soll nach Einigen in der Leber wieder secernirt werden. Hierin suchen Manche den Grund, warum nach Ausschaltung der Galle die Thiere sehr gefrässig und mager werden, während Andere die verminderte Fettresorption als Grund ansehen, oder die Thatsache bestreiten. Die Bedeutung der Galle ist also noch äusserst dunkel (vgl. auch p. 196).

2. Die Aufsaugung durch andere Schleimhäute und die Haut.

Die Conjunctiva, Respirationsschleimhaut und andere Schleimhäute bekunden ihre Resorptionsfähigkeit namentlich durch die Vermittlung der Wirkung auf sie aufgetragener Gifte. Specifische Vorkehrungen wie beim Darm fehlen hier, wie denn diese Resorptionen kaum physiologische Bedeutung haben. Die Resorptionsfähigkeit der Blase ist neuerdings erwiesen (p. 167).

Auch die Haut ist nicht zur Aufsaugung bestimmt, und nur in sehr geringem Grade dazu fähig, besonders wegen der Mächtigkeit und Trockenheit der Epidermis; indess ist die Resorptionsfähigkeit für wässrige Lösungen (Bäder) und Salbenbestandtheile unzweifelhaft erwiesen. Durch Einreibung können sogar ungelöste Stoffe, z. B. die Quecksilbertröpfchen der grauen Salbe, zur Aufsaugung gebracht werden, offenbar durch mechanisches Eintreiben in tieferliegende Spalträume (s. unten).

3. Die Aufsaugung in den Höhlen und Spalträumen.

Lösliche Substanzen, welche mit Wundflächen oder der von der Epidermis befreiten Cutis in Berührung gebracht, oder in die Pleurahöhle, Peritonealhöhle, die Spalträume des subcutanen Bindegewebes, oder in die subcutanen Lymphräume des Frosches injicirt werden, gehen schnell in den Kreislauf über. Die Wandungen aller genannten Gebilde sind mit Blutgefässcapillaren versehen, welche (durch Diffusion, s. oben) aufsaugend wirken. Da aber die genannten Hohlräume sämmtlich mit Lymphgefässen direct communiciren, deren Endothel sich in sie hinein verfolgen lässt (v. Recklinghausen), so können die eingeführten Substanzen auch in den Lymphstrom gelangen, welcher sie, freilich ungleich langsamer, in das Blut überführt. Dieser Weg ist aber auch ungelösten Partikelchen, wie Fetttropfen, Lymphzellen, Farbstoffkörnern, und vor Allem den alle diese Räume erfüllenden eiweisshaltigen Flüssigkeiten zugänglich, welche als Parenchymsäfte, Höhlenflüssigkeiten, oder mit ebensoviel Recht schon als Lymphe bezeichnet werden. Der Abfluss dieser Flüssigkeiten in die Lymphgefässe ist direct nachweisbar, besonders durch die Vermehrung des Lymphstromes nach vermehrter Bildung von Parenchymsaft. sog. Oedem (Ludwig); Farbstoffe, welche durch Tättowiren in das subcutane Bindegewebe gelangt sind, finden sich in den nächstgelegenen Lymphdrüsen wieder. Die Lymphgefässe können demnach als Regulatoren des Gewebsturgor bezeichnet werden.

Auch für die Höhlen- und Spaltraumresorption durch die Blutgefässe ist die rein endosmotische Erklärung vielleicht nicht ausreichend, da bei Fröschen nach Aufhebung des Blutkreislaufs noch eine Resorption beobachtet wird, welche jedoch nach Abtrennung der Nerven oder Zerstörung des Rückenmarks aufhört, so dass ein directer Nerveneinfluss behauptet wird (Goltz, Lautenbach; dieser letztere bestätigt sich dadurch, dass die Hautresorption bei Fröschen durch Nervendurchschneidung verzögert wird, was freilich vielleicht nicht die Aufnahme der Substanz, sondern deren Weiterbeförderung betreffen mag (Hermann & v. Meyer). Ein directer Nerveneinfluss würde es wahrscheinlich machen, dass zellige Apparate (Epithelien) bei der Resorption activ betheiligt sind.

III. Die Lymph- und Blutbildung.

1. Die Lymphe und der Chylus und deren Bewegung.

Die Lymphe, wie man sie aus grösseren Lymphgefässen gewinnt, am reichlichsten bei passiver Bewegung oder Kneten des betr. Körpertheils, ist eine farblose oder gelblichweisse Flüssigkeit, welche aus einem farblosen Plasma und darin suspendirten Zellen, den Lymphkörperchen besteht; daneben finden sich feine Fetttröpfchen

und Kerne. Die Lymphkörperchen gleichen völlig den farblosen Blutkörperchen, und sind contractil. Die Lymphe gerinnt wie das Blut, nur langsamer; sie bildet einen Lymphkuchen und presst ein Lymphserum aus; sie enthält also die Fibringeneratoren und bildet das Ferment (p. 55), jedoch weniger als das Blut, so dass Zusatz von Blut die Gerinnung beschleunigt. Die übrigen Bestandtheile sind, ausser dem fehlenden Farbstoff, ganz die des Blutes, also Wasser, Salze, Albuminstoffe, Lecithin, Fette, Zucker, Harnstoff, Extractivstoffe und Gase (fast nur Kohlensäure, Hammarsten; vgl. p. 117).

Der Chylus oder die Darmlymphe ist schwer rein zu gewinnen, weil er sich in der Cysterna chyli und im Ductus thoracicus mit Lymphe mengt. Er unterscheidet sich von der Lymphe nur durch seinen hohen Fettgehalt während der Verdauung, der ihm ein milchweisses Aussehen giebt; das Fett bildet eine ungemein feine Vertheilung; ein Aufsteigen wie in der Milch findet nicht statt (v. Frey); ferner wird auch Fett von den contractilen Lymphkörperchen in deren Protoplasma aufgenommen.

Der Ursprung des Chylus und der Lymphe ist, was die flüssigen Bestandtheile betrifft, bereits angegeben. Man muss annehmen, dass die in den Spalträumen aller Gewebe und in den Saftcanälchen des Bindegewebes und Knochens enthaltene Parenchymflüssigkeit, welche aus dem Blute stammt, in beständiger, langsamer Erneuerung begriffen ist, indem sie in die Lymphgefässe abfliesst; in den Spalträumen der Darmschleimhaut mischt sich während der Verdauung die resorbirte Substanz hinzu. Die näheren Bedingungen jener Erneuerung sind noch so gut wie unbekannt.

Der Abfluss der Lymphe aus einem geöffneten Lymphgefäss wird durch Kneten des betr. Gliedes befördert (Ludwig u. A.). Ausserdem wird die Lymphmenge durch jede Art von Gefässerweiterung vermehrt, z. B. venöse Stauung (Emminghaus), Durchschneidung vasomotorischer, Reizung dilatatorischer Nerven (Heidenhain & Rogowicz, Pekelharing u. A.).

Hiernach ist die Lymphe zum Theil als Transsudat aus den Blutgefässen zu betrachten. Dies bestätigt sich auch dadurch, dass indigschwefelsaures Natron, in das Blut gebracht, die Gewebe und die Lymphe bläut. Aus Gebieten, deren Blutgefässe erweitert werden, fliesst eher blaue Lymphe ab als aus anderen, sie entbläuen sich auch früher (Rogowicz). Dass aber ausser den physicalischen Kräften (Filtration, Diffusion) noch andere Umstände bei der Lymphbildung mitwirken, wird durch folgende Thatsachen bewiesen (Heidenhain): 1) die Lymphmengen (gemessen am Ductus thoracicus) gehen bei künstlicher Aenderung des

Aortendrucks diesem nicht parallel, und auch beim Drucke Null dauert die Lymphbildung noch fort; bei Verschluss der Cava inferior wird der Darm anämisch, und zeigt trotzdem gesteigerte Lymphbildung. 2) Manche in die Gefässe eingeführten Stoffe, z. B. Extract von Krebsmuskeln, Muscheln, Blutegeln, Peptone, steigern die Lymphbildung ohne den Blutdruck zu beeinflussen, und werden unwirksam, wenn die Gefässwände durch längere Circulationsunterbrechung geschädigt sind. 3) Auch der Uebergang leicht diffundirender Stoffe aus dem Blute in die Gewebssäfte und die Lymphe (z. B. in die Gefässe injicirter Zucker) ist nicht durchweg physicalisch erklärbar, da, namentlich bei Ausschaltung der Nieren, der Zuckergehalt der Lymphe höher steigen kann als der des Blutes ist. Man ist daher geneigt, auch die Lymphbildung als eine wahre Secretion zu betrachten, bei welcher Zellen, namentlich der Capillarwände, eine wesentliche Rolle spielen (Heidenhain). Hierfür ist noch anzuführen, dass lebendige Filter der Filtration zuweilen einen unerklärlichen Widerstand entgegenstellen, der mit dem Tode oder Beseitigung der Epithelzellen wegfällt (Froschlunge, Tigerstedt; Hornhaut, Leber) dass ferner Curare die Lymphbildung steigert (Paschutin), und zwar auch ohne Gefässerweiterung (wie auch andere Secretionen z. B. die Speichelsecretion).

Die Zellen der Lymphe und des Chylus stammen ebenfalls aus jenem Spaltraumsystem, namentlich da wo es sich zu dem adenoiden oder reticulären Gewebe entwickelt; hier ist die Grundsubstanz zu einem feinen Reticulum reducirt, und die Spalträume zu dem schwammigen Hohlraumsystem desselben erweitert, welches ganz und gar mit einem Lager von Lymphzellen erfüllt ist. Ausser den schon p. 200 genannten zerstreuten reticulären Formationen kommen grössere Anhäufungen in den Alveolen der Lymphdrüsen vor. Der Lymphstrom, welcher diese Räume langsam durchsetzt, nimmt Zellen mit, während anscheinend durch Theilung ein Ersatz solcher stattfindet. Ausserdem findet ein nicht näher bekannter Verkehr mit dem Blute der die Zellenlager durchflechtenden Capillaren statt.

Die Bewegung der Lymphflüssigkeiten zum Blute hin geschieht unter geringem Druck (Noll) und sehr langsam, besonders wegen des bedeutenden Widerstandes, den die Lymphdrüsen bieten müssen. Die Kräfte, welche die Bewegung unterhalten, kann man nur vermuthen; wahrscheinlich sind es: 1. das einfache Nachrücken des neu gebildeten Parenchymsafts, resp. der aufgesogenen Flüssigkeiten; 2. Contraction der die Lymphgefässe umgebenden Körpermuskeln, die wegen der zahlreichen Klappen derselben den Inhalt, ganz wie den der Venen, nach der Mündung zu auspressen; 3. die Aspiration des Thorax, da die Mündungen der Hauptstämme, und ausserdem der grösste Theil des Ductus thoracicus, innerhalb der Brusthöhle liegen.

Besondere Lymphherzen finden sich bei manchen Fischen (Caudalherz des Aales), Amphibien (beim Frosch 2 axilläre und 2 coccygeale) und einigen Vögeln

(Struthionen). Ihre Pulsationen sind selbstständig, werden aber vom Rückenmark durch erregende und Hemmungsfasern regulirt. Beim Meerschweinchen hat man an den Lymphgefässen (Chylusgefässen) des Mesenteriums rhythmische Contractionen der durch die Klappen getrennten Abschnitte, mit regelmässigem Fortschreiten nach den Stämmen hin, also einen herzartigen Mechanismus beobachtet (A. Heller). Die Chylusgefässe des Mesenteriums werden durch Reizung der Mesenterialnerven verengt, durch Splanchnicusreizung erweitert (Bert & Laffont).

2. Die Blutbildung.

Der chemische Bestand des Blutes unterliegt durch Absonderung und Aufsaugung einem unaufhörlichen Wechsel, der aber im Speciellen noch so gut wie unbekannt ist. Namentlich sind noch die Umstände unverständlich, welche trotz dieses Wechsels eine so grosse Constanz der Zusammensetzung und Menge des Blutes sichern. In letzterer Beziehung kann allenfalls auf den Einfluss der Wasserresorption auf die Wasserausscheidung durch Harn und Schweiss verwiesen werden.

Aber auch die Blutkörperchen werden ohne Zweifel fortwährend erneuert. Vor Allem ist erwiesen, dass mit der Lymphe beständig grosse Mengen farbloser Zellen in das Blut einströmen. Andrerseits bildet die Entstehung des Gallen- und Harnfarbstoffs ein Anzeichen des Untergangs rother Blutkörperchen. Die erstere Thatsache erweckt die Frage nach dem Schicksal der farblosen Blutkörper, welche nothwendig in entsprechender Zahl untergehen oder eine andre Gestalt annehmen müssen; die zweite fordert eine Neubildung rother Blutkörper.

Eine Zeit lang war die Ansicht verbreitet, dass die farblosen Blutkörper sich in rothe verwandeln, hauptsächlich gestützt auf das Vorkommen vermeintlicher Zwischenformen, namentlich im Froschblut (v. Recklinghausen). Obgleich diese Ansicht die einfachste Lösung der eben aufgeworfenen Fragen darstellen würde, hat sie doch viele Gegner, namentlich seitdem andere Bildungsweisen rother Blutkörperchen mit grösserer Sicherheit constatirt sind. Neuerdings mehren sich wieder die Beobachtungen über das Rothwerden farbloser Elemente im circulirenden Blute.

Die Organe, an welche die Bildung theils farbloser, theils rother Körperchen geknüpft ist, sind das reticuläre Gewebe der Lymphdrüsen, Follikel etc., ferner das rothe Knochenmark, endlich die Milz.

a. Das lymphatische Reticulum.

Im Reticulum der Lymphdrüsen, der Darmfollikel etc. (p. 201) sind die eingeschlossenen Zellen in beständiger Neubildung durch

Theilung begriffen, und wandern allmählich mit dem Lymphstrom in die Blutgefässe ein. Welche Zahl an farblosen Blutkörperchen auf diesem Wege zuwächst, lässt sich bisher nicht schätzen.

b. Das Knochenmark.

Das rothe Knochenmark enthält ein dem lymphatischen analoges Reticulum, dessen Räume nach Einigen (Hoyer, Rindfleisch) mit den Blutgefässen in directer Communication stehen. In demselben finden sich nicht bloss farblose, sondern auch rothe Zellen, welche kernhaltig sind (Neumann) und sich durch Theilung vermehren (Bizzozero, Flemming). Dies ist die einzige vollkommen festgestellte Quelle rother Blutkörperchen, abgesehen von der Embryonalzeit (s. unten). Wie dieselben in das Blut hineingelangen, ist so lange unsicher, wie die Beziehung der Gefässe zum Reticulum noch nicht festgestellt ist. Das Knochenmark liefert also sowohl farblose wie rothe Körperchen, und zwar auch erstere möglicherweise direct an das Blut.

c. Die Milz.

Die Milz, ein grosses, drüsiges Organ ohne Ausführungsgang, besitzt (vgl. die anatomischen Werke) in ihrer Pulpa ein von farblosen Zellen erfülltes adenoides Gewebe, in welches nach den meisten Autoren die Blutgefässe direct einmünden, so dass nothwendig der Blutstrom farblose Zellen mitnehmen müsste, was sich durch den Reichthum des Milzvenenblutes an solchen (p. 53) bestätigt. Die Milzkörperchen vermehren sich durch Theilung (Flemming). Die Malpighischen Körperchen der Milz sind wahre Lymphfollikel, welche die Arterien begleiten (bei manchen Thieren hat statt derselben die Adventitia eine continuirliche adenoide Entwicklung). Die Milz giebt also farblose Elemente sowohl direct an das Blut ab, wie auch indirect durch die Lymphgefässe. Die ersteren sollen sich theils schon in der Milz (Funke u. A.), theils (bei niederen Wirbelthieren, Cuénot) erst im Blute in rothe verwandeln.

Die chemische Untersuchung ergiebt in der sauer reagirenden Pulpa die Anwesenheit zahlreicher Zersetzungsproducte des Eiweisses und anscheinend des Hämoglobins, z. B. Harnsäure, Hypoxanthin (1 p. mille), Xanthin, Leucin, Tyrosin, Inosit, flüchtige Fettsäuren (Ameisen-, Essig-, Buttersäure), Milchsäure; ferner zahlreiche Pigmente, ein eisenhaltiges Albuminat und überhaupt auffallend viel Eisenverbindungen (zuweilen sogar freies Eisenoxyd, Nasse); diese Stoffe deuten auf den Untergang rother Blutkörper in der Milz. Die sog. »blutkörperhaltigen Zellen«, welche übrigens zuweilen auch im Knochen-

mark vorkommen, werden ebenfalls mit diesem Untergang in Verbindung gebracht, sind aber inconstante, vielleicht pathologische Gebilde.

Die physiologische Untersuchung der Milz besteht theils in Exstirpationsversuchen, theils in Versuchen an den Milznerven. Exstirpation der Milz macht keine handgreiflichen Störungen im Organismus. Die Milznerven, welche im Plexus lienalis verlaufen, beherrschen vermöge der reichlichen glatten Muskelfasern der Kapsel und der Trabekeln (beim Menschen sollen dieselben fehlen, also nur die gewöhnliche Musculatur der Arterienwände vorhanden sein) in ausgiebiger Weise das Volumen der Milz. Durchschneidung des Plexus vergrössert dasselbe, es ist also ein Tonus der Milz vorhanden, während Reizung desselben die Milz verkleinert (Jaschkowitz), desgleichen Reizung der Splanchnici und Vagi (Roy). Ebenso wirkt Kälte, Erstickung und sensible Reizungen (Bulgak, Botkin, Mosler, Roy). Die Contractilität der Milz verhält sich also ganz wie die der Arterien. Wie plethysmographische, resp. oncographische Versuche zeigen (Roy), nimmt das Milzvolum an den cardialen und respiratorischen Arterienschwankungen nicht Theil, vermuthlich wegen zu grosser Enge der Arterienbahnen. Dagegen zeigen sich unabhängige langsame Volumschwankungen, deren Periode im Mittel 1 min. ist, und welche auch nach Durchschneidung der Splanchnici und Vagi fortbestehen; die Durchschneidung dieser Nerven hebt weder den Tonus noch die reflectorischen Contractionen auf; die Nerven müssen also noch andere Bahnen vom Rückenmark zum Plexus lienalis haben (Roy). Der Zusammenhang der Milzcontractilität mit der morphologischen Function ist noch räthselhaft.

d. Andere Bildungsstätten.

Die Thymusdrüse, ein embryonales, nach der Geburt langsam abnehmendes, erst spät ganz verschwindendes Organ, enthält ebenfalls reticuläres Gewebe; trägt also vermuthlich im Embryo zur Lieferung farbloser Blutkörperchen wesentlich bei. Die später auftretenden Fettzellen und zwiebelartig geschichteten Körperchen sind wahrscheinlich Rückbildungsproducte.

Die Bildung der rothen Blutkörperchen im Embryo und ähnlich auch im Schwanz der Froschlarve geschieht gleichzeitig mit der Gefässbildung (vgl. Cap. XIV.) in der Weise, dass sich netzförmig anastomosirende Zellbalken ausbilden, deren peripherische Zellschicht zum Endothel der Gefässwand, deren centrale Zellen zu den, zuerst kernhaltigen rothen Blutkörperchen werden. Dieser Process geschieht ausser in der Area vasculosa namentlich in der Leber. Ein ähn-

licher Process soll nach Einigen (Ranvier, Schäfer) auch nach der Geburt vorkommen, nämlich die Bildung von Zellen mit Ausläufern, welche im Innern mit rothen Blutkörpern erfüllt sind, dann mit bestehenden Gefässen sich verbinden, deren Blut die neuen Zellen wegschwemmt („vasoformative Zellen"); indess ist dieser Modus nicht sicher constatirt.

Die vorstehenden Angaben zeigen, dass der Wechsel der farblosen und derjenige der rothen Blutkörperchen wahrscheinlich gar Nichts mit einander zu thun haben. Der beständigen starken Einwanderung farbloser Zellen aus dem Lymphsystem, der Milz und dem Knochenmark muss ein ebenso reichlicher Untergang farbloser Elemente gegenüberstehen, über dessen Modus (Auswanderung? vgl. p. 146, 203) Nichts bekannt ist. Weniger lebhaft scheint der Wechsel der rothen Körperchen zu sein, deren Zugang nur im Knochenmark feststeht, während ein Untergang in der Milz und in den pigmentbildenden Organen, Leber, Niere etc., stattzufinden scheint.

Bei den zahlreichen Quellen der farblosen Blutelemente ist es begreiflich, dass Exstirpation einzelner der betr. Organe keine erheblichen Folgen hat, sondern durch Mehrleistung anderer ersetzt wird. Bemerkenswerth ist, dass die Leukämie, eine pathologische Vermehrung der farblosen Blutkörperchen, von Schwellung der Milz, der Lymphdrüsen oder des Knochenmarks begleitet ist.

IV. Die Assimilation.

Assimilation nennt man die Verwandlung der aus der Nahrung dem Blute direct oder indirect zugeführten Substanzen in die verschiedenen chemischen Köperbestandtheile. Die meisten der letzteren können gar nicht als solche mit der Nahrung zugeführt werden, weil sie unresorbirbar sind oder durch die Verdauung zerstört werden müssten, z. B. das Hämoglobin und die wesentlichen Bestandtheile des contractilen Protoplasma. Andrerseits finden sich gewisse Verdauungsproducte, z. B. die Peptone, in den Säften und Geweben nicht wieder, so dass ein Uebergang in andere Bestandtheile anzunehmen ist.

Da die wichtigsten Köperbestandtheile eine viel complicirtere Zusammensetzung haben, als die Nahrungsstoffe, aus welchen sie entstehen (vgl. p. 13f.), so müssen nothwendig viele, wenn nicht alle, assimilatorischen Processe den Character der Synthese haben (Hermann). Jedoch ist es nicht wahrscheinlich, dass das synthetische Vermögen des Organismus über die hydrolytische Synthese (p. 22) hinausgeht, so dass es also von dem pflanzlichen wesentlich verschie-

den ist. Der Ort der thierischen Synthesen sind in erster Linie die Zellen und sonstigen Gewebsbestandtheile der Organe selbst, welche die Stoffe brauchen; denn im Blute finden sich die characteristischen gewebsbildenden Stoffe nicht vor. Gewisse Vorstufen der Synthese aber, welchen zunächst die Verdauungsproducte unterliegen, mögen schon in der Darmwand selbst, ferner im Chylus und Blut, besonders aber in der Leber ihren Verlauf nehmen; denn es ist sehr zu beachten, dass die von den Blutgefässen des Magens und Darms resorbirten Stoffe durch die Pfortader zunächst der Leber zugeleitet werden.

Zu den genannten Vorstufen der Assimilation kann man rechnen:

1. Die Zurückverwandlung des Peptons in Eiweiss. Eine solche muss angenommen werden, weil Peptone weder in den Säften und Geweben (Lehmann, Hoppe-Seyler, de Bary) noch im normalen Harn (Fede) nachzuweisen sind; und andrerseits gegen Verbrennung des Peptons der Umstand spricht, dass Thiere mit Pepton statt Eiweiss ernährt werden können (Plósz, Maly). Injicirt man Pepton direct in die Blutgefässe (wobei die p. 54 erwähnten Blutveränderungen eintreten), so verschwindet es aus dem Blute, ohne dass eine Vermehrung der Eiweissstoffe des Blutes nachzuweisen ist (Schmidt-Mülheim, Hofmeister); ist die Menge nicht zu gross, so erscheint das Pepton im Harn, bei zu grossen Mengen stockt die Harnsecretion, und das Pepton häuft sich in den Nieren an. Da das im Darm gebildete Pepton, obgleich es resorbirt wird und in der Darmwand reichlich nachweisbar ist (Hofmeister), weder im Blute, noch im Harn erscheint, so muss der Assimilationsvorgang an die Darmresorption geknüpft sein. Man nimmt an, dass es im reticulären Gewebe der Darmwand von den farblosen Zellen aufgenommen und verarbeitet wird, welche sich dabei stark vermehren sollen (Hofmeister; jedoch wird die Betheiligung der Leucocythen von Heidenhain bezweifelt). Sehr wahrscheinlich ist ferner, dass die etwa durch die Pfortader der Leber zugeführten Peptone dort in Eiweiss verwandelt werden, und dass bei directer Injection in die Blutgefässe das Pepton der Festhaltung in der Leber entgeht.

2. Die Zurückverwandlung der Fettspaltungsproducte in Fette; sie wird angenommen, weil nach Fütterung mit Seifen die den Fettsäuren der letzteren entsprechenden Glyceride im Körper gefunden werden; z. B. findet sich nach Fütterung mit erucasaurem Alkali das Glycerid den Erucasäure (Erucin) im thierischen Fett (Radziejewski, für den Menschen Minkowski). Ein weniger sicherer Beweis liegt darin,

dass der Einfluss der Fettfütterung auf den Eiweissumsatz (vgl. Cap. V.) auch dann sich zeigt, wenn statt der Fette nur Fettsäuren dargereicht werden (J. Munk).

3. Die Verwandlung von Zucker in ein Anhydrid, das Glycogen, in der Leber; hierüber s. unten.

Alle genannten Assimilationsprocesse sind hydrolytische Synthesen. Die Thatsachen deuten darauf, dass die Leber, welche die Darmresorpta zuerst erhält, ein hervorragendes Assimilationsorgan ist.

Der neuerdings bemerkte Nährwerth gewisser Amidosäuren und Amide, z. B. Tyrosin in Verbindung mit Leim (Hermann & Escher), Asparagin (Weiske, Zuntz u. A.), letzteres nur bei Pflanzenfressern (J. Munk), beruht vielleicht ebenfalls auf assimilatorischer Umwandlung in Eiweiss. Die Assimilationsprocesse höherer Ordnung, welche in den Geweben vermuthet werden müssen, sind noch gänzlich unbekannt.

Wenn die Assimilation auf organische Complexe der Nahrung angewiesen ist, so muss es bei deren unregelmässiger Beschaffenheit zweckmässig erscheinen, dass durch die hydrolytischen Spaltungen der Verdauung (p. 200) zunächst eine Zerlegung in einfachere Bestandtheile stattfindet; diese werden für die erforderlichen Synthesen ein zweckmässigeres Material liefern, etwa wie ein Buch nur aus den zerlegten und sortirten Buchstaben eines andern, nicht aber aus dessen Wörtern oder Sätzen gesetzt werden kann (Hermann).

Die Glycogenie der Leber.

Die hier folgenden Thatsachen stehen bis jetzt im physiologischen Lehrgebäude ziemlich vereinzelt. Dass sie an dieser Stelle eingereiht werden, hat nur darin seinen Grund, dass eine, jedoch nicht unbestrittene Auffassung sie mit der Assimilation der Kohlehydrate in Zusammenhang bringt.

a. Der Zucker- und Glycogengehalt der Leber und anderer Gewebe.

Die Leber gesunder Thiere giebt an Wasser Traubenzucker ab (Bernard). Beim Liegen ausgeschnittener Lebern nimmt deren Zuckergehalt beständig zu, die Leber enthält also eine zuckerbildende Substanz. Diese, das Glycogen (p. 24), lässt sich aus frischen Lebern durch Fällung des Wasserextractes mit Alkohol isoliren (Bernard, Hensen); sie wandelt sich durch diastatische Fermente leicht in Dextrin und Zucker um, und die ausgeschnittene Leber enthält selbst ein solches Ferment.

Das Glycogen ist ferner in sehr vielen anderen Geweben als regelmässiger Bestandtheil gefunden worden, so in den Muskeln (MacDonnel, O. Nasse; auch bei niederen Thieren, Foster), vielen Drüsen, und in allen Theilen des Embryo (Bernard).

Bei jungen Thieren sind die Gewebe ebenfalls noch reich an Glycogen; ferner schliesst sich dem embryonalen Glycogengehalt derjenige pathologischer Neubil-

dungen (Kühne) und des Eiters (Salomon) an. Zuckerbildende (glycogene) Substanzen, die dem Glycogen der Leber mehr oder weniger nahe stehen, finden sich auch im Gehirn (Jaffe), in den Muskeln (Dextrin, Limpricht), in vielen Drüsen (Kühne, Brücke), im Blut (Brücke) u. s. w.

Eine noch nicht entschiedene Frage ist es, ob die Leber auch während des Lebens Zucker bildet. In der ganz frischen, dem eben getödteten Thiere entnommenen Leber haben die Einen (Bernard u. A.) geringe, aber deutliche Zuckermengen gefunden, die Andern (Pavy u. A.) keine Spur. Für eine Zuckerbildung in der Leber während des Lebens spricht ferner der Zuckergehalt des Blutes (nach zahlreichen Bestimmungen zwischen 0,05 und 0,1 pCt.); ferner der Umstand, dass das Lebervenenblut (bei stärke- und zuckerfreier Kost) reicher an Zucker ist, als das Pfortaderblut (Bernard); diese beständige Abfuhr von Zucker liesse sich mit sehr geringem Zuckergehalt oder selbst mit Zuckermangel der Leber vereinigen; indess ist auch dieser Befund und überhaupt der Zuckergehalt des Blutes, insbesondere des Lebervenenblutes, bestritten worden (Pavy u. A.). Diejenigen, welche keine Zuckerbildung in der lebenden Leber annehmen, bestreiten entweder das Vorhandensein des zuckerbildenden Fermentes, das sich erst nach dem Tode oder unter pathologischen Bedingungen (s. unten, Diabetes) bilde (Schiff), oder nehmen an, dass das vorhandene Ferment (durch eine Art Hemmungswirkung von Seiten des Nervensystems) an seiner Wirkung während des Lebens gehindert sei (Pavy).

Diastatische Fermente finden sich zwar in fast allen Geweben und im Blute (v. Wittich, Lépine), doch wird ihre Präexistenz bestritten. Blut wirkt nicht auf Glycogen, wenn nicht dessen Blutkörperchen (durch Wasser, Aether etc.) bei Gegenwart des Glycogens zerstört werden, so dass wahrscheinlich die Blutkörper im Augenblick ihrer Zerstörung das Ferment entwickeln (Plósz, Tiegel). Bemerkenswerth ist hierbei, dass in der Leber wahrscheinlich fortwährend Blutkörper zerstört werden (vgl. p. 207, 210).

Die Angabe, dass es ausser dem Glycogen noch andere Zuckerquellen in der Leber gebe, dass namentlich Pepton sowohl bei Zufuhr zur Leber durch die Pfortader, wie auch beim Digeriren mit Lebersubstanz den Zuckergehalt vermehre (Seegen & Kratschmer), wird bestritten.

b. Herkunft und Schicksal des Glycogens.

Der Glycogengehalt der Leber ist sehr von der Nahrung abhängig; er ist um so stärker, je reicher dieselbe an Kohlehydraten ist (Pavy). Bei hungernden Warmblütern schwindet das Glycogen in wenigen Tagen, und erscheint sofort wieder reichlich nach Zuckerinjection in den Darm (Hermann & Dock). Das Verschwinden

erfolgt bei Pflanzenfressern schneller als bei Fleischfressern; bei Fröschen im Sommer rascher als im Winter. Wie Traubenzucker bewirken Glycogenablagerung Rohrzucker, Milchzucker und Fruchtzucker, welcher letztere, obwohl linksdrehend, rechtsdrehendes Glycogen liefert (Luchsinger), dagegen nicht Mannit (Luchsinger) und Inosit (Külz). Von nicht zuckerartigen Substanzen sind wirksam Glycerin (Weiss), Leim (Woroschiloff); vom Eiweiss existiren neben vielen negativen auch positive Angaben. Diese Substanzen könnten, ausser Eiweiss, wegen ihrer Verwandtschaft mit Zucker (Kohlehydrate, Glycerin) oder ihrer Glucosidnatur (Leim?) direct sich in Glycogen verwandeln; die Glycogenbildung könnte dann als assimilatorischer Act betrachtet werden (p. 212), welcher den Nahrungszucker fixirt und in eine für andre Zwecke des Organismus verwendbare Form überführt. — Gegen diese Anschauung wird hauptsächlich die (zweifelhafte) Glycogenbildung aus Eiweiss angeführt, und behauptet, dass das Glycogen ein normales Umsatzproduct des Eiweisses im Organismus sei.

Betrachtet man ausschliesslich die Eiweissstoffe als Quelle des Glycogens, so muss man zu gewagten Hypothesen schreiten, z. B. dass das aus Eiweiss beständig hervorgehende Glycogen der Oxydation anheimfalle, wenn nicht andere leicht oxydirbare Substanzen, wie Kohlehydrate, Glycerin, dem Körper zugeführt werden (Weiss). Allein einerseits ist die leichte Verbrennlichkeit des Zuckers im Organismus durchaus streitig, andrerseits wirken nicht alle leicht oxydirbaren Substanzen Glycogen ansetzend (z. B. nicht das milchsaure Natron, Luchsinger). Auch kann mehr Glycogen angesetzt werden, als das gleichzeitige zersetzte Eiweiss (dessen Grösse aus den Excreten zu ermitteln ist, Cap. V.) überhaupt zu liefern im Stande wäre (Voit & Lehmann). Besonders beweisend für die directe Glycogenbildung aus Zucker ist die Thatsache, dass Zufuhr von Glycerin und Zucker nur dann Glycogenansatz bewirkt, wenn die Substanzen der Leber direct durch die Pfortader zugeführt werden; in andere Gefässgebiete gebracht gehen sie in den Harn über (Luchsinger, Schöpffer). Sollte also auch Glycogen aus Eiweiss entstehen können, so ist doch daneben eine directe Bildung aus Zucker höchst wahrscheinlich. Bei reichlichem Genuss von Kohlehydraten zeigt sich die Assimilationsfähigkeit des Organismus nicht ausreichend; es geht Zucker in den Harn über; für den Hund liegt die „Assimilationsgrenze“ bei 2—$2^1/_2$ grm. Traubenzucker pro Kilo Thier, bei Rohrzucker höher, bei Milchzucker niedriger (Hofmeister).

Der Ursprung des Muskelglycogens (welches übrigens beim Hungern weit später schwindet, als das Leberglycogen, Külz) scheint nicht ausschliesslich in der Leber zu liegen; auch entleberte Frösche zeigen eine Zunahme des Glycogengehalts der Muskeln durch Zuckerinjectionen unter die Haut (Külz; für Warmblüter ist der analoge Vorgang zweifelhaft, Laves).

Noch weniger als über den Ursprung weiss man über das Schicksal des Leberglycogens. Nach der älteren Anschauung (Bernard) sollte es in Zucker übergehen, und dieser im Blute verbrannt oder durch den Harn ausgeschieden werden (vgl. auch unten, Diabetes). Seitdem man umgekehrt die Entstehung des Glycogens aus Zucker ins Auge gefasst hat, sind andere Verwendungen des ersteren vermuthet worden, z. B. Verwandlung in Fett, Ueberführung in die Muskeln und functioneller Verbrauch daselbst u. dgl. Es fehlt durchaus an experimentellen Feststellungen.

c. Der Diabetes.

Während der Zuckergehalt des normalen Harns gering und zweifelhaft ist, giebt es eine Krankheit, bei welcher der Harn 4—12 pCt. Zucker enthält, und wegen zugleich stark vermehrter Harnmenge bis über 300 grm. Zucker in 24 Stunden ausführt, der Diabetes oder die Glycosurie.

Künstlich wird dieser Zustand auf einige Stunden erzeugt durch den Zuckerstich (Piqûre), eine mediane Verletzung am Boden des vierten Ventrikels, etwa in der Mitte zwischen Acusticus- und Vagusursprung (Bernard); weiter nach vorn macht die Verletzung nur Polyurie ohne Zuckerausscheidung (Diabetes insipidus), weiter nach hinten Zuckerharn ohne Polyurie. Ausserdem sind diabetische Zustände beobachtet bei Reizung des centralen Vagusendes (Bernard, Eckhard), des Depressor (Filehne, Laffont), beliebiger sensibler Nerven (Külz), nach Durchschneidung der vasomotorischen Bahnen der Leber (Schiff, Cyon & Aladoff), besonders der Splanchnici (v. Gräfe, Eckhard, übrigens nicht constant), Exstirpation des Plexus coeliacus (Lustig), auch nach Durchschneidung der Vagi (Eckhard u. A.), der Ischiadici (Külz), bei gewissen Vergiftungen (Curare, Amylnitrit, Phloridzin, bei Fröschen auch Strychnin), bei Einflössung sehr verdünnter Salzlösungen in die Blutgefässe (Bock & Hofmann), endlich nach vollständiger Exstirpation des Pancreas (v. Mering & Minkowski).

Die diabetische Zuckerausscheidung ist, ähnlich wie der Glycogen-

gehalt der Leber, sehr von der Nahrung abhängig; sie schwindet fast vollkommen, wenn letztere von Kohlehydraten frei ist (Pavy). Der Zuckerstich (und ebenso die Curarevergiftung) macht bei glycogenlosen Hungerthieren keine Zuckerausscheidung, dagegen tritt solche auf Zuckerzufuhr ein, während der Glycogenansatz in der Leber ausbleibt (Hermann & Dock, Luchsinger). Die nächstliegende Deutung des Diabetes ist also die Annahme einer Veränderung der Leber und andere Organe, durch welche deren Fähigkeit Zucker durch Umwandlung in Glycogen festzuhalten verloren geht, und schon vorhandenes Glycogen sich in Zucker verwandelt. Auch wenn Zucker aus Eiweiss entstehen kann, müsste doch angenommen werden, dass im Diabetes das Assimilationsvermögen für Zucker aufgehoben ist.

Der Diabetes durch Phloridzin (v. Mering) tritt auch bei entleberten Thieren, ferner auch nach langem Hungern, bei glycogenfreien Organen, auf, woraus allerdings auf Zuckerbildnng aus Eiweiss oder Fetten zu schliessen wäre. Die als Ursache des Diabetes in der Mehrzahl der Fälle anzunehmende Veränderung der Leber wird vielfach auf blosse Gefässerweiterung zurückgeführt (Bernard, Schiff) und die Zuckerstichstelle mit Bezirken des Gefässcentrums identificirt. Zweifelhaft ist, ob die Erweiterung auf Lähmung verengernder oder Reizung erweiternder Nerven beruht; beides scheint nach den obigen Versuchen vorzukommen. Die gleichzeitige Vermehrung der Harnmenge wird auf Gefässerweiterung der Nieren zurückgeführt, deren Eintritt von der Lage des Stiches abhängt (s. oben). Die Wirkung der Gefässerweiterung könnte darauf beruhen, dass das Blut so rasch die Leber durchströmt, dass der Zucker nicht zur Umwandlung in Glycogen Zeit findet (Luchsinger); doch reicht diese Annahme wegen des Verschwindens vorhandenen Glycogens nicht aus, sondern es muss auch eine Fermentbildung durch die Circulationsänderung vermuthet werden (Schiff). Für den Diabetes durch Injection verdünnter Salzlösungen kann eine Zerstörung von Blutkörperchen an der Fermentbildung betheiligt sein (vgl. p. 213); das Ferment geht hier mit in den Harn über (Plósz & Tiegel). — Gewisse Gifte, z. B. Arsenik, vernichten die Fähigkeit der Leberzellen Glycogen zu bilden (Salkowski); in Folge dessen geht injicirter Zucker in den Harn über (W. L. Lehmann, Luchsinger). Aehnlich wirkt Unterbindung des Ductus choledochus auf die Leber (Wickham Legg, v. Wittich). Nach Pancreasexstirpation ist die Leber stark verfettet (v. Mering & Minkowski). Der Curarediabetes wird meist auf Gefässerweiterung zurückgeführt; indess tritt er auch an entleberten Fröschen ein wie der Phloridzindiabetes (Langendorff); der Strychnindiabetes der Frösche (Schiff) ist an die Leber gebunden und beruht auf Reizung (Gürtler).

Der pathologische Diabetes ist noch mit zahlreichen anderen Stoffwechselveränderungen verbunden; z. B. enthält der Harn häufig β-Oxybuttersäure (Minkowski), ferner Aceton (Jaksch), wahrscheinlich nur als Zersetzungsproduct der ersteren, endlich viel Ammoniak; letzteres vermuthlich durch die Säuremengen von der Harnstoffbildung zurückgehalten (vgl. p. 161). Das Blut ist relativ arm an Kohlensäure, wahrscheinlich in Folge verminderten Alkaligehaltes (Minkowski).

Fünftes Capitel.

Der Stoffwechsel des Gesammt-Organismus.

Die speciellen Umsetzungen der Stoffe im Organismus sind, wie die vorstehenden Capitel ergeben, erst zum geringsten Theile aus directen Ermittelungen bekannt; durch die Untersuchung des stofflichen Verkehrs des Körpers mit der Aussenwelt lässt sich jedoch eine summarische Vergleichung der Einnahmen und Ausgaben gewinnen, welche Rückschlüsse auf die Umsetzungen im Organismus gestattet. Ein auf diesem Wege gewonnenes Resultat, nämlich dass im Organismus hauptsächlich Oxydationen stattfinden, ist schon in der Einleitung erwähnt worden. Die Ermittelungen über den äusseren Stoffverkehr haben aber ausserdem, wegen ihrer Beziehungen zu den Fragen der Ernährung, Ventilation, Excrementabfuhr u. dgl., unmittelbare practische Bedeutung.

Für jede vollständige Stoffwechselbeobachtung müssen Einnahmen und Ausgaben genau nach Menge und elementarer Zusammensetzung, und ebenso die Veränderungen des Körpergewichts ermittelt werden. Es ist klar, dass letztere gleich der Differenz zwischen Einnahme und Ausgabe sein müssen, und ebenso für jedes einzelne Element Gewinn oder Verlust des Körpers aus der Differenz seines Betrages in Einnahme und Ausgabe sich ergiebt.

Brauchbare Versuche müssen sich auf eine grössere Anzahl von Tagen erstrecken, weil die Einnahmen und Ausgaben zum Theil in Intervallen stattfinden, so dass ihre Zugehörigkeit zu einzelnen Perioden nicht mit Sicherheit anzugeben ist. Die Einnahmen (Nahrung) wählt man meist von ganz gleichmässiger und genau bekannter Zusammensetzung. Von den Ausgaben wird die respiratorische nach den p. 112ff. angegebenen Methoden, Harn und Koth durch genaues Aufsammeln und Analysiren bestimmt. Die Ausgabe durch Hornverluste (Haare, Epidermis etc.) sowie durch Schweiss kann in der Regel vernachlässigt werden; Milch und ähnliche progeniale Ausgaben kommen nur ausnahmsweise vor. Die tägliche Hornausgabe eines Mannes beträgt etwa (Moleschott) an Haaren 0,2 grm., Bart und Nägel 0,06 grm., Epidermis (wahrscheinlich zu viel) 14,4 grm.; die entsprechenden N-Mengen wären 0,03, 0,008 und 2,10 grm.

Geschichtliches. Die Idee, dass sich durch Wägung eine Bilanz von Einnahme, Ausgabe und Bestandänderung herausstellen müsse, war schon im 17. Jahrhundert, und früher, geläufig, und führte u. A. Sanctorius um 1600 zu der Erkenntniss, das ausser Harn und Koth noch eine viel beträchtlichere unmerkliche

Stoffausgabe (Perspiratio insensibilis) stattfinden müsse, d. h. die durch Lungen und Haut. Stoffwechsel-Untersuchungen im jetzigen Sinne sind aber erst im zweiten Drittel dieses Jahrhunderts angestellt worden. Eine einigermassen vollständige Uebersicht der Einnahmen und Ausgaben war erst nach der vollständigen Aufdeckung des respiratorischen Stoffwechsels (vgl. p. 104) sowie nach Kenntniss der wesentlichen Bestandtheile des Harns etc. und ihrer elementaren Zusammensetzung denkbar, und die ersten wirklichen Stoffwechselgleichungen wurden von Boussingault, Sacc, Valentin, Barral, Dalton, Liebig zwischen 1840 und 1850 gewonnen. Die wichtige Entdeckung der specielleren Bedeutung des Umsatzes stickstoffhaltiger Theile im Organismus und seiner Beziehung zur Harnstoffausscheidung verdankt man hauptsächlich Liebig, Bischoff und Voit. Die Untersuchungen über das andere Hauptproduct des Stoffwechsels, die Kohlensäure, sind p. 104 erwähnt.

1. Die Maasse des Stoffverbrauches.

Wir geben zunächst zwei Beispiele der Haushaltsbilanz für Mensch und Hund, beide bei reichlicher Ernährung (nach Pettenkofer & Voit).

1. Kräftiger Mann. Anfangsgewicht 69,290, Endgewicht 69,550 Kilo.

Gramm in 24 Stunden.		Wasser	C	H	N	O	Asche
Einnahmen:							
Fleisch	139,7	79,5	31,3	4,3	8,50	12,9	3,2
Eiweiss	41,5	32,2	5,0	0,7	1,35	2,0	0,3
Brod	450,0	208,6	109,6	15,6	5,77	100,5	9,9
Milch	500,0	435,4	35,2	5,6	3,15	17,0	3,6
Bier	1025,0	961,2	25,6	4,3	0,67	30,6	2,7
Schmalz	70,0	—	53,5	8,3	—	8,1	—
Butter	30,0	2,1	22,0	3,1	0,03	2,8	—
Stärke	70,0	11,0	26,1	3,9	—	29,0	—
Zucker	17,0	—	7,2	1,1	—	8,7	—
Salz	4,2	—	—	—	—	—	4,2
Wasser	286,3	286,3	—	—	—	—	—
Inspirirter Sauerstoff	709,0	—	—	—	—	709,0	—
		2016,3 =	—	224,0	—	1792,3	—
Summe der Einnahmen	3342,7		315,5	270,9	19,47	2712,9	23,9
Ausgaben:							
Harn	1343,1	1278,6	12,60	2,75	17,35	13,71	18,1
Koth	114,5	82,9	14,50	2,17	2,12	7,19	5,9
Exspiration	1739,7	828,0	248,60	—	—	663,10	—
		2189,5 =	—	243,30	—	1946,20	—
Summe der Ausgaben	3197,3		275,70	248,22	19,47	2630,20	24,0
Differenz Einn minus Ausgabe	+ 145,3	—	+39,8	+22,7	0	+ 82,7	−0,1

2. Hund von 33 Kilo:

Gramm in 24 Stunden.		Wasser	C	H	N	O	Asche
Einnahmen:							
Fleisch	1500,0	1138,5	187,8	25,9	51,0	77,2	19,5
Inspirirter Sauerstoff .	486,6	—	—	—	—	486,6	—
		1138,5 =	—	126,5	—	1012,0	—
Summe der Einnahmen .	1986,6		187,8	152,4	51,0	1575,8	19,5
Ausgaben:							
Harn	1061,0	920,5	30,3	7,9	50,3	35,9	16,1
Koth	40,1	28,8	4,9	0,7	0,7	1,5	3,4
Exspiration	910,6	365,3	149,3	1,5	—	394,5	—
		1314,6 =	—	146,1	—	1168,5	—
Summe der Ausgaben .	2011,7		184,5	156,2	51,0	1600,4	19,5
Differenz Einn. minus Ausgabe	— 25,1		+ 3,3	— 3,8	0	— 24,6	0

Man sieht aus den Tabellen, dass der im Körper verbrauchte Kohlenstoff zum bei weitem grössten Theile (90,2 pCt. beim Menschen, 80,9 pCt. beim Hunde) in der exspirirten Kohlensäure, der verbrauchte Stickstoff aber fast ganz im Harn (und zwar in dessen Harnstoff), gänzlich aber im Harn und Koth wiedererscheint. Kohlensäure und Harnstoff sind also die wichtigsten Maasse des Stoffverbrauches, und zwar kann die Kohlensäure als Maass des Verbrauchs organischer (kohlenstoffhaltiger) Substanzen überhaupt, Harnstoff als das Maass des Verbrauchs stickstoffhaltiger Substanzen, besonders als Maass des Eiweissconsums im Organismus betrachtet werden; genauer gilt als solches der gesammte Stickstoffgehalt in Harn und Koth. Berechnet man aus letzterem das zersetzte Eiweiss, und erscheint in den Excreten mehr Kohlenstoff als dem zersetzten Eiweiss entspricht, so muss noch eine andere kohlenstoffhaltige Substanz zersetzt sein, welche der Hauptmasse nach nur Fett sein kann; umgekehrt schliesst man, wenn die Excrete weniger Kohlenstoff enthalten, als dem Eiweissverbrauch entspricht, auf einen Fettansatz (Voit).

Der alte Streit, ob bei gleichbleibendem Körpergewicht sämmtlicher aufgenommene Stickstoff in den sensiblen Excreten (besonders Harn und Koth) wiedererscheint (Voit u. A.), oder ob ein sog. Stickstoff-Deficit existirt (Seegen), welches zur Annahme einer respiratorischen Stickstoff-Ausscheidung zwingen würde (vgl. p. 114), scheint jetzt zu Gunsten der ersteren Alternative entschieden; speciell für sehr eiweissreiche Kost wird noch das Vorhandensein eines Stickstoffdeficits

behauptet (Stohmann). Beim Schwitzen tritt natürlich wegen der Stickstoff-Ausgabe durch den Schweiss ein scheinbares Stickstoff-Deficit ein (Leube).

2. Einfluss der Nahrung auf den Stoffverbrauch.

a. Der Hungerzustand.

Bei vollständigem Nahrungsmangel leben Thiere und Menschen noch längere Zeit. Der Hungertod (oder Tod durch Inanition) tritt um so später ein, je wohlgenährter der Organismus im Beginn des Hungerns ist; die Winterschläfer, welche normal einen sehr langen Hungerzustand durchmachen, sind im Beginn desselben stark gemästet, am Schluss ungemein abgemagert. Fleischfresser vertragen den Hunger länger als Pflanzenfresser; beim Hunde ist 60tägiger Hunger beobachtet (Falck). Junge magere Tauben erliegen schon nach Verlust von $^1/_4$ ihres Körpergewichts (nach 3 Tagen), ältere fette dagegen erst nach Verlust der Hälfte (nach 13 Tagen) (Chossat).

Da die einzige Stoffaufnahme beim Hungern in dem eingeathmeten Sauerstoff besteht, welcher unmittelbar in der ausgeathmeten Kohlensäure grösstentheils wiedererscheint, ist nothwendig schon durch den Kohlenstoff der letzteren, ausserdem aber durch die fortdauernde Harnabsonderung (im Anfang wird auch Koth entleert) eine beständige Abnahme des Körpergewichtes bedingt. Die Ausgaben vermindern sich jedoch von Tag zu Tag, d. h. die mangelnde Zufuhr vermindert den Stoffverbrauch. Die Abnahme betrifft sowohl die Kohlensäure- als die Harnstoffausscheidung, dagegen fast gar nicht die Sauerstoffaufnahme (Finkler). Bei Pflanzenfressern nimmt jedoch der Harnstoff im Anfang zu, und der Harn wird sauer, d. h. der Pflanzenfresser verwandelt sich in einen Fleischfresser, da er nur von (seinen eigenen) thierischen Bestandtheilen zehrt. Die Abnahme des Verbrauches ist durch eine Verminderung der Leistungen ermöglicht: die Temperatur, sowie die Puls- und Athemfrequenz nehmen ab, und das Thier vermeidet jede entbehrliche Muskelanstrengung.

In Folge der Abnahme der Ausgaben sinkt das Körpergewicht in einer Curve von abnehmender Steilheit. Auch die Ausgaben selber nehmen nicht gleichmässig, sondern anfangs rascher ab, besonders die Harnstoffausscheidung, wodurch die Gewichtscurve gleichmässiger abfällt, als es sonst der Fall wäre. Man schliesst hieraus, dass ausser dem Fett auch ein zersetzbarerer Eiweissvorrath vorhanden ist, von dem anfangs vorzugsweise gezehrt wird, während später das eigentliche Organeiweiss angegriffen wird (Voit).

Sehr verwickelt sind die Umsatzprocesse während des Hungerns,

wenn reichlicher Fettvorrath vorhanden ist (s. oben). Die Stickstoffausfuhr (der Eiweissverbrauch) kann dann längere Zeit constant bleiben, ja sogar zunehmen (Falck). Letzteres tritt namentlich zu der Zeit ein, wo die Fettzersetzung wegen Erschöpfung des Vorrathes fast aufgehört hat (Rubner, Kuckein).

In der Leiche zeigt sich der Gewichtsverlust der einzelnen Körpertheile durchaus verschieden; am meisten geschwunden ist der Fettinhalt des Fettgewebes, oder kurzweg das Fett (Verlust 91—93 pCt.); weniger geben ab die Baucheingeweide und die Muskeln, und zwar die häufig gebrauchten weniger als die unthätigen; fast nichts dagegen das Gehirn (etwas mehr das Rückenmark). Das Blut und besonders dessen Hämoglobingehalt behält annähernd sein Verhältniss zum Körpergewicht. Dieser ungleiche Verlust deutet darauf hin, dass durch Vermittlung des Blutes zwischen den verschiedenen Organen eine gewisse intermediäre Aushülfe mit Material stattfindet, dass die mehr verbrauchenden Organe auch reichlicher versorgt werden. Im Blute selbst nimmt das Hämoglobin weit weniger ab als die übrigen festen Bestandtheile (Hermann & Groll).

Bei unzureichenden Nahrungsmengen tritt ein langsameres Verhungern ein, dessen Gang, soweit bekannt, dem der vollständigen Inanition gleich ist.

b. Zufuhr von Eiweiss allein.

Fleischfresser lassen sich durch blosses Eiweiss, z. B. ausgelaugtes Fleischpulver, mit Wasser, am Leben erhalten. Die wichtigsten Resultate der so angestellten Versuche sind folgende (Bischoff & Voit, Pettenkofer & Voit): 1. Die Stickstoffausscheidung ist um so grösser, je grösser die täglich zugeführte Eiweissmenge, der Eiweissverbrauch ist also von der Eiweisszufuhr abhängig. 2. Wird eine bestimmte Eiweisskost längere Zeit unterhalten, so setzt sich der Organismus mit derselben nach einiger Zeit ins Gleichgewicht, so dass nunmehr die Einnahme und Ausgabe von Stickstoff sich gleich sind. Ist das frühere Kostmaass ein kleineres gewesen, so wächst die Ausgabe nicht augenblicklich, sondern allmählich mit abnehmender Steilheit; während dieser Zeit überschreitet also die Einnahme die Ausgabe, der Organismus nimmt daher bis zur Herstellung des neuen Gleichgewichtszustandes an Eiweiss („Fleisch“) und an Gewicht zu. Umgekehrt nehmen nach dem Uebergang zu einem kleineren Kostmaass die Ausgaben nicht augenblicklich, sondern mit abnehmender Steilheit ab, so dass bis zum Gleichgewicht die

Ausgaben die Einnahmen überschreiten, also der Körper an Fleisch und Gewicht abnimmt. Jedem Kostmaass entspricht also ein anderer Fleischbestand (und Kräftezustand) des Thieres. Der Hungerstoffwechsel (s. oben) passt in dieses Schema; nur wird hier ein Gleichgewichtszustand begreiflicherweise nicht erreicht. 3. Auch die respiratorischen Grössen (O, CO_2) wachsen mit der Eiweisszufuhr. Die Berechnung des Fettverbrauchs (p. 219) ergiebt, dass die Eiweisszufuhr nicht allein den beim Hunger stattfindenden Fettverbrauch vermindern, sondern auch, wenn sie sehr bedeutende Grössen erreicht, einen Fettansatz bewirken kann.

Das Schema Fig. 22 diene zur Veranschaulichung des sub 2 Gesagten. Die Abscissen AA' bedeuten Zeiten, die Ordinaten der starken Curve das Körpergewicht oder dessen Eiweissbestand, die der feinen Curve die Grösse der täglichen Ausgabe, die der punctirten die Grösse der täglichen Einnahme. Die Einnahme wird

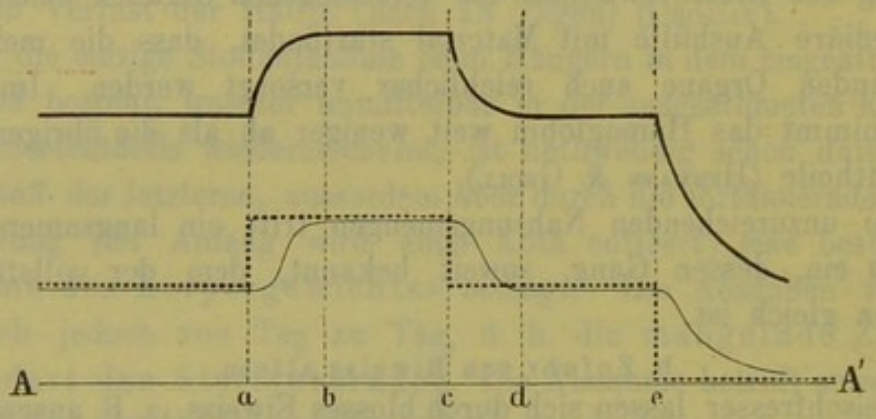


Fig. 22.

zur Zeit a plötzlich vergrössert, zur Zeit c plötzlich vermindert, zur Zeit e Null. $A\,a$, $b\,c$, $d\,e$ sind Gleichgewichtszustände, $a\,b$ Ausgleichungsperiode mit Zunahme der Ausgaben und des Bestandes, $c\,d$ Ausgleichungsperiode mit Abnahme der Ausgaben und des Bestandes, $e\,A'$ Hungerperiode, ebenfalls mit Abnahme beider. Die Veränderung des Bestandes ist natürlich an jedem Tage gleich der Differenz zwischen Einnahme und Ausgabe.

c. Zufuhr von Leim oder Collagen allein.

Bei blosser Leimnahrung gehen die Thiere unter Gewichtsabnahme zu Grunde, jedoch weit weniger schnell als beim Hungern. Die Stickstoffausfuhr ist stets grösser als dem zugeführten Leim entspricht. Man schliesst hieraus, dass der Leim zerstört wird, und den Eiweissconsum nicht verhindern, wohl aber vermindern kann; auch der Fettverbrauch ergiebt sich etwas geringer als beim Hungern (Voit). Aehnlich wie Leim soll auch Asparagin eiweisssparend wirken (Weiske, Zuntz), was aber bestritten wird (Voit).

d. Zufuhr von Fetten oder Kohlehydraten allein.

Blosse N-freie Nahrung wirkt kaum anders als vollständiges Hungern. Die Stickstoffausscheidung ist dieselbe wie beim Hungern (Frerichs), der Eiweissconsum wird also durch blosse Fett- oder Kohlehydratzufuhr nicht beeinflusst. Die Fettzersetzung geht ebenfalls so wie beim Hungern vor sich, jedoch findet bei genügend grosser Zufuhr kein Fettverlust des Körpers mehr statt (Voit).

e. Zufuhr von Eiweiss mit Fetten oder Kohlehydraten.

Durch den Zusatz N-freier organischer Nährstoffe zur Eiweisskost wird der Eiweissconsum vermindert (Bischoff, Botkin, Voit), so dass dem gleichen Eiweisskostmaass ein höherer Körperbestand entspricht, als ohne den N-freien Zusatz, und der letztere, zu einer bestehenden Eiweisskost hinzukommend, einen Fleischansatz hervorbringt; umgekehrt genügt zur Erhaltung eines gewissen Fleischbestandes eine geringere Eiweisskost mit, als ohne Fett- oder Stärkezusatz.

100 Theile Fett sind in dieser Hinsicht äquivalent etwa 240 Theilen Kohlehydrat und ersparen etwa 211 Theile Eiweiss; diese Zahlen sind annähernd umgekehrt proportional den Verbrennungswärmen (s. Cap. VI.), woraus sich ergiebt, dass der Werth der Hauptnährstoffe etwa nach ihrer Verbrennungswärme zu bemessen ist (Rubner), wobei indess zu berücksichtigen ist, dass eine gewisses Eiweissquantum überhaupt nicht vertretbar ist (s. sub d).

Bei Zusatz von Fett oder Kohlehydrat zum Eiweiss findet nicht allein eine Verminderung des Fettverlustes, sondern schon bei mässigen Gaben ein Fettansatz statt, welcher sich nicht allein aus der Rechnung, sondern auch durch die sichtbare Zunahme des Fettkörpers ergiebt. Ueber den Modus des Fettansatzes s. unten sub 7.

Dieselbe Wirkung wie Fette haben auch die Fettsäuren (vgl. p. 212), und anscheinend auch das Glycerin (Arnschink, J. Munk).

f. Einfluss der Wasser- und Salzzufuhr.

Die zugeführten Wassermengen gehen nicht einfach durch den Körper hindurch (vgl. p. 163), sondern haben möglicherweise auch Einfluss auf den Stoffumsatz; vermehrte Wasserzufuhr steigert die Harnstoffausscheidung, jedoch nur wenn sie die Harnmenge vermehrt, nicht wenn sie zum Ersatz von Wasserverlust durch Schweiss etc. dient. Ob diese Steigerung von vermehrtem Eiweissconsum (Voit), oder nur von beschleunigter Wegspülung vorhandenen Harnstoffs herrührt (Bidder & Schmidt, J. Meyer), ist noch nicht entschieden; für ersteres spricht die anhaltende Vermehrung bei dauernd hoher Wasserzufuhr. Bei vollständiger Entziehung des Wassers, d. h. auch des in den festen Nahrungsmitteln enthaltenen (Schuchardt), nehmen die

Thiere sehr bald auch nichts Festes, bei Entziehung aller festen Nahrung (Bischoff & Voit, Chossat) sehr bald auch kein Wasser mehr auf, so dass beides de facto dem vollständigen Hungern gleichkommt.

Die Zufuhr der die Asche der Gewebe, und namentlich der Excrete, bildenden Salze ist fast so unentbehrlich wie die des Wassers; bei Fütterung mit ausgelaugten Nahrungsmitteln (Salzhunger) gehen die Thiere in wenigen Wochen unter Erscheinungen von Schwäche und Lähmung zu Grunde (Forster). Dabei nimmt die Ausscheidung von Salzen stark ab, und hört zum Theil ganz auf, und zwar zu einer Zeit, wo die Gewebe noch grosse Mengen der betr. Salze enthalten. Mangelnde Kalkzufuhr soll Knochenbrüchigkeit hervorbringen (Chossat), und macht bei jugendlichen Thieren Rachitis (E. Voit); mangelnde Eisenzufuhr bewirkt Hämoglobinmangel, Blässe etc. (v. Hösslin).

Die Aschensalze, sowie das Eisen, die Kieselsäure etc., werden als natürliche Bestandtheile der Nahrungsmittel und des Trinkwassers aufgenommen. Als besonderer Stoff wird nur das Kochsalz genossen, von dessen Menge die Harnstoffausscheidung in ähnlicher Weise abhängig ist wie vom Wassergenuss, vielleicht weil Salzgenuss auch den Wassergenuss steigert. Dass bei Verminderung der Kochsalzzufuhr unter eine gewisse Grenze die Harnstoffausscheidung wegen Vermehrung des Eiweissumsatzes steige (Klein & Verson), wird bestritten (Forster).

Auch von vielen anderen Salzen, z. B. Salpeter, Borax, essigsaures und phosphorsaures Natron, Salmiak, kohlensaures Ammoniak, ist bei grösseren Dosen eine Steigerung der Harnstoffausscheidung nachgewiesen; vom Glaubersalz ist eine Verminderung behauptet (Seegen), welche jedoch bestritten wird (Voit); neuerdings wird sogar Vermehrung angegeben (Zuntz & v. Mering). Auch essigsaures und phosphorsaures Natron sollen vermindernd wirken (J. Meyer). Vom kohlensauren Natron wird die Vermehrung ebenfalls bestritten (A. Ott) und behauptet (J. Meyer).

Von anderen Stoffen mag hier noch Folgendes angeführt werden. Die Wirkung des Alkohols ist sehr streitig; nach der Mehrzahl der Angaben scheinen kleine Dosen die Stickstoff- und Kohlensäureausscheidung zu vermindern, grosse beide zu steigern. Chinin vermindert den Stoffverbrauch (Schulte), was aber neuerdings bestritten wird (Oppenheim); ersteres wird auch von anderen sog. antipyretischen Substanzen behauptet. Benzoësaures und salicylsaures Natron werden als steigernd bezeichnet (H. Virchow). Von arseniger Säure wird ebenfalls eine Herabsetzung der N- und CO_2-Ausscheidung behauptet (Schmidt & Stürzwage), aber bestritten (Voit). Aehnliches gilt von Cocain, Kaffee, Thee, Quecksilbersalzen etc. Phosphor steigert die N-Ausscheidung, vermindert dagegen die CO_2-Ausscheidung, vielleicht wegen Fettablagerung. Die Wirkung der Opiumalkaloide ist durchaus streitig.

3. Einfluss der Athmung auf den Stoffverbrauch.

Die Angabe, dass die Energie der Athembewegungen auf den Stoffwechsel direct einwirke, hat sich durch neuere Versuche als unrichtig erwiesen; die gesteigerte Ventilation kann zwar momentan durch Aenderung des Gasgehaltes im Blute eine gewisse Vergrösserung der O-Aufnahme und CO_2-Ausscheidung bewirken, aber nicht auf die Dauer. Während bestehender Apnoe (p. 132f.) ist die Sauerstoffaufnahme nicht grösser als sonst (Pflüger mit Finkler & Oertmann). Anhaltend verminderte Sauerstoffzufuhr (z. B. durch langsame Kohlenoxydvergiftung, Aufenthalt in stark verdünnter Luft u. dgl.), von der man früher annahm, dass sie den Umsatz vermindere, oder wenigstens zur Ausfuhr unoxydirten Materials (Zucker etc.) führe, vermindert nicht nur nicht den Eiweissumsatz (Senator), sondern vergrössert ihn sogar (Fränkel, Levy, Fränkel & Geppert), eine Thatsache, welche weiter unten (sub 7) ihre Verwendung finden wird. Da jedoch nach neueren Versuchen verminderter Sauerstoffgehalt der geathmeten Luft die Sauerstoffaufnahme und auch die Kohlensäureausgabe vermindert (Zuntz & Kempner), so ist anzunehmen, dass der gesteigerte Eiweissconsum durch Verminderung anderer Verbrennungen übercompensirt wird. Vermehrter Sauerstoffgehalt der Luft lässt keine Vermehrung des Umsatzes erkennen (Lukjanow).

4. Einfluss der Temperatur auf den Stoffverbrauch.

Bei kaltblütigen Thieren ist der respiratorische Gaswechsel um so höher, je höher die umgebende und in Folge dessen die innere Temperatur; bei Fröschen z. B. ist der Umsatz bei 1° nahezu Null, bei 36° gleich dem der Warmblüter (Moleschott, Regnault & Reiset, Pflüger & Schulz). Warmblütige Thiere verhalten sich nur dann ebenso, wenn ihre Eigenwärme sich mit der umgebenden Temperatur ändert, d. h. wenn ihre Regulationsgrenzen (vgl. Cap. VI.) überschritten werden (Ludwig & Sanders-Ezn, Erler), oder wenn durch Rückenmarksdurchschneidung, Curarisirung u. dgl. gewisse nervöse Einflüsse beseitigt sind (Pflüger, Velten). Unter normalen Verhältnissen dagegen, wo der Warmblüter seine Temperatur unabhängig von der äusseren behauptet, ist der Gaswechsel um so grösser, je niedriger die letztere ist (Crawford, Lavoisier, Berthollet, Vierordt, Liebermeister, Pflüger mit Röhrig, Zuntz, Colasanti und Finkler).

Hieraus ist zu schliessen, dass die thierischen Umsetzungen, sobald die Gewebe sich selbst überlassen sind, dem allgemeinen Naturgesetze folgen, dass die Wärme die chemischen Processe beschleunigt.

Beim Warmblüter sind jedoch Einrichtungen vorhanden, durch welche die äussere Temperatur den Stoffumsatz um so stärker macht, je niedriger sie ist, und zwar durch Vermittelung des Nervensystems (Pflüger). Höchstwahrscheinlich bildet die Haut, vermöge ihres Temperatursinns, den Angriffspunct dieses Einflusses, und die Organe, in welchen hauptsächlich der Umsatz durch Einwirkung von Wärme auf die Haut vermindert, von Kälte erhöht wird, scheinen in erster Linie die Muskeln zu sein, wofür die Wirkung des Curare (s. oben) spricht; auch bilden die Muskeln unter den Geweben mit regem Stoffumsatz die Hauptmasse. Der Eiweissverbrauch wird durch die Temperatur beim Warmblüter nicht verändert (Liebermeister, Senator, Voit). Ueber das Fieber und dessen Theorie s. Cap. VI.

5. Einfluss der Leistungen auf den Stoffverbrauch.

Schon in der Einleitung ist ausgeführt, dass jede Arbeitsleistung mit einem Stoffumsatz verbunden sein muss. Direct ist in dieser Hinsicht Folgendes für den Umsatz des Gesammtorganismus festgestellt:

1. Die Muskelarbeit steigert sowohl den Sauerstoffverbrauch als die Kohlensäurebildung (Lavoisier & Séguin, Vierordt, Scharling, Regnault & Reiset), also den Stoffverbrauch im Allgemeinen. Der respiratorische Quotient wird durch Arbeit erhöht und kann grösser als 1 werden (vgl. p. 119).

2. Die Frage, ob auch der Eiweissverbrauch durch Muskelarbeit gesteigert wird, ist bis in die neueste Zeit streitig, und wird bei der Muskelphysiologie (Cap. VII.) erörtert werden.

3. Im Schlafe, wo sämmtliche Bewegungen ausser Herz- und Athembewegung auf ein Minimum reducirt sind, ist der Gaswechsel bedeutend herabgesetzt (Scharling, Pettenkofer & Voit u. A.), ohne Aenderung der Harnstoffausscheidung; ferner ist er beim Aufenthalt im Lichte grösser als im Dunklen (Moleschott, Pflüger & v. Platen u. A.); ausser den Retinareizen wirken auch Hautreize, z. B. Salzbäder, Senfteige, erhöhend (Röhrig & Zuntz, Paalzow), und der oben sub 4 erwähnte analoge Einfluss der Kälte gehört wahrscheinlich ebenfalls hierher; man vermuthet dass alle diese Einflüsse lediglich durch die Muskeln vermittelt werden. Ein Einfluss geistiger Arbeit auf den Stoffumsatz ist bisher nicht genügend experimentell festgestellt, und wird in Abrede gestellt (Speck).

Der erwähnte Einfluss des Lichtes soll auch nach Exstirpation der Augen, also durch Wirkung auf die Haut, noch merklich sein, und sogar am Gaswechsel ausgeschnittener Gewebe auftreten; rothes Licht soll weniger wirksam sein als

blaues, violettes und weisses (Moleschott & Fubini). Im Dunkeln sollen Tauben den Hungerzustand länger ertragen (Adducco).

6. Einige andere Einflüsse auf den Stoffverbrauch.

Die Vergleichung des Stoffumsatzes verschiedener Thiere für gleiche Zeiten und Thiergewichte ergiebt einen sehr grossen Einfluss der Thierart; es existiren jedoch fast nur über den Gaswechsel brauchbare Vergleichswerthe. Im Allgemeinen haben grössere Thiere geringeren Gaswechsel, Warmblüter grösseren als Kaltblüter, Vögel grösseren als Säugethiere.

Als Beispiel diene die folgende Zusammenstellung, welche zugleich Anhaltspuncte für die absoluten Zahlen der Gaswechselgrössen liefert. Alle Zahlen gelten für den Ruhezustand.

Thierart.	Gaswechsel pro Kilo Thier in 1 Stunde				Beobachter
	Sauerstoff		Kohlensäure		
	grm	Liter	grm.	Liter	
Mensch min. . .	0,461	0,322	0,535	0,271	Speck.
„ max. . .	0,601	0,420	0,717	0,364	„
Pferd	0,553	0,394	0,776	0,393	Boussingault.
Kuh	0,460	0,328	0,631	0,320	„
Schaf	0,490	0,343	0,671	0,341	Reiset.
Schwein	0,561	0,392	0,661	0,336	„
Hund	1,016	0,911	1,325	0,674	Regnault & Reiset.
Katze max. . . .	1,356	0,947	1,397	0,710	Hzg. Carl Theodor z. Bay.
Kaninchen	0,987	0,690	1,244	0,632	Regnault & Reiset.
Maus	—	—	6,455	3,282	Pott.
Murmelthier im Winterschlaf .	0,048	0,034	0,037	0,019	Regnault & Reiset.
Huhn	1,057	0,739	1,403	0,714	„
Grünfink	13,000	9,091	13,590	6,909	„
Sperling	9,595	6,710	10,492	5,335	„
Frosch min. . . .	0,063	0,044	0,045	0,031	„
„ max. . . .	0,105	0,073	0,081	0,058	„
Eidechse	0,065	0,045	0,063	0,032	„
Süsswasserfische min.	—	0,015	—	0,026	Jolyet & Regnard.
„ max.	—	0,148	—	0,120	„
Seefische min. . .	—	0,047	—	0,043	„
„ max. . .	—	0,171	—	0,275	„
Insecten min. . . .	0,687	0,480	0,767	0,391	Regnault & Reiset.
„ max. . . .	1,170	0,818	1,189	0,605	„
Mollusken min. . .	—	0,012	—	0,009	Jolyet & Regnard.
„ max. . .	—	0,044	—	0,038	„
Regenwurm . . .	0,101	0,071	0,108	0,055	Regnault & Reiset.
Blutegel max. . . .	—	0,040	—	0,036	Jolyet & Regnard.

Ferner ergiebt sich aus zahlreichen Vergleichungen, dass Alter

und Geschlecht grossen Einfluss auf den Stoffumsatz haben. Der Gaswechsel ist beim Manne grösser als beim Weibe, beim Kinde grösser als beim Erwachsenen, und bei letzterem im kräftigsten Lebensalter am grössten. Kräftige Constitutionen haben ferner grösseren Stoffumsatz. Während des Tages zeigt sich ein erhöhender Einfluss der Verdauungsperioden, und ein (schon erwähnter) vermindernder der Nacht- und Schlafzeit. Die Vermehrung der Stickstoffausgabe tritt schon in den ersten beiden Stunden nach der Mahlzeit hervor (Feder), das Maximum stellt sich aber erst später ein (Oppenheim). Schwangerschaft erhöht den Gaswechsel.

Sehr erheblich vermindert, ja sogar unter den des Kaltblüters, ist, wie die Tabelle zeigt, der Stoffumsatz im Winterschlaf (vgl. auch Cap. VI.).

7. Zur Theorie des Stoffumsatzes.

Da im Blute selbst bisher keine Umsatzprocesse mit irgend welcher Sicherheit beobachtet sind, so müssen die Gewebe als Sitz dieser Processe betrachtet werden. Die Ursachen des Stoffumsatzes hängen ohne Zweifel innig mit den noch unverständlichen Lebenseigenschaften der Zellen zusammen, und sind noch gänzlich unbekannt. Insbesondere sind die Theorien, welche die Ursache des Umsatzes in dem oxydirenden Angriffsvermögen des Sauerstoffs, resp. seiner Modification als Ozon, sahen, als widerlegt zu betrachten; denn erstens ist der Umsatz von der Energie der Athmung unabhängig (p. 225), zweitens deuten viele Verhältnisse darauf hin, dass die Kohlensäurebildung ein von der Sauerstoffaufnahme völlig getrennter Act ist. Zuerst ergab sich bei den Muskeln, dass ihre bei Contraction und Erstarrung auftretende Kohlensäurebildung völlig unabhängig von der Gegenwart von Sauerstoff, also als Resultat eines Spaltungsprocesses zu betrachten ist; die Sauerstoffaufnahme konnte also nur mit der Synthese der spaltbaren Substanzen in Zusammenhang stehen. Diese, alsbald auch auf Nerven und Drüsen ausgedehnte Ansicht vom Lebensprocess (Hermann) ist später verallgemeinert und weiter ausgebildet worden (Pflüger), namentlich auf Grund der Beobachtung, dass nicht bloss die musculären Processe, sondern der ganze Lebensvorgang kaltblütiger Thiere bei völliger Abwesenheit von Sauerstoff sich vollziehen kann. Speciellere Hypothesen über den Modus der Spaltung und Regeneration können hier nicht wiedergegeben werden; nur das sei erwähnt, dass vermuthlich gewisse Spaltungsproducte für die Regeneration wieder verwendet werden (Hermann, Pflüger), wodurch zugleich erklärlich wird,

warum Mangel an dem für die Regeneration nöthigen Sauerstoff (s. oben) solche Producte zu weiterem Zerfall verurtheilen und so den Stoffverbrauch steigern kann (vgl. oben p. 225).

Da die Umsatzprocesse mit den Functionen der organisirten Elemente innig zusammenhängen, letztere aber vielfach durch das Nervensystem beeinflusst werden, so ist auch eine sehr allgemeine Abhängigkeit des Stoffumsatzes von den Nerven denkbar. Speciell ist eine solche an den Muskeln und Drüsen erwiesen, aber auch an anderen Geweben nicht unwahrscheinlich, so dass z. B. die nervöse Regulation, welche oben sub 4 erwähnt ist, keineswegs auf die Muskeln beschränkt zu sein braucht. Ueber Wirkungen gewisser Hirnverletzungen s. Cap. XI.

Am schwierigsten ist es zu erklären, warum der Umsatz, besonders derjenige der Eiweissstoffe, ausser von den Functionen, auch von der Zufuhr in so hohem Grade abhängt. Man nahm früher an, dass das über den unmittelbaren Bedarf zugeführte Eiweiss sofort, ohne Gewebsbestandtheil geworden zu sein, im Blute verbrannt werde, und bezeichnete dies als Luxusconsumption (C. G. Lehmann, Frerichs, Bidder & Schmidt); jedoch spricht hiergegen, ausser den allgemeinen Bedenken gegen die Annahme von Verbrennungen im Blute (s. oben), der Umstand, dass es keinen festen Bedarf giebt, sondern Zustand und Bedarf des Organismus in schon angegebener Weise von der Zufuhr abhängig sind. Eine andere Theorie lässt in den Geweben selbst hauptsächlich das gelöste „circulirende“ und in seiner Menge von der Zufuhr abhängige Eiweiss unter dem Einfluss der Zellen verbrannt werden, während das unlöslich gewordene „Organeiweiss“ mehr stabil sei und nur langsam in seinem Bestande sich dem ersteren anpasse (Voit). Als directer Beweis hierfür wird angeführt, dass transfundirtes Blut, also gleichsam ein eingeführtes Gewebe, die Harnstoffausscheidung kaum merklich steigert, wohl aber transfundirtes Serum oder verfüttertes Blut (Tschiriew, Forster); gegen die Annahme eines zersetzbareren circulirenden Eiweisses spricht jedoch, dass der Gaswechsel entbluteter Frösche nicht merklich geringer ist als derjenige gewöhnlicher (Pflüger & Oertmann). Andere schreiben auch grade im Gegentheil dem organisirten oder „lebenden“ Eiweiss ausschliesslich die Fähigkeit zur Zersetzung, in Form der schon oben erwähnten Spaltung, zu (Pflüger).

Im Sinne der Luxusconsumption wird von Einigen die weitgehende Spaltung eines Theils des Eiweisses im Darm zu Leucin, Tyrosin etc gedeutet. Manche

betrachten sogar die Peptone als einen zu directer Verbrennung bestimmten Theil des genossenen Eiweisses (vgl. p. 211). Die Steigerung des Gaswechsels durch Einfuhr von Nährstoffen (p. 222) tritt nicht ein, wenn dieselben direct in die Gefässe injicirt werden (Zuntz mit v. Mering, Wolfers und Pothast), woraus man geschlossen hat, dass jene Steigerung nur von der Darmthätigkeit herrühre. Jedoch bleibt sie umgekehrt unter gewissen Umständen aus, auch wenn die Nahrung auf natürlichem Wege zugeführt wird; die Darmthätigkeit an sich macht also keine Umsatzsteigerung (Rubner).

Jedenfalls fehlt es vor der Hand an einer befriedigenden, alle Thatsachen umfassenden Theorie. Die nächstliegende Erklärung für das Gesetz, dass der Organismus sich (zunächst für den Stickstoff) mit jedem Kostmaass ins Gleichgewicht setzen kann, wäre die, dass die Ausgaben stets dem Bestande proportional bleiben. Hieraus liesse sich eine sehr exacte mathematische Theorie entwickeln, welche zu jener Folgerung führt. (Die Curven der Fig. 22 würden dann Exponentialcurven.) Allein diese Annahme scheitert an der Thatsache, dass der erste Fleischtag nach einer Hungerperiode die Harnstoffausscheidung sofort enorm (z. B. auf das 6fache) steigert, während doch der Bestand an Fleisch unmöglich schon in diesem Verhältniss gestiegen sein kann; und ähnliches zeigt sich auch nach anderen plötzlichen Koststeigerungen (Voit). Solche Erscheinungen werden kaum anders als durch eine Art von Luxusconsumption erklärt werden können, mag man dieselbe in den Darm, in das Blut oder in das gelöste Eiweiss der Gewebe verlegen.

Die Fettbildung.

Eine andere Schwierigkeit für die Theorie des Stoffumsatzes bildet die bei reichlicher Nahrung auftretende Fettbildung (Mästung), deren nähere Bedingungen oben angegeben sind. Das Fett bildet hiernach einen in den Perioden des Nahrungsüberflusses abgelagerten Vorrath spannkraftreicher Substanz, von welchem in Zeiten der Noth in erster Linie gezehrt wird.

Eine ziemlich unbestrittene Fettquelle ist das in der Nahrung enthaltene Fett, welches unter günstigen Umständen (p. 223) Fettansatz herbeiführt. Dass es wirklich direct selber zum Ansatz gelangen kann, wird dadurch bewiesen, dass ungewöhnliche Nahrungsfette, z. B. Leinöl, sich im Körperfett nachweisen lassen (Lebedeff). Die Frage, ob auch Fettsäuren und Seifen als Fett assimilirt werden, ist p. 211f. behandelt.

Nächstdem wird eine Fettbildung aus Eiweiss ziemlich allgemein angenommen. Die chemische Möglichkeit einer solchen ist nicht vollkommen verständlich, da von Fettsäuren nur Capronsäure (Leucin) als Bestandtheil des Eiweissmolecüls bekannt ist; das Glycerin könnte aus anderen Quellen stammen, so gut wie bei der Fettbildung aus Seifen. Für die Fettbildung aus Eiweisskörpern wird angeführt: a) Die Entstehung des Leichenwachses (Fettwachs, Adipocire) bei

der Verwesung von Leichen in wasserhaltigem Terrain, also bei mangelhaftem Sauerstoffzutritt (auch künstlich unter ähnlichen Bedingungen erreichbar, z. B. durch monatelanges Bespülen von Fleisch mit Wasser bei Luftabschluss, Kratter, K. Lehmann, E. Voit). Die eiweissreichen Gewebe (Muskeln, Haut) verwandeln sich in eine schmelzbare, fettartige Substanz. b) Das Auftreten von Stearin im Körper, wenn neben Eiweiss eine stearinfreie Fettart (Palmöl) im Futter gereicht wird (Subbotin). c) Fettansatz unter Umständen, wo weder der Fett- noch der Kohlehydratgehalt der Nahrung zu seiner Erklärung gross genug ist (Voit u. A.).

Andere für Fettbildung aus Eiweisskörpern u. dgl. angeführte Erscheinungen, z. B. die vermeintliche Fettbildung in Milch und Käse (p. 173), sind widerlegt, andere, wie die fettige Degeneration stickstoffreicher Organe, haben keine volle Beweiskraft, weil sie nur zeigen, dass an einem Orte im Organismus, der also mit allen übrigen in stofflichem Verkehr steht, statt des einen ein anderer Körper auftritt; dies kann natürlich nicht sicherstellen, dass auch letzterer aus ersterem hervorgeht. So wurde auch eine Zeit lang unter den Beweisen für die Fettbildung aus Eiweisskörpern angeführt, dass fettlose Krystalllinsen und andere stickstoffhaltige Körper, in die Bauchhöhle lebender Säugethiere eingebracht, nach einiger Zeit sehr fettreich waren und an Stickstoff verloren hatten. Allein Controllversuche mit ganz indifferenten porösen Körpern, Holz, Hollundermark etc., zeigten, dass auch diese sich in der Bauchhöhle lebender Thiere mit Fett imprägnirten; wahrscheinlich durch Einwanderung und Verfettung von Lymphkörperchen.

Eine andere Quelle der Fettbildung liefern nach Manchen die Kohlehydrate; obwohl die Umwandlung von Kohlehydraten in Fette ein Reductionsprocess wäre, wenn nicht etwa die Kohlehydrate nur das Glycerin liefern, so werden doch folgende Erfahrungen für diesen Vorgang angeführt: a) die Bienen liefern bei reiner Zuckerfütterung einen fettartigen Körper, das Wachs; b) eine an Kohlehydraten reiche Nahrung macht den Körper fett (Mästung, s. oben); besonders zeigt sich hierbei unmittelbar eine starke Fettanhäufung in der Leber (Tscherinoff). Diese Thatsachen lassen sich aber auch so erklären, dass die Oxydation der leicht verbrennlichen Kohlehydrate die Verbrennung von Fett oder fettbildenden Körpern (z. B. Eiweisskörpern) beeinträchtigt. Der Umstand endlich, dass in Früchten (Oliven) sich Fette aus Kohlehydraten (Mannit) bilden, beweist nichts für einen ähnlichen Vorgang im Thiere.

Die Meisten halten jetzt die Fettbildung aus Eiweiss für die einzige neben der aus genossenem Fett; denn in allen bekannten Fällen, selbst bei der enormen Fettbildung milchender Kühe, reicht das Fett und Eiweiss der Nahrung aus, die ganze Menge des Fettes zu liefern. Dagegen

lässt sich die Wachsbildung der Bienen bei blossem Zuckergenuss kaum ebenfalls durch vorräthiges Eiweiss erklären, da der Eiweissgehalt der Thiere dabei nicht merklich abnimmt (Erlenmeyer & v. Planta). Die Mästung mit Kohlehydraten gelingt nur bei gleichzeitiger Eiweissfütterung (Voit, Weiske & Wildt). Fleisch kann etwa 11 pCt. seines Gewichts Körperfette liefern (Pettenkofer & Voit). Das aus Eiweisskörpern (wahrscheinlich in den Geweben) abgespaltene Fett zeigt keine anderen Ablagerungsstätten als das direct genossene; am stärksten geht es in das subcutane Gewebe über (Forster).

Die Fettbildung aus Eiweiss würde besagen, dass dasselbe nicht vollständig verbrannt würde, sondern unter Umständen einen werthvollen Rest im Körper zurückliesse. Manche nehmen an (Hoppe-Seyler, Pettenkofer & Voit), dass diese Spaltung stets stattfindet, das gebildete Fett aber weiter verbrannt wird, wenn nicht andere leicht oxydable Stoffe (Kohlehydrate, Nahrungsfett) dasselbe vor der Oxydation schützen.

Das Fettgewebe, besonders das mesenteriale, ist nicht als einfaches Bindegewebe zu betrachten, dessen Zellen mit Fett erfüllt sind (Virchow), sondern als drüsenartiges Organ mit besonderen Gefässen, welches beim Menschen schon frühzeitig vom Bindegewebe umwachsen wird (Toldt, Rollett).

Ueber die Vertheilung des Fettes auf die Organe bei fetten und mageren Thieren giebt folgender Auszug aus einer Tabelle von Pfeiffer Aufschluss (in Procenten der trocknen Organe):

Trockne Organe:	Hund		Kaninchen		Henne	
	fett	mager	fett	mager	fett	mager
Herz	29,69	21,89	27,31	25,69	14,91	12,22
Leber	18,48	8,26	11,88	32,81	31,33	10,82
Muskel	34,83	9,24	15,83	13,21	16,67	14,39
Knochen	14,86	15,31	16,88	16,00	21,39	6,49
Intermusculäres Bindegewebe	88,44	76,92	86,15	82,65	82,07	—
Bauchhöhleninhalt	72,50	69,51	88,61	68,19	96,32	35,88
Haut	40,72	14,42	6,74	2,79	83,91	42,49
Unterhautbindegewebe	92,13	85,45	89,07	79,69		
Rest (ohne Hirn und Rückenmark)	25,40	13,63	22,84	31,59	27,71	17,84

8. Der Stoffersatz durch die Nahrung.

a. Die Ernährungstriebe.

Der Ersatz der durch den Stoffverbrauch bedingten Verluste geschieht durch die Aufnahme der Nahrung und des Sauerstoffs; die letztere, continuirlich erfolgende, ist schon besprochen, die erstere geschieht in willkürlichen Intervallen, die jedoch meist so klein sind, dass Verdauung und Aufsaugung, wenigstens bei Tage, kaum unterbrochen werden. Angeregt wird die Aufnahme durch gewisse, noch

nicht hinreichend erklärte Empfindungen, Hunger und Durst, welche das Bedürfniss des Organismus nach Nahrung anzeigen. Die Sinnesorgane, in denen sich das Bedürfniss des Gesammtorganismus als Empfindung geltend macht, sind gewisse Theile des Verdauungsapparats.

Der Durst, ein Gefühl von Trockenheit und Brennen im Schlunde, wird hervorgerufen durch Massermangel der Gaumen- und Rachenschleimhaut. Dieser Wassermangel ist gewöhnlich eine Theilerscheinung allgemeinen Wassermangels im Organismus, kann aber auch örtlich durch Austrocknung (Durchstreichen trockener Luft) oder sonstige Wasserentziehung (Genuss hygroscopischer Salze) entstehen. Gestillt wird das Gefühl gewöhnlich durch örtliche Befeuchtung der genannten Theile, welche meist durch Trinken geschieht, so dass zugleich der Gesammtorganismus Wasser erhält; — aber auch anderweite Wasserzufuhr (z. B. durch Einspritzen von Wasser in die Venen) löscht den Durst, entsprechend seiner Entstehung durch allgemeinen Wassermangel.

Der Hunger dagegen, eine drückende, nagende Empfindung, deren Sitz nicht genau angegeben werden kann, ist, wie es scheint, eine Empfindung von Leere im Verdauungsapparat; wenigstens wird er durch Anfüllung selbst mit unverdaulichen Dingen gestillt. Später tritt freilich in diesem Falle eine vom gewöhnlichen Hunger verschiedene, ganz räthselhafte Empfindung von allgemeinem Nahrungsbedürfniss ein. Die bisherigen Erklärungsversuche für die Entstehung einer Empfindung durch Leere sind ungenügend, und können um so mehr übergangen werden, als sie die Empfindung in den Magen verlegen, während viele den Hunger eher im Rachen empfinden.

Die Nerven, welche das Durstgefühl vermitteln, sind wahrscheinlich die des Gaumens und Rachens (Trigeminus, Vagus, Glossopharyngeus) oder einzelne derselben, die für den Hunger sind noch gänzlich unbekannt. Durchschneidung der Vagi, der Splanchnici hebt die Fresslust bei Thieren nicht auf.

b. Begriff und Quelle der Nahrungsstoffe und Nahrungsmittel.

Die Elemente der Nahrung müssen im Allgemeinen dieselben sein wie die Körperelemente (p. 12), wenn sie den Verlust der letzteren ersetzen sollen. Indessen genügt die Zufuhr dieser Elemente im isolirten Zustande nicht zur Ernährung, weil sie theils zur Aufnahme in das Blut untauglich sind, theils, wenn sie auch aufgenommen sind, doch ihre Synthese zu den chemischen Verbindungen, welche sie ersetzen sollen, im Organismus nicht ausführbar ist. Es können daher als Nahrungsstoffe im Allgemeinen nur chemische Verbindungen benutzt werden, und zwar nur solche, welche die folgenden Bedingungen

erfüllen: 1. die Verbindung muss zur Aufnahme in das Blut oder den Chylus direct oder nach der Vorbereitung durch die Verdauungsvorgänge geeignet (verdaulich) sein; 2. sie muss einen unorganischen oder organischen Bestandtheil des Organismus direct ersetzen oder im Körper in einen solchen sich verwandeln, oder als Ingrediens zum Aufbau desselben verwandt werden können; 3. weder sie selbst, noch eines ihrer etwaigen Umwandlungsproducte darf Eigenschaften besitzen, welche den Bestand oder die Thätigkeit irgend eines Körperorgans beeinträchtigen (derartige Stoffe werden Gifte genannt).

Kaum ein einziger der Nahrungsstoffe wird für sich allein, fast alle werden in gewissen natürlichen Gemengen genossen, welche man Nahrungsmittel nennt; es sind meist pflanzliche oder thierische Gewebe oder Theile von solchen. Auch diese werden meist noch künstlich mit einander vermischt und, theils zur leichteren Verdauung, theils zur Erhöhung des Wohlgeschmacks, auf mannigfache Weise zubereitet. Solche zubereitete Gemenge von Nahrungsmitteln nennt man Speisen.

Bei der Mischung von Nahrungsmitteln zu Speisen ist die Zufügung eines sog. Gewürzes wesentlich, d. h. eines Stoffes, welcher durch gewisse reizende Eigenschaften zur reflectorischen Anregung der Absonderung der Verdauungssäfte (Speichel, Magensaft etc.) besonders geeignet ist; das gewöhnlichste Gewürz ist das Kochsalz (welches aber vielleicht auch als Nahrungsstoff eine Rolle spielt, s. p. 224). Die Zubereitungen der Speisen (Kochen, Braten, Backen etc.) haben besonders zum Zweck, der Verdauung durch Vorwegnahme einiger ihrer Verrichtungen, z. B. durch Lösung des Löslichen, Löslichmachen des Unlöslichen, Auflockern des Compacten, Zersprengen unverdaulicher Hüllen, Vorschub zu leisten.

Wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, zerfallen die Nahrungsstoffe in zwei natürliche Gruppen, welche beide nothwendig in der Nahrung vertreten sein müssen. Die erste, welche zum Ersatz unoxydabler Körperbestandtheile dient, ist die unorganische Nahrung und besteht wesentlich aus Wasser und Salzen; die zweite, zum Ersatz der oxydirbaren Körperbestandtheile dienende, welche also oxydirbar sein muss, ist die organische Nahrung. Diese stammt, wie alle organischen Stoffe, unmittelbar oder mittelbar aus der Pflanze; denn auch die organischen Bestandtheile des Thierkörpers sind auf pflanzliche zurückzuführen, weil auch das fleischfressende Thier sich direct oder jedenfalls in letzter Instanz von Pflanzenfressern nährt.

Die mannigfachen organischen Verbindungen von C, H, N, O, S u. s. w., die in der Pflanze sich bilden, sind nur zum geringsten Theile

wirkliche Nahrungsstoffe, weil viele von ihnen die oben angegebenen Bedingungen nicht erfüllen. Die von den Nahrungsstoffen unter ihnen herstammenden thierischen Stoffe müssen, wie sich leicht ergiebt, zum grössten Theile wieder als Nahrungsstoffe dienen können; indessen sind diese wieder um so werthlosere Nahrungsstoffe, je höhere Oxydationsstufen sie sind; so sind z. B. Harnstoff, Kreatin, Xanthin keine Nahrungsstoffe, da der Organismus sie nicht weiter oxydiren kann, sondern fast unverändert ausscheidet. Hiernach ist der p. 223 erwähnte Zusammenhang zwischen Nährwerth und Verbrennungswärme begreiflich.

Für die theoretische Entscheidung, ob eine Substanz ein Nahrungsstoff sei, sind unsre jetzigen Kenntnisse des Stoffumsatzes und der synthetischen Fähigkeiten des Organismus (vgl. p. 210) nicht ausreichend. Man ist also durchaus auf die Erfahrung angewiesen, d. h. einerseits auf die Analyse der gebräuchlichen Nahrungsmittel unter Berücksichtigung ihrer Ausnutzung, d. h. des nicht im Koth wiedererscheinenden Antheils, andrerseits auf die oben angeführten Wirkungen der Stoffe auf den Stoffverlust des Körpers.

So ergeben sich als wichtigste Nahrungsstoffe: 1. Wasser; 2. Mineralstoffe, von welchen besonders Natrium, Kalium, Calcium, Eisen, Phosphorsäure und Chlor vertreten sein muss; 3. Eiweissstoffe; 4. Fette; 5. Kohlehydrate. Die beiden letzteren können (vgl. p. 221f.) bei sehr starker Eiweisszufuhr entbehrt werden, und sich gegenseitig vertreten, sind aber eben wegen der Eiweissersparniss nützlich; eine ähnliche Bedeutung hat auch Leim und Collagen, welche jedoch wie Fette und Kohlehydrate das Eiweiss nicht entbehrlich machen.

c. Functionelle Eintheilung der Nahrungsstoffe.

Von grosser Wichtigkeit wäre es zu wissen, ob bestimmte Zwecke und Leistungen des Organismus bestimmte Nahrungsstoffe erfordern. Von diesem Gesichtspunct aus sind verschiedene Eintheilungen der letzteren versucht worden. Als plastische Nahrungsstoffe wurden die für den Gewebsaufbau und -Ersatz unentbehrlichen Eiweissstoffe, als respiratorische die nur zur Verbrennung bestimmten N-freien Fette und Kohlehydrate bezeichnet (Liebig). Obwohl auch die Fette am Gewebsaufbau Theil nehmen, und andrerseits auch die Eiweissstoffe der Verbrennung direct anheimfallen und Fette sowie Kohlehydrate (Glycogen?) als Spaltungsproduct liefern, ist doch insofern etwas Richtiges an dieser Eintheilung, als die Eiweissstoffe eine sta-

bilere und vorzugsweise zum Gewebsbestandtheil bestimmte Körpersubstanz darstellen, so dass besonders beim Wachsthum das Eiweiss eine relativ grössere Bedeutung gewinnt. Die Frage, ob die Muskelarbeit eine besondere „dynamogene" Nahrung, nämlich Eiweiss, erfordert, während die übrigen („respiratorischen") Nährstoffe nur „thermogen" sind, kann, wie schon p. 226 bemerkt, erst bei der Muskelphysiologie behandelt werden.

d. Quantitativer Nahrungsbedarf.

Ueber die nothwendige tägliche Menge der einzelnen Nahrungsstoffe für den Menschen lassen sich keine allgemeingültigen Zahlen, etwa pro Kilo Körpersubstanz, aufstellen, weil erstens der Organismus sich innerhalb gewisser Grenzen mit den verschiedensten Kostmaassen ins Gleichgewicht setzen kann, zweitens die zur Erhaltung eines gewissen Gleichgewichtszustandes erforderliche Nahrungsmenge von der Mischung der Nährstoffe abhängt, drittens der Nahrungsbedarf sehr wesentlich durch Constitution, Leistungsgrösse, Temperatur, Klima u. s. w. bedingt wird, auch bei noch wachsenden Individuen der Bedarf ein andrer ist als bei ausgewachsenen.

Man kann also höchstens aus einer grossen Anzahl von Beobachtungen annähernd normal ernährter Individuen ein mittleres Kostmaass entnehmen, welches keineswegs eine normative Bedeutung hat. So ergiebt sich z. B. für 24 Stunden in grm. (nach Voit zusammengestellt):

Individuum.	Eiweiss	Fett	Kohlehydrate	N	C	Autor.
28j. Arbeiter (70 Kilo) .	137	72	352	19,5	283	Pettenkofer & Voit.
Derselbe bei Arbeit . .	137	173	352	19,5	356	„
36j. Dienstmann . . .	133	95	422	21	331	Forster.
40j. Schreiner	131	68	494	20	342	„
Junger Arzt	127	89	362	20	297	„
Junger Arzt	134	102	292	21	280	„
Kräftiger alter Mann .	116	68	345	—	—	„
Erwachsener, Normalration	130	—	—	20	310	Payen.
„ „	119	51	530	18	337	Playfair.
Mann bei mittlerer Arbeit	130	40	550	20	325	Moleschott.
„ „ „ „	120	35	540	19	331	Wolff.
Soldat, leichter Dienst . .	117	35	447	18	288	Hildesheim.
„ im Felde . . .	147	44	504	23	336	„
Niederländische Soldaten .	100	—	—	16	—	Mulder.

Als Mittelwerthe werden angegeben

	Forster	Voit
Wasser	2945,9	—
Eiweiss	131,2	118
Fette	88,4	—
Kohlehydrate . .	392,3	—
Stickstoff . . .	20.3	18,3
Kohlenstoff . .	312,2	328

Die letzteren 18,3 grm. N und 328 grm. C könnten repräsentirt sein (Voit) durch:

18,3 grm. N =		328 gr. C =	
Käse	272 grm.	Speck . . .	450 grm.
Erbsen . . .	520 „	Mais	801 „
Mageres Fleisch	538 „	Weizenmehl .	824 „
Weizenmehl. .	796 „	Reis	896 „
Eier (18 Stück)	905 „	Erbsen . . .	919 „
Mais , . . .	989 „	Käse	1160 „
Schwarzbrod .	1430 „	Schwarzbrod .	1346 „
Reis	1868 „	Eier (43 Stück)	2231 „
Milch	2905 „	Mageres Fleisch	2620 „
Kartoffeln . .	4575 „	Kartoffeln .	3124 „
Speck . . .	4796 „	Milch	4652 „
Weisskohl . .	7625 „	Weisskohl . .	9318 „
Weisse Rüben .	8714 „	Weisse Rüben .	10650 „
Bier	17000 „	Bier	13160 „

1300—1400 grm. Schwarzbrod wären also etwa eine Normalration.

Der mittlere Brodconsum für Deutschland (Kinder mitgerechnet) beträgt pro Individuum und Tag 509 grm., d. i. 27,5 pCt. der Gesammtnahrung und die darin enthaltenen Kohlehydrate 65 pCt. der Gesammt-Kohlehydratzufuhr (Engel).

Der Wasserbedarf ist in besonders hohem Grade von der perspiratorischen Wasserausscheidung, sowie von etwaigen harnvermehrenden Umständen (p. 162f.) abhängig. In ersterer Hinsicht ist besonders anzuführen, dass Wärme, Trockenheit und Bewegung der Luft, reichlicher Blutzufluss zur Haut (todte Haut verdunstet nur $^1/_6$ bis $^1/_5$ soviel als lebende, Erismann), und endlich Schweisssecretion die Wasserverdunstung steigern, in letzterer, dass Salzgenuss, Diabetes, Affecte die Harnabsonderung vermehren. Bei Polyurie ist unstillbarer Durst vorhanden. Auch intestinale Wasserverluste (Diarrhoen) steigern den Wasserbedarf.

Als täglicher Eisenbedarf für den erwachsenen Menschen werden 0,14—0,16 Milligramm pro Kilo Körpergewicht angegeben (v. Hösslin).

Bei Kindern ist der absolute Nahrungsbedarf natürlich entsprechend geringer, und für gleiche Altersstufe ungefähr dem Körpergewicht proportional (Sophie Hasse). Aus den Mittelzahlen der vorliegenden Bestimmungen (Camerer, Uffelmann, Hasse) ergiebt sich als Consum pro Kilo Körpergewicht:

Kinder von	Eiweiss.	Fett.	Kohlehydrate
$1^1/_2$—$2^1/_4$ Jahren . .	4,3	3,5	8,9
$2^1/_2$—$4^1/_4$ „ . . .	3,5	3,0	8,4
$4^3/_4$—$5^3/_4$ „ . . .	3,7	3,0	10,6
$8^1/_2$—$9^1/_3$ „ . . .	2,7	2,5	8,1
$10^1/_2$—$11^1/_4$ „ . . .	2,6	2,2	8,7
(Erwachsene ca.	1,8	1,2	5,2)

Es bestätigt sich also der schon p. 227f. am Gaswechsel gezeigte Einfluss der Körpergrösse und des Lebensalters.

Die Gesammtmenge der Nahrung ist bei vegetabilischer Kost, durch deren grossen Gehalt an unverdaulichem Ballast, beträchtlich grösser als bei animalischer.

In Folge dessen nimmt der Koth der Pflanzenfresser fast die Hälfte der Gesammtausgabe ein (Pferd 40—50 pCt., Valentin, Boussingault; Kuh 34,4 pCt., Boussingault); der der Fleischfresser ist dagegen sehr unbedeutend (Katze 1 pCt., Bidder & Schmidt); der der Omnivoren steht in der Mitte (Mensch 4—8 pCt., Valentin, Barral, Hildesheim; Schwein 19,9 pCt., Boussingault).

e. Die wichtigsten Nahrungs- und Genussmittel.

1. *Trinkwasser*, enthält ausser Wasser stets gelöste Salze, besonders Kalksalze, und Gase, besonders Luft und Kohlensäure.

2. *Fleisch* (Muskeln), enthält ausser Wasser und Salzen (bes. Kalisalze) von wesentlicheren Nahrungsstoffen mehrere theils lösliche, grösstentheils aber unlösliche Eiweisskörper, leimgebendes Gewebe, wenig Lecithin (von den intramuscularen Nerven?), Fette, ausserdem einige „Extractivstoffe", welche theils wohlschmeckend sind (Osmazom), theils schwach aufregende Wirkungen zu haben scheinen (Kreatin etc.). — Es wird genossen: 1) roh; 2) mit Wasser gekocht; das Extract, die Fleischbrühe, enthält hauptsächlich Leim, die Extractivstoffe, die Salze (welche durch ihren Kaligehalt der concentrirten Brühe eine erhebliche Wirkung auf das Herz verleihen, Kemmerich), und etwas oben schwimmendes Fett; die Eiweisskörper sind im heissen Wasser unlöslich und bleiben vollständig im Fleisch, wenn dieses sofort mit heissem Wasser behandelt wird; wenn nicht, so geht das Albumin in das kalte Wasser über, gerinnt aber beim Erhitzen und wird mit dem „Schaum" entfernt; — das rückständige Fleisch enthält noch die meisten nahrhaften Bestandtheile (fast das ganze Eiweiss und Collagen, im erstgenannten Falle auch das Albumin), aber nicht mehr die wohlschmeckenden und die Salze; 3) gebraten, d. h. ohne oder mit möglichst wenig Flüssigkeit (Wasser oder Fett) stark erhitzt; so zubereitet behält das Fleisch seine sämmtlichen Bestandtheile, und es entstehen, besonders an der Oberfläche, einige braune, empyreumatische, angenehm riechende und schmeckende Stoffe.

3. *Milch* (vgl. p. 171), enthält Eiweisskörper (Albumin, Casein), Fette (Butter), wahrscheinlich Lecithin, ferner Kohlehydrate (Milchzucker), Wasser und sehr viel Salze. Sie wird frisch oder sauer genossen; ferner die für sich dargestellte Butter; endlich der Käse, d. h. das durch spontane Säuerung der Milch oder durch Magensaft (Labmagen von Kälbern) ausgefällte Casein, welches den grössten Theil der Fette in sich einschliesst; beim Aufbewahren verändert sich der Käse in einer der Verdauung analogen Weise, indem er (durch Peptonisirung und weitere Spaltung des Caseins) weich und durchscheinend wird („Reifen" des Käses, wobei Leucin und Tyrosin entstehen). Ueber Molken s. p. 173.

4. *Eier*. Das Weisse enthält eine concentrirte Albuminlösung; der Dotter Eiweisskörper, viel Lecithin, Cholesterin und Fette, ferner Zucker. Beim Erhitzen coagulirt das Weisse compact, das Gelbe krümelig.

5. *Getreidekörner* (Weizen, Roggen, Mais, Gerste, Reis, Hafer u. s. w.), enthalten Eiweisskörper (Albumin, Kleber, Pflanzenfibrin, in Wasser unlöslich),

ein Albuminoid (Pflanzenleim), Lecithin, Spuren von Fett, in grosser Menge Stärke, daneben, besonders im Keimungszustand, ein zuckerbildendes Ferment (Diastase). Das zermahlene und von der Rinde (Kleie) befreite Getreide, das Mehl, wird hauptsächlich zur Bereitung des Brodes verwandt. Beim Anrühren des Mehls mit Wasser entsteht eine durch den Kleber zähe Masse, der Teig, welchen man auf irgend eine Weise lockert und dann stark erhitzt; das Lockern

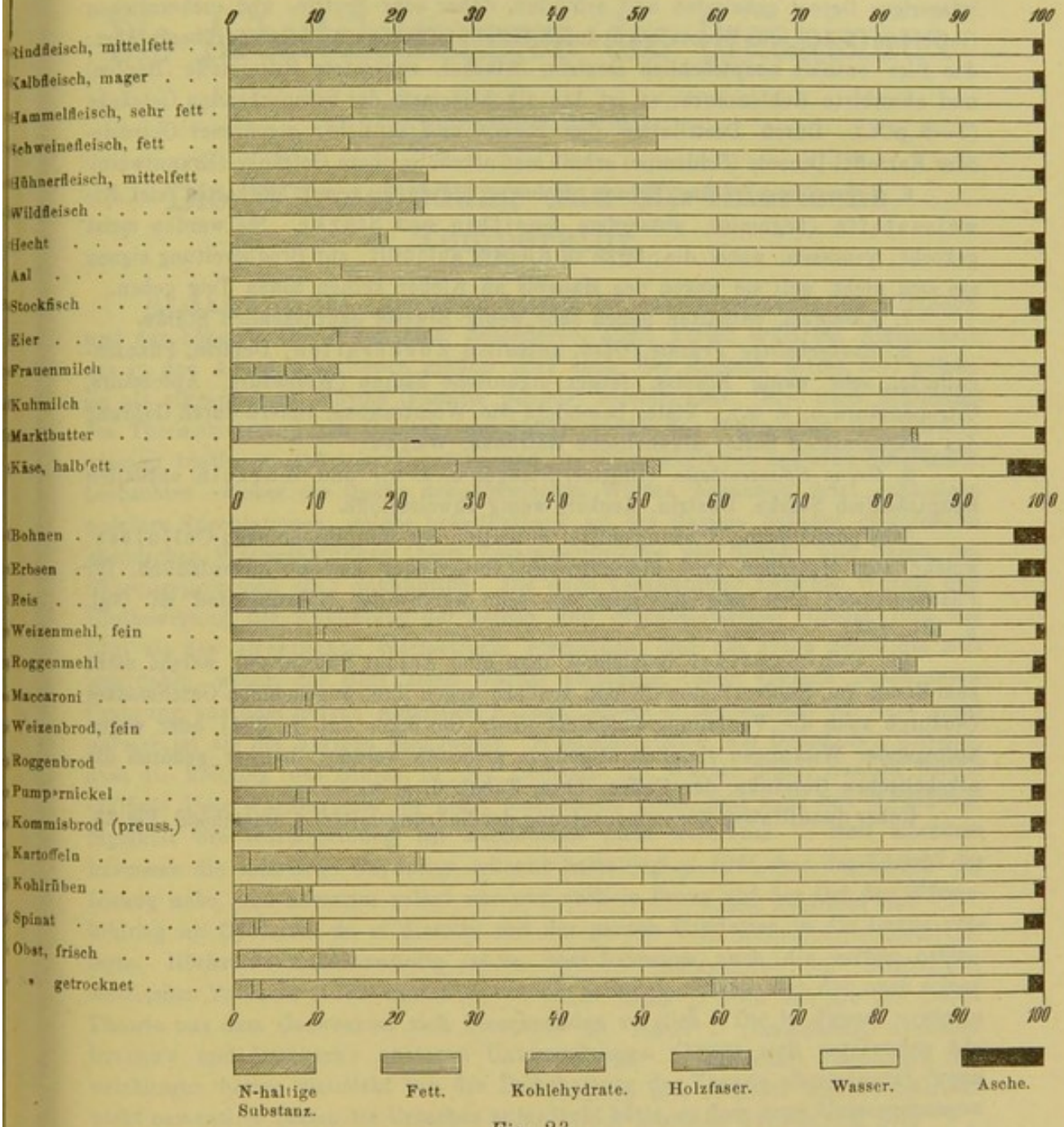


Fig. 23.

Die graphische Uebersicht Fig. 23, welche der viel vollständigeren Tafel von J. König entnommen ist, giebt eine Vorstellung der quantitativen Zusammensetzung der wichtigsten Nahrungsmittel.

geschieht meist durch Kohlensäureentwicklung, indem man im Teige erst einen Theil der Stärke durch die Diastase in Dextrin und Zucker übergehen lässt und letzteren danach durch Zusatz von Hefe oder Sauerteig in alkoholische Gährung überführt; der gelockerte Teig wird dann (auf etwa 200°) erhitzt, wobei zugleich der Alkohol entweicht; neuerdings treibt man statt der Gährung auch künstlich Kohlensäure in den Teig ein. — Ein anderes Getreideproduct ist das Bier, ein wässeriges Decoct gekeimten und erhitzten, daher sehr dextrin- und zuckerreichen Getreides (Malz); das Decoct wird durch Hefe in alkoholische Gährung übergeführt; das Bier enthält hauptsächlich Dextrin, Alkohol, zugesetzte Bitterstoffe (Hopfen) und absorbirte Kohlensäure; es ist das alkoholärmste der berauschenden Getränke (2—8 pCt.). Durch Destillation des Bieres und ähnlicher gegohrener Getreide- oder Kartoffel-Decocte (Schlempe) erhält man alkoholreichere Getränke (Branntwein)

6. *Leguminosenfrüchte* (Erbsen, Bohnen, Linsen u. s. w.), enthalten viel Eiweissstoffe (Legumin), ausserdem Lecithin und Stärke. Sie werden meist gekocht; genossen, wobei die Stärke zu Kleister aufquillt; zur Brodbereitung eignen sie sich nicht, weil sie wegen des Mangels an Kleber keinen zähen Teig geben.

7. *Kartoffeln*, enthalten neben sehr wenig Eiweiss hauptsächlich Stärke.

8. *Zuckerhaltige Früchte (Obst)*, enthalten Zuckerarten, Dextrin, Pflanzengallerte, sehr wenig Eiweiss, ferner organische Säuren (Weinsäure, Apfelsäure, Citronensäure u. s. w.). Viele, besonders die Weintrauben, liefern durch Gährung des ausgepressten Saftes alkoholische Getränke, Weine.

9. *Grüne Pflanzentheile* (Blätter, Stengel u. s. w.) und Wurzeln enthalten hauptsächlich Stärke, Dextrin, Zucker, wenig Eiweissstoffe.

Alle pflanzlichen Nahrungsmittel enthalten der Hauptsache nach Cellulose, welche für Menschen und Fleischfresser völlig oder beinahe unverdaulich, für Pflanzenfresser aber möglicherweise ein sehr werthvoller Nahrungsstoff ist (vgl. p. 191, 197).

Als Genussmittel bezeichnet man eine Anzahl Substanzen, welche nicht zum Ersatz von Stoffverlusten dienen, sondern wegen ihres angenehmen Geschmackes (wodurch auch die Verdauung befördert wird, Gewürze, vgl. p. 234) oder wegen aufregender Wirkungen ziemlich allgemein genossen werden; hierher gehören die alkoholischen Getränke, der Caffee, Thee, Tabak u. s. w.

Ueber quantitative Zusammensetzung der Nahrungsmittel s. umstehend, Fig. 23.

Zweiter Abschnitt.

Die Arbeitsleistungen des Organismus.

Sechstes Capitel.

Die Wärmebildung und die thierische Temperatur.

Geschichtliches. Die Alten leiteten die hohe Eigenwärme des Menschen und der höheren Thiere von einer besonderen, nicht weiter erklärten Eigenschaft des in den Adern enthaltenen *πνεῦμα* oder auch des Herzens selbst her, welche sie als eingepflanzte Wärme (*ἔμφυτον θερμόν*) bezeichneten. Erst nach Erfindung des Thermometers durch Galilei (um 1595) wurde der Wärmegrad des Körpers genauer bestimmt, und seine Constanz und Unabhängigkeit von äusseren Umständen beobachtet. Ueber die Quelle der thierischen Wärme begannen jetzt zahlreiche nutzlose Speculationen, welche grösstentheils an die damals bekannt gewordenen chemischen Wärmebildungen (beim Zusammenbringen von Säuren und Basen, bei Gährungsprocessen etc.) anknüpften. Die enge Verknüpfung zwischen Wärme und Blutbewegung, die Abkühlung der Leiche und circulationsloser Glieder liess das Blut als den eigentlichen Wärmeträger erscheinen, und die Frage gestaltete sich nun dahin, woher das Blut seine Wärme empfange. Den vielfach behaupteten Ursprung aus dem Herzen widerlegte Haller, indem er zeigte, dass das Herz nicht wärmer ist als die übrigen Eingeweide. Wahrscheinlicher war Boerhave's Ansicht, dass die Reibung des Blutes in den Gefässen die Wärme bilde; Haller jedoch erklärte diese Wärmequelle für nicht hinreichend gross, und auch mit der Geringfügigkeit der Wärmebildung bei Kaltblütern nicht vereinbar. — Erst nachdem Lavoisier die thierische Oxydation erkannt hatte (vgl. p. 104), war das Räthsel der Lösung nahe, und Lavoisier selbst war nur noch in Bezug auf den Ort der Wärmebildung im Unklaren, da er dieselbe mit der ganzen Oxydation in die Lunge verlegte. Höchst bewundernswürdig ist es, dass Lavoisier auch die ersten calorimetrischen Versuche (1780) anstellte, und die gebildete Wärme mit der nach seiner Theorie aus dem Gaswechsel sich berechnenden verglich. Die in diesen, sowie in Dulong's und Despretz's analogen Untersuchungen (1823) sich ergebenden Abweichungen hätten vielleicht von der Beibehaltung der Theorie abgeschreckt, wenn nicht namentlich Liebig die Ursachen aufgedeckt hätte, so dass diese Untersuchungen für das Princip der Erhaltung der Kraft eine wesentliche Stütze lieferten (R. Mayer, 1842). Die letzten Jahrzehnte haben, abgesehen von dem bestimmten Nachweise des Sitzes der Wärmebildung in den Geweben, sowie der Entdeckung der functionellen Wärmebildung der Muskeln und Drüsen (Helmholtz 1848, Ludwig

1857), besonders die Wärmeregulation näher kennen gelehrt, vor Allem durch die Entdeckung der Gefässnerven (Bernard 1851) und die Studien über den Gaswechsel (Ludwig 1866, Pflüger 1875).

1. Die Temperaturen des Körpers.

a. Warmblüter und Kaltblüter.

Dringt man mit dem Gefässe eines Thermometers möglichst tief in die Körpermasse ein (s. unten), so findet man beim Menschen, den Säugethieren und Vögeln eine hohe, sehr constante, von derjenigen der Umgebung fast unabhängige Temperatur; man nennt daher diese Organismen warmblütige oder gleichmässig warme (homöotherme). Bei den übrigen Thieren dagegen ist die Temperatur durchaus von derjenigen der Umgebung abhängig, und zwar nach längerem Aufenthalt in einer bestimmt temperirten Umgebung stets um einige Grade wärmer als letztere, wodurch auch bei diesen Thieren, welche man kaltblütige oder wechselwarme (pökilotherme) nennt, eine selbstständige Wärmebildung nachgewiesen ist.

b. Messung und Vertheilung der Temperatur beim Warmblüter.

Die Temperatur der Köperoberfläche des Warmblüters muss nothwendig stets gleich derjenigen der unmittelbar anliegenden Schicht des umgebenden Mediums sein, welches fast stets, auch im heissesten Sommer, kühler ist als die innere Körpermasse. Die Temperatur nimmt also von der Oberfläche zum Innern des Körpers zu, aber schon in mässiger Tiefe ist die eigentliche Körpertemperatur vorhanden. Zum Eindringen in diesen Bereich eignet sich die Einführung des Thermometers in den Mastdarm, die Scheide, weniger die Mundhöhle; ein der Oberfläche etwas nahe gelegener und deshalb etwas kühlerer, aber sehr bequemer Messort ist die sorgfältig durch Lagerung des Armes geschlossene Achselhöhle. Bei Thieren kann man durch die Jugularvene in den rechten Vorhof und selbst in die Cava inferior, durch die Carotis in die linke Kammer, geeignete Thermometer einführen.

Von sonstigen Messmitteln ist noch zu erwähnen: die Einführung von kleinen Maximumthermometern, d. h. mit Quecksilber gefüllten Glaskörpern, in Darm oder Blutgefässe; die durchlaufene Maximaltemperatur ist diejenige, welche nachher nöthig ist, um das noch vorhandene Quecksilber wieder bis an die Mündung auszudehnen (Kronecker); — ferner die Einführung eines Maximumthermometers in den Harnstrahl (Oertmann). — Zur Vergleichung zweier Temperaturen ist die thermoelectrische Methode sehr geeignet.

Die Messungen ergeben beim erwachsenen Menschen in der Achselhöhle 36,5—37,5° C. Bei grossen Säugethieren ist die Körpertemperatur ähnlich oder etwas niedriger, bei kleinen höher, bis gegen 40°. Bei Vögeln dagegen liegt sie stets über 40°, und kann bis 45° gehen.

Von den inneren Organen, deren Temperaturen ziemlich übereinstimmen, wird den Drüsen und Muskeln die höchste Temperatur zugeschrieben, besonders im Zustande ihrer Thätigkeit. Ueber die Temperatur im Herzen s. unten sub 5a. Im Magen nehmen eingeführte Substanzen schnell die Körpertemperatur an.

Die Haut*) ist stets kühler als das Körperinnere, und ihre Temperatur wie schon erwähnt sehr vom umgebenden Medium und von der Bekleidung (s. unten sub 5b) abhängig. Ausserdem aber schwankt dieselbe ungemein durch circulatorische Verhältnisse; sie steigt durch reichlicheren und sinkt durch spärlicheren Blutzufluss, und kann als Maass für die Geschwindigkeit des cutanen Blutstroms, also namentlich für die Weite der Hautgefässe benutzt werden (vgl. p. 99). Die Hitze entzündeter Hautstellen ist niemals über der Blutwärme, rührt also nur von Hyperämie her (Hunter). Die näheren Bedingungen der Temperatur einzelner Hautstellen (Nerveneinfluss, Lage des Gliedes etc.) ergeben sich also aus der Kreislaufslehre.

c. Temperatur der Kaltblüter.

Bei allen Thieren, welche darauf hin untersucht wurden, fand man die Eigentemperatur höher als die der Umgebung, vorausgesetzt dass das Thier nicht unmittelbar aus einer kälteren Umgebung kam. Die Differenz ist bei Reptilien, Amphibien und Fischen selten höher als 1—4°, oft kleiner als 1°. Bei den glattmuskeligen Wirbellosen beträgt die Differenz wie es scheint stets weniger als 1°. Nur bei Insecten, besonders in Bienenkörben, sind Ueberschüsse bis zu 20° beobachtet, indess ist zu bedenken, dass hier vermuthlich viel Bewegung in Wärme umgesetzt wird; über die Temperatur isolirter Insecten existiren keine genügenden Beobachtungen.

d. Abhängigkeit der Innentemperatur von äusseren und functionellen Einflüssen.

Die Innentemperatur des Warmblüters ist, wie schon erwähnt, im normalen Zustande ungemein constant. Die vorkommenden geringen Schwankungen durch functionelle Einflüsse compensiren sich dergestalt, dass die tägliche Mitteltemperatur fast genau die gleiche ist (Jürgensen, H. Jäger). Folgende Einflüsse sind beobachtet:

1. Die Temperatur der Umgebung. Während der nackte Mensch der Umgebungstemperatur ziemlich schutzlos preisgegeben ist, zeigt der genügend Bekleidete, sowie die durch ihre Behaarung resp. Befiederung bekleideten Thiere, nur einen äusserst geringen Einfluss

*) Die Achselhöhlentemperatur darf nicht als Hauttemperatur aufgefasst werden, sondern annähernd als Temperatur der inneren Körpermasse (vgl. p. 242).

der Aussentemperatur (Bonnal). Jedoch gilt dies nur innerhalb gewisser Grenzen, welche für die Thierarten verschieden liegen. Der sehr geringe Einfluss des Klimas (J. Davy) wird neuerdings bestritten (Boileau, Pinkerton), so dass also die regulirenden Einflüsse (s. unten) beim Menschen für Intervalle von $\pm$ 30 °, also 60 Graden, sich ausreichend erweisen.

2. Die Nahrung. Die Temperatur genossener heisser oder kalter Substanzen hat einen ähnlichen geringen Einfluss wie die Aussentemperatur. Ausserdem aber existirt ein geringer temperaturerhöhender Einfluss der Ernährung an sich, denn im Hungerzustand ist die Temperatur herabgesetzt. Ob endlich auch die Verdauung temperaturerhöhend wirkt, und in welchem Stadium, ist zweifelhaft.

3. Muskelbewegung bewirkt eine geringe Erhöhung der Körpertemperatur (J. Davy u. A.).

4. Geistige Anstrengung und Aufregung soll die Temperatur erhöhen (J. Davy).

5. Die Tageszeit hat, auch bei Ausschliessung von Verdauung und Bewegung, einen Einfluss auf die Temperatur. Das Minimum liegt nach Mitternacht und dauert bis 3 Uhr, nach Andern bis 7 Uhr früh; in unregelmässiger Weise pflegt dann die Temperatur bis Nachmittag zu steigen, und zwischen 2 und 4 Uhr das Maximum zu erreichen, welches bis gegen 9 Uhr Abends anhält; dann Sinken bis nach Mitternacht. Die Differenz zwischen Maximum und Minimum beträgt im Mittel 1,2° (H. Jäger).

6. Bei chronisch Kranken, bei schwächlichen Constitutionen und bei Greisen ist die Temperatur erniedrigt, bei Kindern und Frauen meist etwas höher als bei erwachsenen Männern.

Ueber den Einfluss des Fiebers, der Arzneistoffe und über das Verhalten der Temperatur nach dem Tode s. unten.

2. Die Wärmeproduction.

a. Messung derselben.

Die Wärmeproduction des Organismus ist in Calorien ausdrückbar, und durch Calorimeter messbar (Lavoisier). Das brauchbarste Calorimeter ist das Wassercalorimeter (Crawford, Dulong, Despretz). Das Thier befindet sich in einem ganz von Wasser umgebenen Blechbehälter; die Luft wird durch Röhren zu- und abgeleitet; die Ableitung geschieht durch ein Schlangenrohr, damit die abströmende Luft ihre Wärme vollständig an das Wasser abgeben kann. Zweckmässig wird der Luftstrom zugleich zur Gaswechselmessung benutzt (vgl. p. 112ff.) Das Wassergefäss muss mit schlechten Wärmeleitern um-

geben sein. Die Fehler der mangelhaften thermischen Isolation compensiren sich, wenn die Anfangstemperatur des Calorimeterwassers so gewählt wird, dass sie um die Hälfte der zu erwartenden Zunahme unter der Aussentemperatur liegt; in der zweiten Hälfte des Versuchs wird dann ebensoviel Wärme verloren, wie in der ersten gewonnen wird (Favre & Silbermann).

Das Calorimeter misst zunächst nur die vom Thiere ausgegebene Wärme; diese kann aber, wenn der Versuch lange genug dauert, der producirten Wärme gleich gesetzt werden. Kurze Calorimeterversuche sagen über die Wärmebildung Nichts aus.

Statt der eigentlichen Calorimeter, welche die abgegebene Wärme summiren und daher mit der Zeit immer wärmer werden, benutzt man neuerdings vielfach Vorrichtungen, welche man als Stationär-Calorimeter bezeichnen könnte. Man umgiebt den Thierbehälter mit einem Luftmantel, und lässt dessen eingeschlossene Luft wie beim Luftthermometer auf ein Manometer wirken(d'Arsonval, Richet).*) Ist die Wärmeproduction des Thieres, und ebenso der Wärmeverlust des Mantels an die Umgebung stationär, so nimmt der Luftmantel eine stationäre Temperatur an, welche bei constanter Umgebungstemperatur um so höher ist, je grösser die Wärmeproduction des Thieres. Letztere kann aber hier nicht unmittelbar, sondern nur indirect durch Graduirung des Apparats mittels einer constanten Wärmequelle (Flamme) bestimmt werden. Brauchbar werden aber diese Vorrichtungen erst durch Eliminirung des Einflusses der Aussentemperatur, indem man im gleichen Raume einen zweiten leeren Apparat aufstellt, und die Luftmäntel beider auf ein Differentialmanometer wirken lässt (J. Rosenthal). Fig. 24 stellt schematisch einen solchen Apparat dar; A, A' sind die Experimentirräume (A' leer), B, B' die Luftmäntel, M das Manometer, (mit Petroleum gefüllt). C, C' ist ein zweiter Luftmantel, zur Verminderung der äusseren Wärmeabgabe. Der Deckel D, D' hat ebenfalls einen Luftraum, der mit B, B' communicirt. Luftdichter Schluss von A ist nicht erforderlich; man kann auch den Deckel entfernen, und z. B. einen Arm in A einführen, indem man die Oeffnung mit schlechten Wärmeleitern verpackt. Für einzelne Glieder des Menschen können auch allenfalls calorimetrische Wasserbäder benutzt werden.

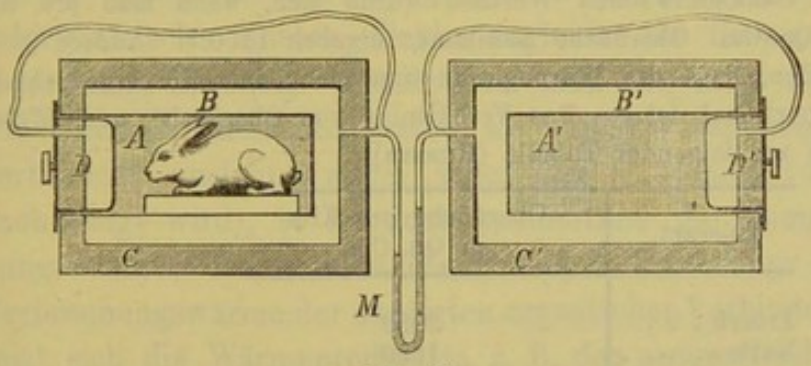


Fig. 24.

Die Wärmeproduction der Warmblüter ist dem Körpergewicht nicht proportional, sondern bei kleineren Thieren grösser. Sie betrug

*) Beim Richet'schen Apparat besteht der Luftmantel aus einem langen Metallrohr, welches in Gestalt dichter Windungen selber die Wand des Thierbehälters bildet.

z. B. bei kleinen jungen Hunden pro Stunde und Kilo im Mittel 6,440 Calorien (Dulong), dagegen bei erwachsenen Hunden im Mittel nur 2,5 bis 2,7 Cal. (Senator, J. Rosenthal), bei Kaninchen 5,6 Cal. (Rosenthal). Zum Vergleich sei angeführt, dass für den Menschen durch Rechnung (s. unten) die Zahl von 1,388 Cal. gefunden worden ist (Helmholtz).

Bei derselben Thierart ist die Wärmeproduction annähernd der Oberfläche proportional, welche ja auch für den Wärmeverlust hauptsächlich massgebend ist (C. Bergmann, Immermann u. A.), oder, was etwa dasselbe ist, der Kubikwurzel aus dem Quadrate des Körpergewichts. Dies bestätigt sich durch folgende Tabelle für den Hund (Rubner):

Hund von	Wärmeproduction in 24 Stunden	
	1 Kilo Körpergewicht.	1 Quadratmeter Körperoberfläche
31,2 Kilo . .	38,18 Cal.	1109 Cal.
19,4 „ . . .	44,37 „	1153 „
9,61 „ . . .	61,19 „	1112 „
6,50 „ . . .	68,06 „	1188 „
3,19 „ . . .	90,90 „	1252 „

Auf den Quadratmeter Oberfläche ergiebt sich hiernach für den Hund eine mittlere tägliche Wärmeproduction von 1143 Calorien. Für das Kaninchen ist die entsprechende Zahl 707, für das Huhn 892 (Rubner). Für den Menschen findet Langlois mit anscheinend unzureichendem Verfahren 192 (8 p. Stunde); aus den unten angegebenen Helmholtz'schen Werthen würde sich, wenn man pro Kilo Köpergewicht 287 Qu.-Cm. Oberfläche annimmt, ergeben 1160.7. Andere (z. B E. T. Reichert) finden, dass die Wärmeproduction mehr dem Körpergewicht als der Oberfläche proportional ist. — Das Verhältniss von Oberfläche und Körpergewicht ergiebt sich aus folgender Tabelle (Rubner):

Thierart.	Oberfläche pro Kilo in Qu.-Cm.
Frosch	3059
Ratte	1650
Huhn	1014
Kaninchen .	946
Hund	726—344
Mensch . . .	287

b. Die Quellen der thierischen Wärme.

1) Die thierischen Verbrennungsprocesse.

Seitdem man weiss, dass im thierischen Organismus ein beständiger Verbrennungsprocess stattfindet, lag es nahe, diesem Process die Erzeugung der thierischen Wärme zuzuschreiben. Diese Herleitung wird wesentlich unterstützt durch die Thatsache, dass die kaltblütigen Thiere, deren Wärmebildung so geringfügig ist, dass die

Eigenwärme des Thieres zuweilen nur um Bruchtheile eines Grades höher ist als die Aussentemperatur, auch einen sehr wenig energischen Verbrennungsprocess haben (p. 227), und ähnlich auch die Winterschläfer.

Zur absolut sicheren Feststellung aber müsste gezeigt werden, dass wirklich die von einem Thiere producirte Wärmemenge gleich ist der aus den gleichzeitigen Umsatzprocessen sich ergebenden Verbrennungswärme. Hierzu würde genügen, die verbrannten Substanzen und deren Verbrennungswärme zu kennen, da die Zwischenstufen, auf welchen die Verbrennung Halt macht, keinen Einfluss auf die resultirende Verbrennungswärme haben können, sondern nur Anfangsstoffe und Endproducte des ganzen Processes bekannt zu sein brauchen. Sind die Endproducte noch nicht vollkommen verbrannt, so ist ihre Verbrennungswärme von der vollständigen Verbrennungswärme der Anfangsstoffe in Abzug zu bringen. Aber es ist bisher unmöglich gewesen, die in dem Zeitraum eines calorimetrischen Versuches stattfindenden chemischen Umsetzungen auch nur in ihren Anfangs- und Schlusswerthen soweit quantitativ festzustellen, dass eine sichere Berechnung der Verbrennungswärme stattfinden konnte.

Der früher, namentlich von Dulong und von Despretz eingeschlagene Weg, die Wärmebildung aus dem während des Versuches verzehrten Sauerstoff und der gebildeten Kohlensäure zu berechnen (der calorimetrische Kasten diente zugleich als Respirationskasten), ist theoretisch unrichtig. Denn wenn man den nicht in der Kohlensäure wiedererscheinenden Sauerstoff als zur Verbrennung von Wasserstoff verbraucht ansieht (wobei schon die Oxydation von S, P etc. vernachlässigt wird), so ist doch bekanntlich die Summe der Verbrennungswärmen des verbrannten C und H keineswegs identisch mit der Verbrennungswärme der oxydirten organischen Verbindungen. In der That zeigt sich die Wärmeproduction z. B. den ausgeschiedenen CO_2-Mengen nicht proportional (Rosenthal).

Immerhin ist jene Berechnung aus den Verbrennungsproducten als eine erste Annäherung zu betrachten. Sie ergab über 90 pCt. der wirklich producirten Wärmemengen, so dass also die ausgesprochene Theorie als annähernd experimentell bewiesen zu betrachten ist. Sie wird aber mehr noch deswegen als unumstösslich angesehen, weil das Princip der Erhaltung der Energie erfordert, dass die Leistungen aus dem Verbrauch der zugeführten Spannkräfte hervorgehen, und andere als die chemischen Spannkräfte der Nahrung dem Organismus nicht zugeführt werden.

Seit die Verbrennungswärmen der wesentlichen Nährstoffe direct ermittelt sind, könnte man den Beweis noch verschärfen, wenn die calorimetrischen Versuche sicherer wären. So aber benutzt man, indem man die Quelle der thierischen Wärme theoretisch als sicher ansieht, umgekehrt die Verbrennungswärmen, um die Wärmeproduction zu berechnen. Natürlich darf dabei nicht die eingeführte Nahrung zu Grunde gelegt werden, da deren Verbrennung der Aufnahme keineswegs parallel geht, sondern nur die aus den Bilanzversuchen ermittelten zersetzten Mengen von Eiweiss, Fett etc. (vgl. p. 219).

Hinsichtlich der Grösse der Verbrennungswärmen genügen hier folgende ungefähren Angaben: 1 Kilo Eiweiss oder Fleisch liefert bei vollständiger Verbrennung etwa 5000, bei Verbrennung zu Harnstoff (1 Kilo = 2200 Cal.) nur etwa 4300 Cal., 1 Kilo Kohlehydrat etwa 3800 bie 4200, 1 Kilo Fett etwa 9000.

Da in allen Geweben, mit Ausnahme der Hornsubstanzen, oxydative Processe stattfinden, so hat auch die Wärmebildung in allen Organen ihren Sitz, wenn auch in sehr ungleichem Maassstabe. Für Drüsen und Muskeln ist ferner eine Steigerung der Wärmebildung zu den Zeiten der Erregung nachgewiesen. Auch ist direct festgestellt, dass Muskelbewegung, Verdauung und dgl. nicht nur die Temperatur, sondern auch die Wärmebildung steigern.

Andere wärmebildende Processe als die Verbrennung, namentlich die Spaltung (p. 119) kommen für die Gesammtrechnung nicht in Betracht, da sie nur intermediär sind und es hier nur auf die Endproducte ankommt.

Neben den wärmebildenden kommen auch in sehr geringem Umfange wärmeverzehrende Processe im Körper vor, z. B. die Verflüssigung fester Nahrung, die Wasserverdunstung von der Oberfläche und die Abgabe der Kohlensäure. Diese Wärmeverluste müssen von der Production in Abzug gebracht, oder den Wärmeausgaben (vgl. unten sub 4) zugerechnet werden.

2) Die Reibung.

Eine Wärmequelle, welche jedoch auf die besprochene chemische Quelle zurückführt, liegt in der Verrichtung mechanischer Arbeit durch Reibung. Bei jeder Muskelcontraction reibt sich der Muskel im Inneren und an seiner Umgebung, es reiben sich die Knochen in den Gelenken, die Sehnen in ihren Scheiden, die Haut an den Kleidern. Die ganze Herzarbeit, deren Betrag p. 76 f. geschätzt ist, wird durch die Reibung des Blutes im Innern und an den Gefässwänden in Wärme verwandelt, ebenso die mechanische Athmungsarbeit durch die Torsion der Rippenknorpel, die Reibung der Luft in ihren Canälen, die mechanische Verdauungsarbeit durch die Reibung des Darmes und des Inhaltes im Digestionscanal, u. s. f. Nimmt man hinzu, dass auch die galvanischen Ströme der erregten Muskeln etc. sich in ihr Aequivalent

von Wärme umsetzen, so ergiebt sich, dass die ganzen Leistungen des ruhenden Organismus schliesslich in Gestalt von Wärme auftreten, also calorimetrisch messbar sind.

c. Einfluss des Nervensystems auf die Wärmebildung.

Ein Einfluss des Nervensystems auf die wärmebildenden Processe ist an sich nicht unwahrscheinlich (vgl. p. 229) und bei Muskeln und Drüsen schon durch die functionellen Nerven gegeben; ferner wird die verminderte Temperatur gelähmter Glieder von Manchen aus ihm abgeleitet. Indess sind die meisten Einflüsse von Nervendurchschneidungen und Reizungen aus der Einwirkung vasomotorischer Nerven ableitbar (s. unten sub 5b).

Zur Annahme centraler Vorrichtungen, welche die wärmebildenden Processe beherrschen sollen, hat die Beobachtung geführt, dass nach zufälligen Rückenmarksdurchtrennungen (Brodie, Billroth, Quincke) und nach experimentellen Durchschneidungen unter gewissen Umständen eine Temperaturerhöhung eintritt; da nun auf vasomotorischem Wege die Rückenmarksdurchschneidung eine Temperaturverminderung bewirken müsste, so schliesst man auf direct die Wärmeproduction beherrschende, im Mark verlaufende Fasern, welche sonach dieselbe hemmen müssten; das Hemmungscentrum würde danach im Gehirn zu suchen sein (Naunyn & Quincke); damit die Temperaturerhöhung auf Rückenmarksdurchschneidung hervortrete, muss die Steigerung der Wärmeausgabe in Folge der Lähmung der Hautgefässe durch warme Umhüllung der Thiere verhindert werden. Andere erhielten bei diesem Versuch keine Temperatursteigerung (Rosenthal), oder dieselbe trat schon durch das Blosslegen des Marks, also nur durch die Verwundung ein (v. Schroff). Auch nach Abtrennung des Kopfmarks von der Brücke, sowie nach Verletzungen dieser beiden Hirntheile zeigen sich Temperaturerhöhungen (Tscheschichin; Bruck & Günther; Schreiber; Wood), welche noch nicht hinreichend erklärt sind. Die stärksten Temperaturerhöhungen, zugleich mit Erhöhung des Stoffumsatzes, also Fieber, machen Verletzungen am medialen Theile des Corpus striatum und nach Einigen auch an anderen Grosshirnstellen (Aronsohn & Sachs, Ott, Richet u. A.).

3. Die thierische Arbeitsleistung im Ganzen.

Leistet der Organismus äussere Arbeit, so lässt sich der Betrag derselben mittels des mechanischen Wärmeäquivalentes in Wärmemengen umrechnen und zu den calorimetrisch gemessenen hinzuaddiren. Auch die so gewonnene Gesammtsumme muss, wenn die Theorie

richtig ist, mit der Verbrennungswärme der gleichzeitigen chemischen Processe übereinstimmen, was im Allgemeinen der Fall zu sein scheint. Dass sog. negative Arbeit, z. B. Bergabgehen, einen Abzug bedinge, resp. für den Stoffumsatz sich mit gleich grossem Aufstiege compensire, ist eine Täuschung, da der Körper auch in diesem Falle durch die hemmenden Muskelanstrengungen und die gleichzeitige horizontale Wegcomponente positive Arbeit leistet. In der That wirkt das Absteigen temperaturerhöhend, wenn auch weniger als das Aufsteigen (Villari).

4. Die Wärmeausgaben.

Den Wärmequellen stehen verschiedene Wärmeausgaben gegenüber, nämlich:

1. durch Strahlung von der freien Oberfläche des Körper (s. unten);

2. durch Leitung: a) an die die Körperoberfläche berührenden Gegenstände, welche kälter als der Körper sind, also besonders Luft und Kleidung; b) an die in den Körper aufgenommenen Stoffe, welche kälter als der Körper sind, also inspirirte Luft und Nahrung. Letztere Wärmeausgabe wird auch häufig so ausgedrückt, dass der Körper mit seinen Auswurfsstoffen (exspirirte Luft, Schweiss, Harn, Koth), welche sämmtlich die Temperatur des Körpers haben, Wärme ausgiebt; selbstverständlich läuft beides auf dasselbe hinaus, vorausgesetzt, dass Einnahmen und Ausgaben an Quantität und specifischer Wärme gleich sind, was im Allgemeinen zutrifft;

3. durch Verdunstung von den feuchten Schleimhäuten und der äusseren Haut (vgl. p. 111, 116); die Hautverdunstung wird ausserordentlich gesteigert durch die Schweissabsonderung, welche, wenn die Aussentemperatur der inneren nahe kommt, fast die einzige Wärmeausgabe darstellt.

Das Verhältniss der einzelnen Wärmeausgaben ergiebt sich ungefähr aus folgenden Schätzungen für einen erwachsenen Mann in 24 Stunden (Helmholtz):

	Calorien	Procente der ganzen Ausgabe
Erwärmung der Darmingesta	70,157	2,6
Erwärmung der Athemluft	70,032	2,6
Verdunstung von der Lunge	397,536	14,7
Strahlung, Leitung und Verdunstung von der Haut	2162,275	80,1
Summa der Ausgabe (=Einnahme):	2700,000	100,0

In dieser Schätzung ist die Summe von 2700 Calorien (1,388 Cal. pro Kilo und Stunde) aus dem Gaswechsel (vgl. p. 247) mit Ein-

führung einer erfahrungsmässigen Correctur berechnet, die drei ersten Summanden direct geschätzt, und die Hautausgabe als Rest ermittelt. Der respiratorische Wärmeverlust gilt für 20° Lufttemperatur; bei 0° würde er auf das Doppelte steigen.

Eine experimentelle Trennung der Ausgabe durch Strahlung und durch Leitung ist kaum möglich, da man keine Hautflächen in luftleere Räume einführen kann. Annähernd hat man die Strahlung gemessen, indem man einer abgegrenzten Hautfläche Thermometer (Winternitz), Thermosäulen oder metallische Netze, deren Widerstandszunahme durch die Wärme gemessen wurde (Masje, Stewart), gegenüberstellte. Die ausgestrahlte Wärmemenge soll pro Sec. und Qu.-Cm. 0,000001 Cal. (für den Erwachsenen in 24 h. etwa 1700 Cal.) betragen (Masje; nach Stewart höchstens 700).

5. Der Wärmehaushalt und die Erhaltung der constanten Temperatur.

a. Die innere Ausgleichung der Temperaturen.

Die Uebertragung der Wärme von den wärmebildenden zu den wärmeausgebenden Organen, sowie die Temperaturausgleichung zwischen den Organen von verschiedenem Wärmbildungsvermögen geschieht, da das Wärmeleitungsvermögen der thierischen Gewebe sehr gering ist, hauptsächlich durch das Blut, welches alle Organe beständig durchströmt. So erklärt es sich, dass die Blutwärme die mittlere Körpertemperatur darstellt, und dass die Temperatur der Gewebe von der Circulation sehr wesentlich abhängt; die vorzugsweise Wärme bildenden Organe erwärmen das Blut, ihr Venenblut ist wärmer als ihr Arterienblut, und sie werden um so mehr abgekühlt, je rascher sie durchströmt werden; bei der Haut ist es umgekehrt. Die Wärmeausgleichung kann natürlich nur eine annähernde sein, daher die p. 243 erwähnten localen Temperaturunterschiede.

Die Körperorgane zerfallen hiernach in zwei grosse Gruppen: solche welche wärmer sind als das Blut, d. h. hauptsächlich die Muskeln und Drüsen, und solche welche kälter sind als das Blut, d. h. hauptsächlich die Haut, gewisse Schleimhäute, und vielleicht die Lungen (s. unten). Da die Masse der ersten Gruppe sehr viel grösser ist als die der zweiten, so ergiebt eine einfache Ueberlegung, dass die Temperatur der ersteren viel weniger über der Blutwärme liegen muss, als die der zweiten unter derselben. Dies bestätigt die Erfahrung: die Muskeltemperatur liegt kaum merklich über der Bluttemperatur, die Hauttemperatur dagegen weit unter derselben.

Bei den Lungen ist das thermische Verhalten streitig; die Angabe, dass sich in ihnen das Blut abkühle, und daher der Inhalt des rechten Herzens wärmer sei als der des linken (G. Liebig, Bernard

u. A.), wird theils bestritten (Colin, Jacobson & Bernhardt), theils aus dem Anliegen der dünnwandigen rechten Herzhälfte an die warme Leber erklärt (Heidenhain & Körner). Jedenfalls kommt der Haupttheil der respiratorischen Wärmeausgabe nicht den Lungen zu (vgl. p. 111). Der abkühlenden oder erwärmenden Wirkung der Lunge müsste übrigens eine umgekehrte Gesammtwirkung der übrigen Organe auf das Blut entsprechen.

Die eigene Wärmebildung der Lungen aus der Bindung des Sauerstoffs an das Hämoglobin ist nicht ganz unbedeutend, pro grm. O_2 etwa 0,475 Cal.,*) d. h. etwas über $^1/_7$ der Wärmemenge, welche bei Verwendung zur vollständigen Verbrennung von Kohle entstehen würde (Berthelot). Nimmt man als mittleren Sauerstoffconsum des Menschen pro Kilo und Stunde 0,531 grm. an (p. 227), so ergiebt sich aus dieser Quelle eine Production von 0,252 Cal., d. h. $^1/_3$ bis $^1/_6$ der Gesammtproduction (zu 1,388 veranschlagt, p. 250). Aber diese Wärmeproduction wird ohne Zweifel durch die Entbindung der Kohlensäure nahezu compensirt. Wasserverdunstung würde in gleichem Sinne wirken, findet aber von der Lunge kaum statt (p. 111).

b. Die regulatorischen Einrichtungen.

Die Erhaltung der constanten Körpertemperatur beruht auf einer Anzahl regulirender Einrichtungen, welche theils auf die Wärmebildung, theils auf die Wärmeausgabe einwirken.

1) Unwillkürliche Regulationsmittel.

a) Die unwillkürliche Regulirung der Wärmebildung. Im kalten Bade steigt die Innentemperatur ehe sie sinkt, woraus man auf eine Vermehrung der wärmebildenden Processe durch die Kälte geschlossen hat (Hoppe, Liebermeister). Allerdings könnte gegen diesen Schluss eingewendet werden, dass möglicherweise die Verengerung der Hautgefässe im kalten Bade die Wärmeausgabe stärker vermindere als die äussere Kälte sie vermehrt, so dass eine Wärmeretention stattfände. Seitdem aber eine wirkliche Vermehrung des Stoffumsatzes durch Kälte für den Warmblüter zweifellos erwiesen ist, kann auch über diese Art der Temperaturregulation kein Zweifel sein. Schon p. 226 ist bemerkt, dass das Kältegefühl der Haut wahrscheinlich die Muskelthätigkeit reflectorisch steigert (Pflüger), aber auch die übrigen Gewebe könnten betheiligt sein (vgl. p. 229). Bei den Muskeln ist es zweifelhaft, ob die erwähnte chemische Mehrleistung mit wirklicher Contraction verbunden ist; bei höheren Kältegraden aber empfindet man eine Art von Muskelspannung, und endlich tritt eine Art convulsivischer Contraction, das Schaudern und Zähneklappern, ein, deren erwärmende Wirkung sogar empfunden wird.

*) Interessant ist, dass diese Bindungswärme des Sauerstoffs von gleicher Ordnung ist mit derjenigen bei Bindung an Oxyde zu Superoxyden (Berthelot).

Nach einigen Autoren sinkt die Wärmeproduction nicht einfach mit zunehmender Aussentemperatur, sondern hat bei einer gewissen Temperatur (15° Rosenthal, 20—25° Ansiaux) ein Minimum; Andere finden umgekehrt ein Maximum (bei 18° für nackte Kinder, Langlois). Diese Angaben bedürfen der Aufklärung.

b) Die unwillkürliche Regulirung der Wärmeausgabe. Vor Allem wird die Hautcirculation durch die gefässerweiternde Wirkung der Wärme beschleunigt (p. 98), und dadurch die Wärmeausgabe gesteigert, wenigstens so lange die äussere Temperatur unter der inneren liegt; umgekehrt wirkt Kälte gefässverengend, also den Wärmeverlust vermindernd. Im gleichem Sinne, wenn auch viel schwächer, muss der pulsbeschleunigende Einfluss der Wärme wirken. Auch dem athmungsbeschleunigenden Einfluss der Wärme namentlich der sog. Wärmedyspnoe (p. 135) wird wegen der respiratorischen Wärmeausgabe eine regulatorische Bedeutung zugeschrieben. Die kräftigste Steigerung der Wärmeausgabe in der Hitze wird aber durch die Schweisssecretion hervorgebracht, und zwar auch bei äusseren Temperaturen, welche die Körpertemperatur übertreffen. Ob auch Einflüsse auf das noch wenig untersuchte Strahlungsvermögen, welches ausser der Temperatur der Haut von ihrer Oberflächenbeschaffenheit abhängt, unter dem Einfluss der Circulation oder des Nervensystems stattfinden, ist unbekannt.

Auf rascher Verdunstung beruht auch die Fähigkeit, sich kurze Zeit in einem geheizten Backofen aufzuhalten, und die Hand vorübergehend in geschmolzenes Blei zu tauchen; im letzteren Falle hindert die Dampfschicht den directen Contact, ähnlich wie beim Leidenfrost'schen Versuch.

2) Willkürliche Regulationsmittel.

Eine Anzahl anderer Regulationsmittel beruhen theils auf sog. Instinct, theils auf Ueberlegung, beide durch Empfindungen dirigirt. Kälte steigert und Wärme vermindert das Hungergefühl und die Neigung zu Bewegungen; dies muss wegen der wärmebildenden Wirkung der Verdauung, der reichlichen Ernährung und der Muskelarbeit regulatorische Bedeutung haben. Beim Menschen spielt aber eine noch viel grössere Rolle die durch den Temperatursinn geleitete willkürliche Wärmediätetik durch Kleidung, Heizung, Bäder, Genuss warmer und kalter Getränke, u. dgl.; nur sie setzt den Menschen in den Stand, in allen Klimaten der Erde zu leben.

Das Wesen der Kleidung besteht in der Umgebung des Körpers mit stagnirenden und dadurch hautwarm werdenden und bleibenden Luftschichten; es kommt daher viel weniger auf den Stoff des Gewandes, als auf dessen Luftgehalt (Pelz, Wolle) und die Zahl der Schichten an. Bewegte Luft kühlt trotz des schlechten Wärmeleitungs-

vermögens den Körper rasch ab, selbst wenn sie nur wenig unter Hauttemperatur ist, und befördert namentlich beim Schwitzen die Verdampfung und in Folge dessen die Wärmeausgabe. Wasser wirkt bei gleicher Temperatur viel rascher abkühlend als Luft.

Der Einfluss der Kleidung auf die Wärmeausgabe ist neuerdings mehrfach calorimetrisch (C. Rosenthal, Rumpel) und thermometrisch (Kunkel, Wurster, Stewart) untersucht worden. Im Allgemeinen bestätigt sich, dass selbst die dünnste Bekleidung, ja eine blosse Vaselin- oder Oelbedeckung, die Wärmeausgabe vermindert. An den bekleideten Stellen hat die Haut eine ziemlich constante und überall ziemlich gleiche Temperatur von etwa 34°, welche auch im Freien in der Kälte nur wenig sinkt.

Die Regulation der Körpertemperatur ist nur eine annähernde, wie die p. 244 angeführten zeitlichen Temperaturschwankungen ergeben.

6. Die Grenzen der Körpertemperatur im Leben.

Die angegebene mittlere Temperatur des Menschen und der Warmblüter scheint für das Zustandekommen der wichtigsten Lebensprocesse eine unerlässliche Bedingung zu sein. Man schliesst hierauf aus der Thatsache, dass selbst geringe Erhöhungen oder Erniedrigungen der Temperatur über die angegebenen Grenzen hinaus schon bedeutende Gefahren mit sich bringen. Die zahlreichen gährungsähnlichen Processe im Körper erklären diese Gefahren leicht; bei einer Temperatur von 42,6° C. soll ferner in den Gefässen Blutgerinnung eintreten (Weikart), bei 49° C. tritt Wärmestarre der Muskeln ein.

Niedere pflanzliche Organismen können Kälte bis zu — 130° (Pictet & Yung) und Hitze bis zu 60° ertragen (Hoppe-Seyler); in gewissen Entwickelungsstadien werden Bacterien sogar durch Siedehitze nicht vernichtet (Tyndall, Chamberland).

Abnorm hohe Körpertemperaturen.

Abnorme Temperaturen treten auf, wenn entweder die Regulationsapparate nicht normal spielen, oder wenn Wärmebildung oder Wärmeausgabe dermassen von der Norm abweichen, dass die Regulationsmittel nicht ausreichen. Den wichtigsten dieser Fälle stellt das Fieber dar, ein pathologischer Zustand, welcher sich auch künstlich, z. B. durch faulige Infection, ferner durch gewisse Hirnverletzungen (p. 249) erzeugen lässt, und in welchem 1. der Stoffumsatz (Respirationsgrössen und Harnstoffausscheidung) trotz verminderter Nahrungsaufnahme gesteigert, 2. die Körpertemperatur abnorm hoch (oft über 40°), 3. die calorimetrisch gemessene Wärmeproduction erhöht, 4. die Hauttemperatur der inneren näher ist als im gewöhnlichen Zustande. Die Theorie des Fiebers ist noch unklar; die Meisten sehen das Primäre in dem gesteigerten Stoffumsatz, welcher unmittelbar die Wärmeproduction steigern muss; es fragt sich nur, warum nicht gleichzeitig

wie sonst die Wärmeausgabe sich compensatorisch steigert; der Grund hiervon wird theils in Lähmung der Schweisssecretion, theils in Contractionszuständen der Hautgefässe gesucht, welche letztere freilich nur im Fieberfrost nachweisbar sind, während sonst die Haut im Gegentheil, wie oben erwähnt, heiss ist. Die Ursache sowohl des gesteigerten Stoffumsatzes als der abnormen Hautbeschaffenheit kann kaum anders als im Centralnervensystem gesucht werden. Die sonstigen Erscheinungen des Fiebers können hier nicht erörtert werden.

Abnorm niedrige Körpertemperaturen. Winterschlaf.

Kaltblütige Thiere können Temperaturen bis an den Gefrierpunct anhaltend ertragen, doch hört ihr Stoffumsatz (p. 255) und ihre Leistungen nahezu auf. Warmblüter sterben durch Abkühlung, sobald ihre Temperatur auf eine gewisse Grenze (circa 19°) gesunken ist (Tod durch „Erfrieren“ oder „Wärmeinanition“). Vorher sinkt die Pulsfrequenz und die Darmbewegungen enorm, und die Centralorgane werden zu vielen Leistungen, z. B. Erstickungskrämpfen, unfähig (Horwath). Erreicht die Abkühlung diese Grenze nicht, so kann man die Thiere durch Wiedererwärmung aus dem soporösen (dem Winterschlaf entsprechenden) Zustande wieder erwecken. Erreicht die Abkühlung nicht 20—18°, so erwärmen sich die Thiere von selbst wieder, sobald sie aus der Kälte entfernt und in mittlere Temperatur gebracht werden.

Manche Thiere überstehen noch tiefere Abkühlung ohne künstliche Zuthat (Horwath), andre nur bei künstlicher Respiration (Walther), deren Wirksamkeit aber bestritten wird (Ansiaux). Beim Tode soll das venöse Blut zuweilen hellroth sein, weil die abgekühlten Gewebe nicht athmen (Quinquaud).

Erfolgt die künstliche Abkühlung sehr allmählich, so verändern sich viele Warmblüter in eigenthümlicher Weise, indem sie eine Art künstlicher Pökilothermie annehmen (Bernard). Derselbe Zustand wird ausserdem erreicht durch Sauerstoffmangel beim Athmen im abgeschlossenen Luftraum, Ueberfirnissung der Haut (p. 116), Durchschneidung des Halsmarks (Bernard), Berieselung des Bauchfells mit verdünnter Kochsalzlösung (Wegener). Die eigene Wärmebildung ist auf ein Minimum reducirt, so dass die Thiere wie wirkliche Kaltblüter nur wenig wärmer sind als ihre Umgebung. Auch die übrigen Functionen und der Stoffumsatz sind stark herabgesetzt; das Thier befindet sich in einem soporösen Zustande. Seine Organe bleiben nach der Ausschneidung viel länger functionsfähig als sonst.

Regelmässig tritt dieser Zustand in der kalten Jahreszeit bei den Winterschläfern ein, welche die eben erwähnte Anpassungsfähig-

keit in besonders hohem Grade besitzen. Das Erwachen aus dem Winterschlaf kann ausser durch Wärme auch durch sensible Reize hervorgerufen werden (schon durch die Blasenfüllung, Dubois), und überhaupt liegt der in Rede stehenden Eigenschaft eine Einwirkung des Centralnervensystems zu Grunde, denn nach Rückenmarksdurchschneidung nimmt der untere Körperabschnitt an der durch Hautreize eingeleiteten Wiedererwärmung nur sehr langsam Theil (H. Quincke).

Abnorme Veränderungen der Körpertemperatur werden ausserdem bewirkt: durch zahlreiche Gifte, welche die Gefässcentra reizen oder lähmen, ferner durch Reizung sensibler Nerven (Mantegazza), welche durch Vermittelung des Kopfmarks die Gefässe der Haut erweitert (p. 101) und dadurch die Innentemperatur erniedrigt (Heidenhain). Manche Gifte, wie Chinin, Alkohol, erniedrigen die Temperatur anscheinend durch directe Verminderung des Stoffumsatzes (Binz).

7. Verhalten der Temperatur nach dem Tode.

Nach dem Tode sinkt die Körpertemperatur auf die der Umgebung herab. Zuweilen aber wird kurze Zeit nach dem Tode ein Ansteigen der Temperatur beobachtet. Diese postmortale Temperatursteigerung wird theils von der mit der Todtenstarre verbundenen Wärmebildung (Cap. VII.), theils von dem plötzlichen Aufhören der Wärmeausgabe durch die Hautcirculation, bei noch fortbestehenden chemischen Processen im Innern (Heidenhain), abgeleitet.

Anhang zum 6. Capitel.

Die thierische Lichtentwickelung.

Bei zahlreichen niederen Thieren, namentlich Infusorien, Salpen, Medusen, seltener bei Arthropoden, kommt eine selbstständige Lichtentwicklung vor, meist so schwach, dass sie nur im Dunkeln mit adaptirtem Auge (Cap. XII.) sichtbar ist. Bei den kleinsten dieser Geschöpfe leuchtet in der Regel die ganze Körperoberfläche, bei vielen sind es besondere Leuchtorgane, welche an den verschiedensten Körperstellen angebracht sein können. Das Leuchten des Meerwassers rührt von kleinen Organismen (Bacterien) her; das filtrirte Meerwasser leuchtet nicht (Artaud u. A.).

Verwesende Stoffe, wie Fische, Fleisch, Holz, leuchten häufig, und zwar immer nur an der Oberfläche. Frische Schnittflächen sind dunkel, fangen aber nach längerer Zeit oft ebenfalls zu leuchten an. Das Leuchten verbreitet sich auf das Wasser und auf benachbarte geeignete Substanzen, durch eine Art Infection. Es ist nachgewiesen, dass auch dieses Leuchten von Organismen herrührt, wahrscheinlich Spaltpilzen (Pflüger, Lassar). Durch alle Einwirkungen, welche Organismen zerstören, wird es vernichtet. Auch Leuchten des frisch

entleerten Harns ist zuweilen beobachtet (Jurine, Guyton, Driessen), ebenfalls höchst wahrscheinlich in Folge des Eindringens bestimmter Organismen in die Blase (Pflüger).

Die Leuchtorgane der Leuchtkäfer (Lampyris u. A.) bestehen aus Zellen, welche mit den Enden der Tracheen in inniger Verbindung stehen (M. Schultze).

In allen angeführten Fällen ist die Lichtentwicklung an Sauerstoffzutritt unmittelbar gebunden; sie erlischt in sauerstofffreien Gasen, im Vacuum, in Wasser, sobald dessen Sauerstoffgehalt erschöpft ist. Die Sauerstoffverzehrung ist u. A. durch Reduction nachweisbar; die Leuchtzellen der Käfer reduciren kräftig Osmiumsäure (M. Schultze); das von leuchtenden Fischen abgegossene leuchtende Wasser reducirt Hämoglobinlösungen (Pflüger). Ausserdem ist bei Käfern ein Einfluss des Nervensystems auf das Leuchten nachgewiesen; es ist vom Willen abhängig, erlischt vorübergehend durch Köpfen und wird durch viele Reize verstärkt. Endlich wird es in allen Fällen auch durch directe mechanische, electrische, chemische Reize lebhafter, z. B. durch blosse Erschütterung des Wassers, welches Leuchtorganismen enthält (Kielwasser der Schiffe).

Die Lichtentwicklung ist also eine elementare Function des Protoplasma, welche in allen Beziehungen den anderen Functionen analog, aber inniger als andere an die Sauerstoffaufnahme gebunden ist. Sie ist nur in den genannten Fällen bis zu einem sichtbaren Grade entwickelt, und in dem gewöhnlichen Protoplasma vielleicht ganz verloren gegangen.

Auch bei Pflanzen ist Leuchten vielfach beobachtet Das Leuchten mancher Augen (Katzenaugen) im Dunkeln ist nur ein durch das Tapetum (Cap. XII.) verstärkter Reflex fremden Lichtes, und fehlt im absolut dunklen Raum. Die Lichterscheinungen bei Schlag, Druck und anderen Einwirkungen auf das Auge sind rein subjectiver Natur.

Siebentes Capitel.

Die thierische Bewegung im Allgemeinen.

Die Einwirkung des Organismus auf die Aussenwelt beruht fast ausschliesslich auf seiner selbstständigen Bewegung, welche durch die vorübergehende Zusammenziehung der Muskeln in der Richtung ihrer Faserung bewirkt wird. Man unterscheidet nach dem anato-

mischen Bau zwei Arten von Muskeln, die quergestreiften oder animalischen, und die glatten oder organischen. Erstere, deren Fasern eine feine und regelmässige Querstreifung besitzen, und, abgesehen von den Inscriptiones tendineae, durch die ganze Länge des Muskels hindurchgehen, sind überall da im Körper angebracht, wo energische Bewegungen vorkommen; mit wenigen Ausnahmen sind alle Bewegungen dieses Characters, somit die Thätigkeit der quergestreiften Muskeln, vom Willen abhängig. Die glatten Muskeln bilden dagegen Schichten in den Wänden der Eingeweide-Hohlorgane, mit kurzen, nicht quergestreiften Spindelzellen, welche nicht bloss in der Querrichtung, sondern auch in der Längsrichtung der Zellen aneinandergereiht, und durchweg dem Willen entzogen sind.

Auch in den Eingeweiden kommen quergestreifte Muskeln vor, wo die Bewegung energisch ist, so im Herzen, in der Iris der Vögel, am Gaumen vieler Fische. Die sich träge bewegenden Klassen der Wirbellosen (Mollusken, Würmer, Echinodermen, Coelenteraten etc.) besitzen fast nur glatte Muskeln. Auch bei den Wirbelthieren und Articulaten sind die Muskeln im Embryo anfangs glatt, die Querstreifung stellt also einen höheren Entwickelungszustand des contractilen Gewebes dar. Bei Echinodermen, Würmern und Mollusken kommen auch doppelt schräggestreifte Muskelfasern an energischer sich contrahirenden Organen vor.

Geschichtliches. Die Haupteigenschaft der Muskeln, nämlich die Fähigkeit activer Bewegung, scheint zuerst am Herzen und am Darm von de Marchettis (1652) erkannt worden zu sein. Allgemeiner und schärfer wurde dann von Glisson 1677 dem Muskel die Fähigkeit zugeschrieben, sich auf äussere und innere Reize zu contrahiren, und diese „Irritabilität" als die Grundlage der thierischen Bewegung erkannt. Experimentell wurde diese Lehre aber erst durch Haller 1739 begründet und von zahlreichen Unklarheiten befreit. Er zeigte, dass der Muskel auf directe Reize auch ohne Betheiligung der Nerven sich activ contrahiren kann, dass diese Contraction von der Elasticität, welche auch der todten Faser zukommt, verschieden ist, und dass ihre Kraft zu der des Reizes in keinem Verhältniss steht, vielmehr im Muskel vorräthig und durch den Reiz auslösbar ist. — Den Contractionsvorgang selbst, seine Wirkung auf das Skelett etc. und seine Kraft untersuchte besonders der Mathematiker und Physiker Borelli (de motu animalium, 1680). Den nächsten bedeutenden Fortschritt auf diesem Gebiete begründete erst Ed. Weber durch seine classische Arbeit über die Muskelphysik 1846, welche zugleich lehrte, anhaltende Contraction hervorzubringen, und Helmholtz durch die zeitliche Analyse der Zuckung 1850. — Eine Erklärung des Contractionsvorganges ist bis heute nicht möglich gewesen, obgleich zahlreiche Materialien durch die genaueste Untersuchung des Muskels nach allen Richtungen gesammelt worden sind. Von diesen Arbeiten sei hier erwähnt: die Entdeckung der Querstreifung und ihrer Ursache (Leuwenhoeck 1679, Bowman 1840), der glatten Muskelfasern (Kölliker 1847), der Anisotropie der Muskelfaser (Boeck 1839, Brücke 1857), der microscopischen Erscheinungen bei der Contraction (Weber 1846 und viele Neuere); ferner die Entdeckung und Verfolgung der galvanischen

Eigenschaften (Galvani 1786, v. Humboldt 1797, Nobili 1827, Matteucci 1837, du Bois-Reymond 1843 und viele Neuere); die Entdeckung der Wärmebildung bei der Contraction (Helmholtz 1848); endlich die Untersuchung der Chemie und des Stoffumsatzes im Muskel (J. Liebig 1847, G. Liebig 1850, du Bois-Reymond 1858, Kühne 1859 u. A.). — Ueber die Geschichte der Muskelelectricität s. unten sub 7.

I. Die quergestreiften Muskeln.

1. Die mechanischen Eigenschaften in der Ruhe.

Von den mechanischen Eigenschaften des Muskels ist fast nur das Verhalten gegen Längsdehnung untersucht, welches vorzugsweise wichtig ist, weil jede Arbeit des Muskels ihn selber entsprechend dehnt. Der Muskel ist ein Gebilde von geringer, aber sehr vollkommener Elasticität, d. h. er besitzt eine grosse Dehnbarkeit (wird durch geringe Belastung schon bedeutend verlängert), kehrt aber nach dem Aufhören der dehnenden Kraft wieder zu seiner ursprünglichen Länge zurück. Letzteres ist zwar beim ausgeschnittenen Muskel nicht ganz genau der Fall, muss aber für den normalen Zustand angenommen werden, weil sonst jede Anstrengung eine bleibende Verlängerung der Muskeln zur Folge haben müsste. Mit der Verlängerung nimmt natürlich der Querschnitt entsprechend ab, so dass das Volum annähernd dasselbe bleibt; in Wirklichkeit wird es ein wenig vermindert (Schmulewitsch). Wie bei allen organisirten Körpern sind auch beim Muskel nicht, wie bei den unorganisirten, die Dehnungslängen den spannenden Gewichten proportional, sondern ein gleicher Spannungszuwachs bringt um so geringere Verlängerung hervor, je mehr der Muskel bereits gedehnt ist (Ed. Weber). Die Dehnungscurve, d. h. die Linie, welche man erhält, wenn man die dehnenden Gewichte als Abscissen und die Dehnungslängen als Ordinaten aufträgt, ist daher nicht wie bei den unorganisirten Körpern eine gerade Linie, sondern nähert sich einer Hyperbel (Wertheim). In Fig. 31, p. 272, ist *BC* eine solche Dehnungscurve.

Der Muskel zeigt in hohem Grade die auch anderen organischen Substanzen eigene Erscheinung der elastischen Nachwirkung, d. h. er nimmt sowohl bei Belastung als bei Entlastung die neue Länge zunächst nur annähernd, und erst nach einiger Zeit vollkommen an (W. Weber). Wärme soll die Grösse und Vollkommenheit der Muskelelasticität vermehren, und die Dehnungscurve gradliniger machen (Boudet de Paris).

Die Elasticität des Muskels schützt denselben vor Zerreissungen bei plötzlicher Contraction, und mildert auch die Wirkungen auf andere Körpertheile, indem die Kraft sich theilweise aufspeichern und allmählicher ausgeben kann; etwa wie beim Windkessel der Pumpen

und beim sog. Pferdeschoner. Im lebenden Körper sind die Muskeln beständig etwas über ihre natürliche Länge gedehnt, so dass sie bei Lostrennung von ihren Befestigungspuncten etwas zurückschnellen. Diese Anordnung hat den Vortheil, dass bei eintretender Conctraction sofort die Befestigungspuncte einander genähert werden, ohne dass erst Zeit und Kraft zur Anspannung des schlaffen Muskels verloren wird. In den losgetrennten Muskeln findet man die Muskelröhren gewöhnlich nicht gradlinig ausgestreckt, sondern wellenförmig oder im Zickzack gekrümmt.

2. Die optischen Eigenschaften in der Ruhe.

Die Querstreifung der Muskelfaser beruht auf regelmässiger Abwechselung hellerer und dunklerer, d. h. schwächer und stärker lichtbrechender Schichten, deren Deutung noch streitig ist. Die physiologischen Thatsachen sprechen gegen die Präexistenz aller in der todten Muskelfaser zuweilen sichtbaren longitudinalen und transversalen Membranen, also gegen die Eintheilung in sogenannte Muskelkästchen. Allgemeiner anerkannt ist die Präexistenz der Fleischprismen (Sarcous elements, Bowman), welche in transversaler Schicht die Muskelscheiben (Discs, Bowman), in longitudinaler Reihe die Fibrillen bilden. Die regelmässige Anordnung der Prismen ist bisher noch nicht erklärt, da die Zwischensubstanz den Bewegungen von Entozoen (Myoryctes Weismannii) keinen merklichen Widerstand bietet, also als flüssig betrachtet werden muss (Kühne). Ueber weitere Details des Muskelbaues s. d. anatomischen Werke.

Die Anisotropie des Muskels.

Anisotropie, d. h. ungleiche Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichtes je nach der Durchgangsrichtung, wird am besten durch den Gangunterschied erkannt, welchen die beiden aus einem einfallenden polarisirten Lichtstrahl hervorgehenden, zu einander senkrecht polarisirten Strahlen, der ordinäre und der extraordinäre, vermöge ihrer ungleichen Geschwindigkeit erlangen, und welcher um so grösser wird, je dicker die durchlaufene Schicht des anisotropen Körpers. Dieser Gangunterschied liefert leicht erkennbare Interferenzerscheinungen, wenn beide Strahlen (welche wegen ihrer verschiedenen Schwingungsrichtung nicht mit einander interferiren können) wieder zu gleicher Schwingungsrichtung gebracht werden, am besten durch ein (analysirendes) Nicol'sches Prisma, welches von beiden Strahlen nur diejenige Componente hindurchlässt, welche auf seine eigene Schwingungsrichtung fällt. Der zu untersuchende Körper muss also zwischen einen polarisirenden und einen analysirenden Nicol gebracht werden, am besten so, dass die Schwingungsebenen beider Nicols zu einander senkrecht stehen, und die optische Axe des anisotropen Körpers mit beiden Winkel von 45° bildet. Der Körper zeichnet sich dann im dunklen Gesichtsfelde durch Helligkeit oder (bei weissem Lichte) Farbenerscheinungen aus, welche von der durchlaufenen Schichtdicke abhängen. Da letz-

tere bei einer einzelnen Muskelfaser zu gering ist, um erhebliche Interferenzerscheinungen zu machen, bringt man gewöhnlich eine doppeltbrechende (Gips- oder Glimmer-) Platte von solcher Dicke und Lage zwischen die Nicols, dass das Gesichtsfeld in der sog. Teinte de passage erscheint, d. h. in derjenigen (braunrothen) Interferenzfarbe, welche durch einen geringen positiven oder negativen Zuwachs an Gangunterschied am merklichsten (in Gelb oder Blau) verändert wird, so dass die aufgelagerte Muskelfaser nunmehr in anderer Farbe erscheint.

Die Untersuchung der Muskelfaser im polarisirten Lichte lehrt (Boeck, Brücke), dass dieselbe positiv anisotrop ist, d. h. in der optischen Axe die Geschwindigkeit am grössten (wahrscheinlich also die Substanzdichte am kleinsten) ist, dass sie ferner einaxig ist, d. h. nur eine einzige und zwar mit ihrer Längsaxe zusammenfallende optische Axe hat, da an Querschnitten Drehung in ihrer eigenen Ebene nichts an den Erscheinungen ändert. Endlich ergiebt sich (Brücke, Hensen, Merkel u. A.), dass nicht der ganze Faserinhalt, sondern fast nur die den Fleischprismen entsprechenden Schichten anisotrop sind, die Zwischensubstanz im Wesentlichen isotrop; doch enthält auch diese noch schwach anisotrope Lagen zu beiden Seiten einer feinen als Quermembran *q* bezeichneten Linie, die sog. Neben- oder Endscheiben *n*. Die anisotrope Hauptschicht *mm* zerfällt ferner durch eine schwächer anisotrope Mittelscheibe *s* in zwei dicke Querscheiben *m*, wie Fig. 25 schematisch veranschaulicht, in welcher das weiss Gelassene isotrope Substanz darstellt. Von der queren Zerklüftung der Scheiben *mm* zu Fleischprismen ist in der Figur abgesehen.

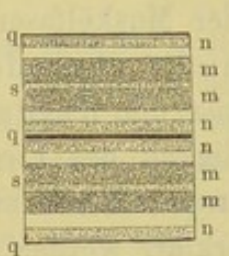


Fig. 25.

3. Die Zusammenziehung des Muskels.

a. Die Formveränderung im Allgemeinen.

Die Muskelcontraction besteht in einer Verkürzung der Längsaxe (d. h. der Primitivröhren) und Verdickung im Querschnitt. Mit diesen Veränderungen ist jedoch nach vielen Autoren eine sehr geringe Volumverminderung, also eine Verdichtung verbunden. Bringt man nämlich Muskeln in ein geschlossenes, mit Flüssigkeit erfülltes und mit einer Steigröhre versehenes Gefäss, und veranlasst sie zur Contraction, so sinkt während derselben die Flüssigkeit in der Steigröhre (Erman, Valentin). Jedoch sind diese Versuche nicht einwandsfrei und ihre Wiederholung mit Vermeidung gewisser Fehlerquellen ergab keine Volumabnahme (J. R. Ewald).

b. Die microscopische Erscheinungsweise.

Die Verkürzung und Verdickung ist auch an jeder einzelnen Faser eines unter dem Microscop gereizten Muskels nachzuweisen. Sind die

Fasern im Zickzack gekrümmt, so strecken sie sich bei der Contraction. Die Querstreifung wird bei der Contraction enger, wie sie umgekehrt bei der Dehnung breiter wird (Ed. Weber).

Genauere Untersuchung lehrt, dass die Contractionserscheinungen vorzugsweise an den anisotropen Theilen auftreten (Engelmann), welche kürzer und dicker werden, und sich zugleich einander nähern. Der Helligkeitsunterschied der isotropen und anisotropen Substanz schwindet, so dass der Inhalt homogen aussieht, und kehrt sich sogar um (Flögel), letzteres ist jedoch streitig; hiermit ist eine Volumzunahme der anisotropen Substanz auf Kosten der isotropen verbunden, bei welcher erstere Wasser aufzunehmen scheint (Engelmann).

Erfolgt die Reizung des Muskels während der Beobachtung im polarisirten Licht, so ändern sich die Farben gar nicht, wenn die Formveränderung durch feste Einschliessung verhindert wird (Brücke), und bei wirklicher Contraction oder Dehnung nur soweit als der Dimensionsänderung entspricht (Hermann). Die optischen Constanten der Muskelfaser werden also durch Contraction und durch Dehnung nicht verändert. Die merkwürdige Thatsache, dass das Verhältniss der longitudinalen und der transversalen Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichtes trotz Veränderungen in der Gestalt der anisotropen Theile stets das gleiche bleibt, kann vor der Hand nicht anders erklärt werden als durch die Annahme, dass die anisotropen Schichten aus kleineren an sich unveränderlichen anisotropen Elementen (Disdiaclasten) zusammengesetzt sind, in deren veränderlicher Anordnung die Veränderung der Gestalt besteht (Brücke).

An absterbenden Muskelfasern beobachtet man eine Zunahme des Brechungsindex bei der Contraction; dieselbe beruht auf Zunahme der Concentration durch Austritt wässeriger Tropfen (Exner).

c. Die Zuckung.

Auf jeden einfachen, den Muskel treffenden Reiz entwickelt sich die Gestaltveränderung in Form eines schnell ablaufenden Vorgangs, den man eine Zuckung nennt.

Der zeitliche Verlauf der Kraftentwicklung im Muskel nach der Reizung kann nach zwei Methoden ermittelt werden (Helmholtz).

1. Man lässt den (schwach belasteten) Muskel sich frei verkürzen, wobei die Länge den Verkürzungskräften proportional zuerst ab- und dann wieder zunimmt; der Muskel ist vertical aufgehängt und sein unteres Ende zeichnet mittels eines Hebelsystems mit Schreibstift seine Bewegung auf eine sich schnell mit constanter oder doch gesetzmässiger Geschwindigkeit horizontal vorüberbewegende Fläche, z. B. den Mantel eines um eine verticale Axe rotirenden Cylinders (Helmholtz'sches Myographion), oder eine an einem langen Pendel befestigte ebene Platte

(Fick'sches Myographion), oder eine durch eine gespannte Feder vorübergeschleuderte Tafel (du Bois'sches Myographion). Es entsteht so eine Curve, deren Abscissen die Zeit, und deren Ordinaten die Verkürzungsgrössen darstellen. Damit an dieser Curve auch der Moment des Reizes markirt sei, lässt man die sich bewegende Fläche selbst beim Durchgang durch eine bestimmte Stellung die Zuckung durch Oeffnung eines Contacts auslösen. In Fig. 26 stellt c diesen Contact dar; derselbe wird umgeworfen, sobald der mit der Schreibplatte P fest verbundene Daumen d ihn erreicht; hierdurch öffnet sich der Kreis der Kette K und die Spirale s inducirt in p einen Strom, welcher den Muskel m zum Zucken bringt. Bewegt man die Platte sehr langsam an c vorbei, so reducirt sich die Zuckungscurve auf einen verticalen Strich r, welcher den Reizmoment bedeutet. Die bei stillstehender Schreibplatte entstehenden Zuckungsstriche dienen zur bequemsten Messung von Zuckungshöhen (Pflüger'sches Myographion).

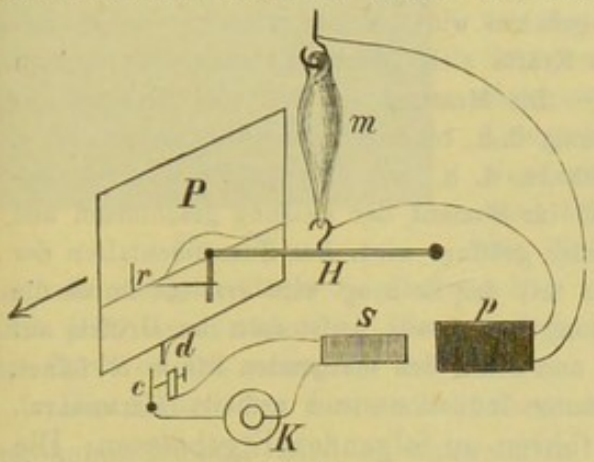


Fig. 26.

Das den Muskel spannende Gewicht wird im Beginn der Zuckung in die Höhe geschleudert, so dass für den Rest der Zuckung keine Belastung da ist. Nimmt man statt des Gewichts eine Feder, so nimmt umgekehrt während der Zuckung die Spannung zu. Soll die Zuckung bei genau gleicher Spannung („isotonisch", Fick) ablaufen, so muss man die Feder so an den Hebel angreifen lassen, dass ihr Moment um so viel abnimmt wie die Spannung zunimmt (Grützner).

Statt der Verkürzung kann man auch die Verdickung des Muskels ihre Curve aufzeichnen lassen (Aeby, Marey); dies ist auch am unverletzten Körper (bei lebenden Menschen) ausführbar. Die Dickencurve stimmt natürlich mit der Längencurve überein.

2. Man lässt die Zuckung nicht frei zu Stande kommen, sondern verzögert sie durch Gewichte; diese werden in einer Wagschale unter dem bei c gestützten Hebel dc so angebracht (Fig. 27), dass sie den Muskel in der Ruhe nicht dehnen können, aber an ihm hängen, sowie er sich verkürzen will. Jedes so angebrachte Gewicht („Ueberlastung") hält den Muskel so lange auf seiner Ruhelänge fest, bis die Verkürzungskraft (Energie) bis zu einem Werthe angewachsen ist, welcher der Ueberlastung gleich ist; da die Verkürzungskraft sich succesive nach der Reizung

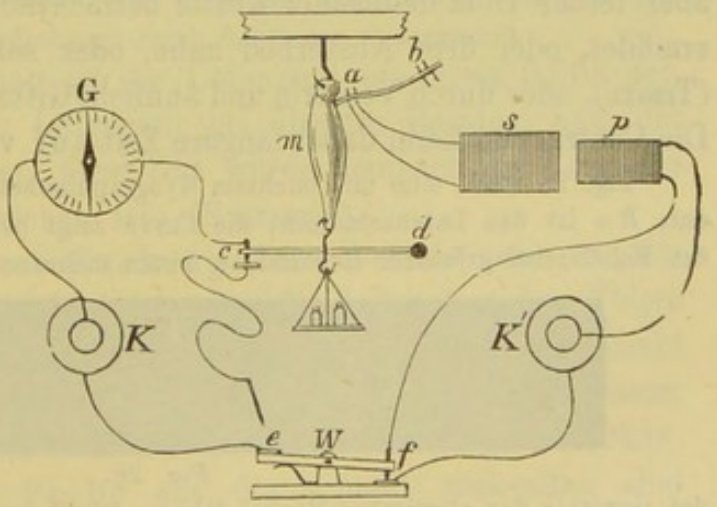


Fig. 27.

entwickelt, so ist die Zeit von der Reizung bis zur Abhebung der Ueberlastung von ihrer Unterlage, d. h. bis zur Lösung des Contacts bei *c*, um so grösser, je grösser die Ueberlastung ist. (Ist die Ueberlastung Null, so ist die bis zur Hebung verstreichende Zeit die der latenten Reizung). Endlich kommt man zu einer Ueberlastung, welche überhaupt nicht mehr gehoben wird, welche also die Grenze darstellt, bis zu welcher die verkürzenden Kräfte sich überhaupt entwickeln können (die sog. „absolute Kraft", s. unten). — Die Messung der Zeit vom Momente der Reizung bis zur Hebung der Ueberlastung, d. h. bis zur Lösung des Contacts bei *c*, geschieht nach der Pouillet'schen Methode, d. h. aus dem Ausschlag eines Galvanometers *G*, dessen Strom (Kette *K*) im Moment der Reizung geschlossen und durch die Oeffnung des Contacts *c* wieder geöffnet wird. Das Zusammenfallen der Schliessung des zeitmessenden Stromes mit der Reizung wird erreicht durch die Wippe *W*, an welcher das die Schliessung bewirkende Aufstossen des Griffels auf die Platte *e* zugleich den Contact *f* und somit den erregenden Strom *K'* öffnet, und hierdurch dem Muskel einen Oeffnungs-Inductionsstrom ertheilt (Helmholtz).

Die vorstehenden Methoden führen zu folgenden Ergebnissen: Die Verkürzung beginnt nicht sofort im Momente der Reizung, sondern es vergeht erst eine kurze Zeit (bis zu $^1/_{100}$ Secunde), ehe die Contraction anfängt, während welcher Zeit also der Muskel äusserlich in Ruhe bleibt: die Zeit der latenten Reizung. Dann beginnt die Verkürzung und steigt, zuerst mit zunehmender, dann mit abnehmender Geschwindigkeit, bis zu einem gewissen Maximum. Jetzt lassen die verkürzenden Kräfte allmählich nach und der Muskel wird durch die an ihm hängende Last zuerst schnell, dann langsamer wieder auf seine frühere Länge gedehnt (Helmholtz).

Die Rückkehr des Muskels zur ursprünglichen Länge geschieht nur dann vollkommen, wenn genügende dehnende Kräfte auf ihn wirken (Kühne, Hermann); vgl. Fig. 28. Der Verkürzungsrückstand ist aber ferner trotz dehnender Kräfte beträchtlich, wenn der Muskel stark ermüdet, oder dem Absterben nahe, oder sehr heftig direct gereizt (Tiegel), oder durch Veratrin und ähnliche Gifte verändert ist (v. Bezold). Die Contraction kann dabei längere Zeit auf voller Höhe persistiren.

Fig. 28 stellt eine mit leichtem Myographionhebel gewonnene Zuckungscurve dar. *R a* ist das Latenzstadium; die Curve zeigt bei *c* eine Trägheitsschwingung des Hebels; bei grösserer Hebelmasse treten mehrere solche ein, weil jeder Fall

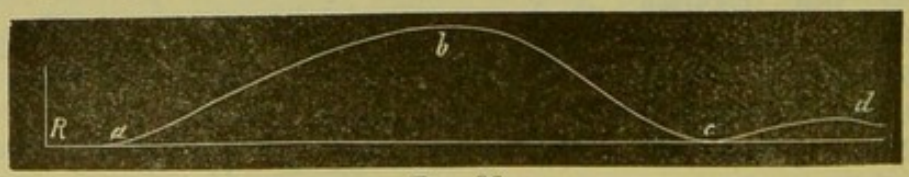


Fig. 28.

des Gewichts den elastischen Muskel dehnt. Die Curve erreicht wegen zu schwacher Last die Abscissenaxe nicht wieder (Verkürzungsrückstand bei *d*).

Trägt man die nach dem zweiten obigen Verfahren gefundenen Zeiten als

Abscissen, die ihnen entsprechenden Ueberlastungen als Ordinaten auf, so erhält man eine Energiecurve (Helmholtz), welche mit dem aufsteigenden Theil der nach der moygraphischen Methode erhaltenen Curve übereinstimmt. Jedoch weicht die Myographioncurve wegen der Trägheit der am Muskel hängenden Last etwas von der Energiecurve ab (Klünder). Fig. 29 ist die Energiecurve eines Gastrocnemius, *a b* das Latenzstadium, die Zahlen unter der Abscisse Hundertstel Secunden. Die Energiecurve lässt sich auch direct gewinnen, indem man den Muskel so stark belastet, dass er sich nur sehr wenig verkürzt, die Zuckung aber stark vergrössert aufzeichnet; sie verläuft jetzt annähernd ohne Längenänderung des Muskels („isometrisch", Fick), ihre Curve ist also wesentlich Energiecurve.

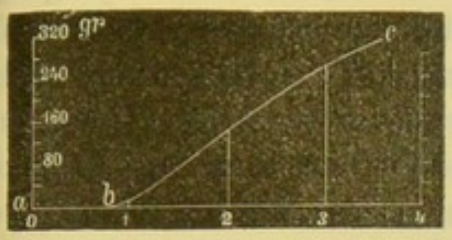


Fig. 29.

Die Dauer des Latenzstadiums ist sehr variabel. Bei einem gegebenen Muskel wird es namentlich durch stärkere Reize und durch schwächere Belastung verkürzt (Lautenbach, Mendelssohn u. A.), jedoch nur soweit diese Einwirkungen die Zuckung verstärken (Tigerstedt). Kälte und überhaupt alle diejenigen Schädlichkeiten, welche die Zuckung in die Länge ziehen (s. unten), verlängern auch das Latenzstadium, und es ist auch in den von Natur langsamer zuckenden Muskeln (s. unten) länger.

Die Latenzzeit des Muskels braucht nicht mit der des einzelnen Muskelelements übereinzustimmen. Abgesehen davon, dass selbst bei directer Reizung die Zuckung meist nur von einzelnen Puncten ausgeht, also Zeit braucht, um merkliche Muskellängen zu ergreifen, muss die Elasticität des Muskels eine verzögernde Rolle für die Bewegung des Schreibhebels spielen. Die Latenzzeit des Muskelelements ist also jedenfalls kleiner als 0,01 sec., und da die Gesammtlatenz sich durch geeignete Vorrichtungen bis auf 0,004 sec. verkürzen lässt, auch kleiner als dieser Betrag (Gad, Tigerstedt). Die genaueste Bestimmung (auf photographischem Wege mittels der Verdickung) ergab 0,003 sec. (Sanderson).

Bei indirecter Reizung ist die Latenzzeit um etwa 0,003 sec. länger als sie sich aus der Latenzzeit bei directer Reizung und der Nervenleitungszeit berechnet; diese Zeit würde demnach auf Vorgänge im Nervenendorgan zu beziehen sein (Bernstein).

Die Dauer der ganzen Zuckung (beim Frosche etwa $^1/_{10}$ bis $^1/_6$ sec.) variirt besonders nach der Art des Muskels. In jedem Thiere finden sich schneller und langsamer zuckende Muskeln, z. B. zuckt beim Frosche der Gastrocnemius viel schneller als der Hyoglossus. Beim Kaninchen und anderen Thieren zeichnen sich die langsam zuckenden Muskeln durch rothe Farbe aus, die schnell zuckenden sind weiss (Ranvier). Sogar im gleichen Muskel können schnell und langsam zuckende Fasern vereinigt sein (Grützner). Von Säugethieren

hat besonders die Fledermaus sehr langsame (rothe) Muskeln (Rollett). Die Muskeln der Schildkröte zucken sämmtlich sehr langsam, noch langsamer der Herzmuskel (Marey); letzterer bildet den Uebergang zu der ungemein langsamen Contraction der glatten Muskeln (s. unten). Das andere Extrem bilden die Insectenmuskeln, doch kommen auch hier, z. B. bei Hydrophilus, langsam zuckende Muskeln vor (Rollett).

Kälte, Ermüdung, gewisse Gifte etc. verzögern den Ablauf der Zuckung (Valentin, Klünder, Funke) und vermindern die Grösse derselben (Volkmann).

d. Die Superposition von Zuckungen.

Folgen zwei Reize so schnell aufeinander, dass die vom ersten ausgelöste Zuckung beim Eintreten des zweiten Reizes noch nicht das Maximum der Verkürzung erreicht, wohl aber das Stadium der latenten Reizung überschritten hat, so setzen sich die Erfolge beider derartig aufeinander, dass eine stärkere Zuckung resultirt. Die Wirkung des zweiten Reizes erfolgt nämlich so, als ob die verkürzte Form, welche der Muskel bei ihrem Eintritt bereits erreicht hat, seine natürliche wäre (Helmholtz); wie sich leicht ergiebt, kann das Maximum der Verkürzung unter den günstigsten Umständen sich hierbei verdoppeln, nämlich wenn der Zeitunterschied der beiden Reizungen gleich der Dauer der einfachen Zuckung bis zu ihrem Maximum ist. Da diese Zeit etwa $^1/_{20}$ Sec. beträgt, so ist eine rhythmische Reizung von etwa 20 Reizen p. Sec. in Bezug auf den Effect die günstigste (Sewall u. A.; vgl. auch sub e).

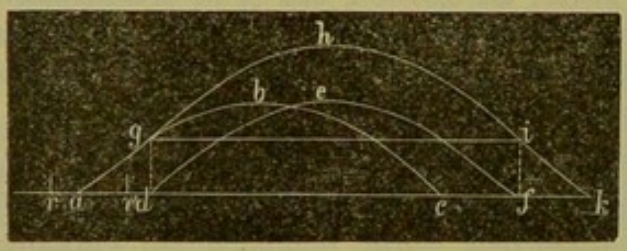


Fig. 30.

In Fig. 30 stellen *a b c* und *d e f* die Curven in Folge der Reize *r* und *r'* dar, und *a g h i k* die dem Gesetze entsprechende Superpositionscurve. Nach neueren Angaben (v. Kries) hat die superponirte Zuckung ein kürzeres aufsteigendes Stadium, als wenn sie für sich allein erfolgte; ferner soll das Gesetz der Superposition verwickelter sein, als von Helmholtz angegeben (v. Frey). Bei einer anscheinend der natürlichen Erregung näher kommenden Reizungsart, nämlich mit gradlinigen Stromesschwankungen (vgl. Cap. X.), beobachtet man keine Superposition der Zuckungen (v. Fleischl).

e. Die anhaltende Contraction.

Trifft eine Reihe von Reizen in kurzen Intervallen den Muskel, so hat derselbe zwischen je zweien nicht Zeit, sich wieder auszudehnen, und behält seine verkürzte Gestalt während der Reizungsreihe bei;

diesen Zustand, bei welchem zugleich eine Verstärkung der Contraction durch Superposition stattfindet (s. oben), nennt man Tetanus. Die niedrigste zum Tetanus erforderliche Reizfrequenz ist begreiflicherweise um so geringer, je länger die einzelne Zuckung dauert, also (vgl. oben) besonders gering bei abgekühlten, ermüdeten, rothen, und bei Schildkrötenmuskeln; der Herzmuskel ist zum Tetanus unfähig (vgl. p. 89).

Zum Tetanisiren eines Muskels eignen sich am besten oft wiederholte electrische Reize, z. B. durch fortwährendes Oeffnen und Schliessen eines electrischen Stromes. Näheres in der Nervenphysiologie. Zum Studium derjenigen Eigenschaften des thätigen Muskels, zu deren gehöriger Entwickelung eine einzelne Zuckung zu flüchtig ist, z. B. der chemischen Veränderungen bei der Thätigkeit, der Wärmebildung, der negativen Stromesschwankung am Multiplicator, dessen träge Nadel einem einzigen flüchtigen Impulse nicht folgt, ist es am zweckmässigsten, den Muskel zu tetanisiren.

Bei sehr schneller Aufeinanderfolge der Reize entsteht, wenn dieselben nur mässig stark sind, kein Tetanus (Harless, Heidenhain), sondern nur der Anfang der Reizung bewirkt eine Zuckung (Anfangszuckung, Bernstein); Verstärkung der Reize macht Tetanus. Die Reizfrequenz, von welcher ab die Erscheinung eintritt, wird jedoch äusserst verschieden angegeben (200 bis 5000 für Froschmuskeln). Genauere Untersuchung lehrt, dass die Anfangszuckung ein kurzer Tetanus ist, welchen die ersten Reize der Reihe bewirken; zuweilen treten diese kurzen Tetani rhythmisch während der Reizung auf (Bernstein & Schönlein). Bei Reizung vom Nerven aus ist die Erscheinung der Anfangszuckung von der Temperatur des Nerven abhängig; je höher dieselbe ist, um so grössere Reizfrequenz kann noch Tetanus machen (J. v. Kries).

Die Vermuthung, dass auch die natürlichen anhaltenden Muskelcontractionen, welche viel gewöhnlicher sind als wirkliche Zuckungen, tetanischer Natur sind, d. h. durch eine Reihe schnell aufeinander folgender Reize hervorgebracht werden (Ed. Weber), bestätigt sich durch die Erscheinungen des Muskelgeräusches, sowie durch graphische und galvanische Untersuchung.

An einem nicht zu kleinen, in Tetanus versetzten Muskel (z. B. beim Menschen) hört man mit dem aufgelegten Ohr oder Stethoscop ein schwaches Geräusch, in welchem ein deutlicher Ton vorherrscht, das Muskelgeräusch oder den Muskelton (Wollaston). Am besten hört man es Nachts bei verschlossenen Ohren, wenn man die Kaumuskeln contrahirt. Die Schwingungszahl dieses Tones ist bei An-

wendung tetanisirender Inductionsströme gleich der Zahl der Reizungen in der Secunde. Dies ergiebt sich, wenn man seinen eigenen Masseter electrisch tetanisirt, mittels eines selbstthätigen Inductionsapparats, der in einem entfernten Zimmer steht; der Ton ist dann jedesmal gleich dem Ton der Feder des Apparats (Helmholtz). Da nun willkürlich tetanisirte Muskeln regelmässig einen bestimmten Ton von 19,5—20 Schwingungen in der Secunde geben, so müsste die Zahl der von den motorischen Centralorganen ausgehenden Reizungen bei willkürlichem Tetanus etwa 20 in der Secunde sein (Helmholtz). Sehr bemerkenswerth ist, dass diese natürliche Reizfrequenz zugleich in Bezug auf Superposition nahezu die günstigste ist (s. oben).

Die selbstständige Schwingungszahl eines von den Centralorganen aus tetanisirten Muskels wurde zum ersten Mal bemerkt an dem tiefen Geräusch, in welches ein durch electrische Reizung des Rückenmarks tetanisirtes Thier geräth (du Bois-Reymond); die Tonhöhe ist hier unabhängig von dem Ton der Feder des Apparats. Andere finden dagegen, dass auch bei centraler Tetanisirung der Muskelton dem Reize isarithmetisch ist (v. Limbeck, Haycraft). An Froschmuskeln gelingt es, das Muskelgeräusch zu hören, wenn man sie belastet am Ende eines im Ohr steckenden Stabes aufhängt und tetanisirt. Sichtbar werden die Schwingungen, sobald man sie durch Resonanz auf eine Feder oder einen Papierstreifen von gleicher Schwingungszahl überträgt (Helmholtz). Merkwürdigerweise zeigt auch bei chemischer Reizung des Nerven der Muskel denselben tiefen Ton wie bei centraler Reizung (Bernstein); wofür noch keine genügende Erklärung existirt.

Die Höhe des Muskeltons wurde früher (Natanson, Haughton, Helmholtz) zu 36—40 Schwingungen angegeben; nachdem es aber gelungen ist, die Schwingungszahl objectiv (s. unten) zu bestimmen, hat sie sich zu 19,5 p. sec. ergeben, so dass also der hörbare Ton der erste Oberton des eigentlichen Grundtons im Muskelgeräusch ist (Helmholtz). Ja es wäre, im Hinblick auf die Ergebnisse graphischer Versuche (s. unten) denkbar, dass die Oscillation noch eine Octave tiefer liegt, der hörbare Ton also der zweite Oberton ist.

Da der natürliche Muskelton mit dem Eigenton des Ohres übereinstimmt (Helmholtz), so sind alle auf ihn gestützten Folgerungen ziemlich unsicher. Ferner werden die angeführten Schlüsse auch dadurch unsicher, dass nach mehreren Beobachtern auch einzelne Zuckungen einen Muskelton geben (Yeo, M'William, Bernstein).

Willkürlich anhaltend contrahirte Muskeln verzeichnen am Dicken-Myographion häufig keine grade Linie, sondern lassen eine Periodik erkennen; auf die Secunde fallen beim Kaninchen 20 (Kronecker & Hall), beim Menschen etwa 8—12 Oscillationen (Tunstall & Canney, v. Kries u. A.) Die wahre natürliche Reizfrequenz scheint also niedriger zu sein, als der Muskelton ergiebt. Da man übrigens 11 willkürliche Zuckungen ohne Verschmelzung p. sec. machen kann, so müsste entweder eine besondere Art von Innervation die Verschmel-

zung hindern (v. Kries), oder bei beiden Bewegungsarten verschiedene Fasergattungen (p. 265) betheiligt sein.

Eine andere Art, über die Reizzahl bei natürlicher Muskelcontraction Aufschluss zu erhalten, kann auf die Beobachtung der Actionsströme (s. unten bei den galvanischen Erscheinungen), mit dem Telephon (Hermann) oder dem Capillar-Electrometer begründet werden. Auf ersterem Wege bestätigt sich, dass jedem Einzelreiz eine Erregungsperiode im Muskel entspricht (Bernstein, Wedensky), mit letzterem konnte beim natürlichen Tetanus des Frosches (durch Willen, Strychnin) die Reizfrequenz zu etwa 8 p. sec. bestimmt werden (Lovén). Bei Reizung mit gradlinigen Stromschwankungen (vgl. p. 266) genügen für den Froschgastrocnemius ebenfalls weniger als 10 Reize p. sec. zum Tetanus (v. Fleischl). Eine Ermittelung der natürlichen Reizfrequenz für den Menschen mittels der Actionsströme liegt bisher nicht vor.

Andere Arten anhaltender Contraction kommen durch abnorme Verlängerung der Zuckung zu Stande; hier kann auf p. 266 verwiesen werden.

f. Die Fortpflanzung der Verkürzung längs der Fasern.

Wird nur eine beschränkte Stelle eines Muskels gereizt, so zuckt doch der Muskel in ganzer Länge, jedoch verkürzen sich nur die vom Reize getroffenen Fasern. Niemals geht die Contraction von einer Faser auf die andre über. Dies gilt auch für der Länge nach an einander gereihte Fasern; nie überschreitet die Zuckung eine Inscriptio tendinea (Hermann, Kühne).

Der Ablauf der Verkürzung von der Reizstelle über die Faserlänge erfordert Zeit (Aeby); sie pflanzt sich in Form einer schnell ablaufenden Welle über die Faser fort, und zwar nach beiden Richtungen. Die Geschwindigkeit dieser Fortpflanzung beträgt für Froschmuskeln etwa 3 Meter (Bernstein, Hermann), für das Kaninchen 4—5 Meter (Bernstein & Steiner), dagegen für den Herzmuskel und für glatte Muskeln nur 10—50 mm. p. sec. (Engelmann, Marchand). Sie sinkt durch Abkühlung, und namentlich durch Ermüdung und Absterben, und durch die gleichen Umstände wird die Fortleitung auch immer unvollkommener, die Welle langt an entfernteren Puncten schwächer an (Bernstein). Diese Abnahme zeigt sich auch an ganz frischen ausgeschnittenen Muskeln, dagegen nicht am absolut normalen Muskel im lebenden Körper; hier ist auch die Fortpflanzungsgeschwindigkeit viel grösser, am lebenden Menschen etwa 10—13 Meter (Hermann); die obigen Werthe sind also sämmtlich zu klein (früher wurden sie noch viel kleiner angegeben). — Bei schon weit vorgeschrittenem Absterben bleibt die Contraction auf die Reizstelle beschränkt und bleibt hier zugleich (vgl. p. 264) sehr lange bestehen; diese locale

Verdickung, welche beim Ueberfahren mit einem stumpfen Instrument über einen Muskel den Gang des Instrumentes durch einen langsam vergehenden Wulst ausprägt, wird idiomusculärer Wulst genannt (Schiff); zuweilen zuckt dabei der Muskel noch, wenn auch schwach, in ganzer Länge. Die Vollkommenheit und die Geschwindigkeit der Fortleitung des Contractionsvorganges scheint also in inniger Beziehung zu stehen zu der Schnelligkeit seines localen Ablaufes.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contraction misst man (Aeby), indem man zwei von der Reizstelle verschieden entfernte Muskelstellen gleichzeitig ihre Verdickung aufschreiben lässt und die Differenz der Latenzzeiten aufsucht. Vergleicht man dagegen die Latenzzeiten der gleichen Muskelstelle bei naher und entfernter Reizung, sei es graphisch, sei es mit der Pouillet'schen Methode (p. 264), so erhält man die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung, die wahrscheinlich mit jener identisch ist (Hermann). Zu letzterer Messung lassen sich auch die galvanischen Vorgänge verwenden (s. unten sub 7.b), und so sind obige Werthe für den lebenden Menschen gewonnen.

Bei mechanischer Reizung von Froschmuskeln durch Aufsetzen einer Nadelspitze sieht man zuweilen ein langsames wellenförmiges Rieseln nach beiden Seiten über die getroffenen Fasern ablaufen, welches noch nicht aufgeklärt ist (Hermann).

g. Die Kraft, Verkürzungsgrösse und Arbeit des Muskels (bei maximaler Erregung).

1) Die Verkürzungskraft.

Die absolute Kraft misst man durch dasjenige Gewicht, welches, gleichzeitig mit der Reizung am Muskel angebracht, die Verkürzung gerade zu verhindern ausreicht, also der Verkürzungskraft das Gleichgewicht hält (Ed. Weber). Zur Messung führt von selber, wie p. 264 erwähnt, die Ueberlastungsmethode. Das gleiche Gewicht ist aber, wie man leicht findet, zugleich dasjenige, welches den contrahirten Muskel auf seine Ruhelänge zu dehnen vermag. Auch mit Federdynamometern kann man die Kraft ermitteln, muss aber dann durch einen Hebel dafür sorgen, dass der Muskel schon mit verschwindend kleiner Verkürzung die Feder genügend spannen kann (Fick). Die Kraft ergiebt sich für die gleiche Muskelgattung, wie leicht begreiflich, der Faserzahl proportional, d. h. bei parallelfaserigen Muskeln dem Querschnitt, bei schräggefaserten dem „physiologischen" Querschnitt, d. h. einem Schnitte senkrecht zur Faserung; solche Muskeln (wie der Gastrocnemius) sind also im Verhältniss zu ihrer Dicke besonders kräftig. Vergleicht man die Kraft pro Querschnittseinheit, so zeigen sich die Muskeln der Warmblüter kräftiger als die der Kaltblüter, lebende und frische Muskeln kräftiger als absterbende und ermüdete.

Beim Tetanisiren ist die Verkürzungskraft grösser als bei Einzelzuckungen (Hermann). Sie nimmt zwischen 10 und 50 Reizen p. sec. mit der Reizfrequenz zu, und bleibt dann bis zu 300 Reizen auf ihrer Höhe, d. h. etwa doppelt so gross wie bei der Zuckung (Bernstein). Für tetanisirte ausgeschnittene Froschmuskeln beträgt die Kraft pro Qu.-cm. bis 3 Kilo (Rosenthal), für willkürlich tetanisirte Muskeln des lebenden Menschen pro Qu.-cm. bis 10 Kilo (Henke & Knorz, Koster, Haughton).

Am Menschen geschieht die Kraftmessung nach folgendem Verfahren (Weber): Beim Erheben auf die Zehen, oder richtiger die Metatarsusköpfchen, ziehen die Wadenmuskeln am Tuber calcanei, d. h. an einem einarmigen Hebel, dessen Drehpunct in der Berührungsstelle zwischen Cap. metatarsi und Fussboden liegt; die Last (des Körpers) wirkt auf den Punct, in welchem die Schwerlinie des Körpers den Fuss trifft; beschwert man nun den Körper so lange mit Gewichten, bis das Erheben der Ferse vom Boden unmöglich ist, so ist die absolute Kraft der Wadenmuskeln gleich dem Moment der Last (Körper + Gewichte) dividirt durch die Länge des Hebelarms der Wadenmuskeln; dies Gewicht braucht nur noch auf die Querschnittseinheit reducirt zu werden. Den physiologischen Querschnitt eines Muskels findet man, wenn man sein Volum (= absol. Gewicht dividirt durch spec. Gewicht) durch die Länge der Fasern dividirt.

Auch Wirbellose zeigen zum Theil grosse Muskelkraft, die Kraft des Schliessmuskels einiger Muskeln geht bis 15 Kilo, während die des Scheerenschliessers von Krebsen nur bis 1,3 Kilo geht (Plateau).

Die Dimensionen der Muskeln zeigen sich überall aufs Genaueste ihrer Function angepasst, d. h. langfasrige Muskeln finden sich, wo es auf ausgiebige Verkürzung ankommt, grosser physiologischer Querschnitt wo Kraft erforderlich ist. Wechseln durch pathologische Umstände (Gelenksteifigkeit etc.) die Bedingungen, so passen sich auch die Muskeldimensionen von Neuem an (Roux, Strasser, Marey).

Während der Verkürzung selbst wird die Kraft des Muskels immer geringer, d. h. es genügen immer kleinere Gewichte, um die weitere Verkürzung zu verhindern; man braucht hierzu nur das obere Ende des Muskels soweit zu senken, dass er erst um ein Bestimmtes sich verkürzen muss um an die kraftmessende Ueberlastung anzugreifen (Schwann).

2) Die Verkürzungsgrösse.

Der Betrag der Verkürzung ist bei sonst gleichen, unbelasteten Muskeln lediglich der Faserlänge proportional; schräggefaserte Muskeln (wie der Gastrocnemius) haben also im Vergleich zu ihrer Gesammtlänge einen kurzen Hub, dafür aber einen um so kräftigeren (s. oben). Die maximale Verkürzung im Tetanus beträgt je nach der Muskelgattung 65—85 pCt. der Faserlänge (Ed. Weber).

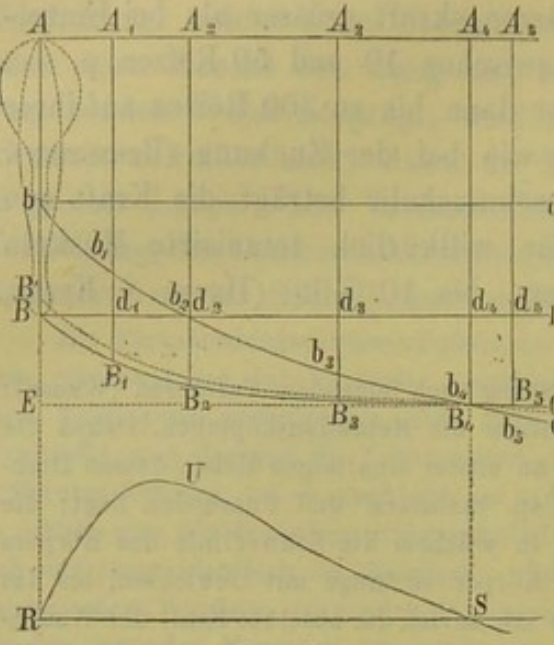


Fig. 31.

Bei belasteten Muskeln ist die Verkürzung ausserdem von der Belastung abhängig; sie nimmt mit zunehmender Last bis Null ab. Das Gesetz dieser Abnahme kann für den Fall, dass die Verkürzung nicht mit Schleudern verbunden ist (s. unten), also z. B. für die tetanischen Zughöhen, aus folgender Betrachtung (Ed. Weber, Hermann) entnommen werden. Der unbelastete Muskel AB (Fig. 31) geht durch die Reizung in eine neue, kürzere und dickere natürliche Form Ab über. Verkürzt sich aber der Muskel mit einer Belastung p, so ist die Ausgangslänge diejenige, welche der ruhende Muskel AB durch diese Last p erhalten hat, und die erreichte Länge diejenige, welche der thätige Muskel Ab durch die gleiche Last erhält. Die Zughöhe ist also gleich der Längendifferenz der Formen AB und Ab, beide durch die Last p gedehnt. Wäre demnach BC die Dehnungscurve der Ruheform, bc diejenige der thätigen Form, so wären die Verticalabstände beider Curven die Zughöhen, z. B. $B_1 b_1$ die Zughöhe bei der Belastung Bd_1, $B_3 b_3$ die Zughöhe bei der Belastung Bd_3. Man sieht auch leicht, dass die Abscisse Bd_2, bei welcher der belastete thätige Muskel so lang ist wie der unbelastete ruhende, die absolute Kraft darstellt (vgl. p. 270).

Die Abnahme der Zughöhen mit zunehmenden Lasten erfordert nach dieser Theorie, dass die Dehnungscurve bc steiler abfällt als die Dehnungscurve BC, so dass beide einander immer näher kommen; hierzu muss die Dehnbarkeit des thätigen Muskels grösser sein als die des ruhenden, was in der That der Fall ist (Ed. Weber). Wo beide Curven sich schneiden (Last Bd_4), würde die Zughöhe Null, und darüber hinaus negativ; indessen wird von Anderen ein asymptotisches Anschliessen beider Curven angenommen, so dass keine Verlängerung durch Reizung stattfinden kann (A. Fick).

Die Schwann'schen Versuche (p. 271) messen gleichsam die absolute Kraft des Muskels in den verschiedenen Stadien seiner Verkürzung, also bei den Längen zwischen $A\,B$ und $A\,b$ (Fig. 31); da nun die für die Länge $A_1 b_1$ gefundene Kraft dem Gewichte gleich ist, welches den thätigen Muskel $A\,b$ auf die Länge $A_1 b_1$

dehnt, so entspricht sie der Abscisse Bd_1. Man hat also in den Schwann'schen Versuchen ein Mittel, die Dehnungscurve des thätigen Muskels, wenigstens das Stück bb_2 derselben, zu ermitteln (Hermann).

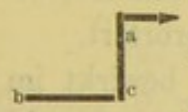
Da der Muskel elastisch ist, und daher bei der Zuckung zuerst sich selber etwas dehnt, ehe er die Last bewegt (vgl. auch p. 259), nachher aber die aufgespeicherte Kraft ausgiebt, so hat der Zuckungshub etwas Schnellendes, und die Wurfhöhen sind daher grösser als die aus obigem Schema hervorgehenden Zughöhen.

Das Schnellen wird vermehrt, wenn man zwischen Muskel und Gewicht ein elastisches Band einschaltet (Hermann), oder den Hebel durch äquilibrirte Schwungmassen besonders träge macht, oder ihn im Anfang der Zuckung durch einen Electromagneten festhält (Fick), vermindert dagegen durch sehr leichte Hebel und Anwendung von Spannfedern statt der Gewichte (Marey, Fick). Die gleichen Umstände vermehren und vermindern auch die Nachschwingungen des Hebels (vgl. p. 264).

3) Die Arbeitsleistung.

Die *nutzbare Arbeit* des Muskels ist das Product aus der Verkürzungshöhe h mit dem gehobenen Gewicht P. Zur Berechnung der Gesammtarbeit ist noch das eigene Gewicht p des Muskels zu berücksichtigen, welches mit der mittleren Hebung der einzelnen Schichten, d. h. $^1/_2$ h zu multipliciren ist; die Arbeit ist also $(P + {}^1/_2 p)h$. Die nutzbare Arbeit bei verschiedenen Belastungen übersieht man, wenn man in Fig. 31 aus den Linien Bd_1 und $B_1 b_1$, Bd_2 und $B_2 b_2$ etc. (d. h. Last und Hubhöhe) Rechtecke bildet; die Grösse derselben nimmt von Null bis zu einem Maximum zu, und dann wieder ab, sie verhalten sich wie die Ordinaten der Curve *RUS*. Eine mittlere Belastung ist also für die Ausnutzung des Muskels am günstigsten.

Ein noch grösserer Nutzeffect wird, wie eine theoretische Betrachtung lehrt, dann erreicht, wenn die Last oder ihr Moment während des Hubes selbst abnimmt, z. B. wenn sie am Ende b des bei c drehbaren Winkelhebels a c b hängt, und bei a der Muskel zieht. Der so erreichte maximale Nutzeffect beträgt für 1 grm. Froschmuskel nahezu 1 grm.-mtr. (Fick). Modificirend wirkt ausserdem auf den Betrag der Arbeit die initiale Festhaltung (p. 363), ferner die Vergrösserung des Trägheitsmoments des Hebels durch äquilibrirte „Schwungmassen", jedoch kann auf die betr. Resultate hier nicht eingegangen werden.



Während des Tetanus wird kein Gewicht gehoben, also keine nutzbare, sondern nur innere Arbeit geleistet (vgl. unten sub 6).

4. Die Erregung des Muskels.

a. Die directe und indirecte Erregbarkeit.

Die natürliche Erregung des Muskels geschieht stets durch Erregung seines Nerven, und zwar von den Centralorganen aus, durch

Willen, Reflex u. s. w. Künstlich lässt sich aber der Muskel nicht bloss durch künstliche Erregung seines Nerven (indirect), sondern auch durch unmittelbare Einwirkung von Reizen (direct) zur Contraction bringen.

Da der Muskel von der Ausbreitung seines Nerven durchzogen ist, wurde früher die Einwirkung directer Reize auf Erregung der intramusculären Nerven bezogen, und die directe Erregbarkeit des Muskels in Abrede gestellt, ohne dass hierzu ein positiver Grund vorlag. Unmittelbar wird jedoch die directe Erregbarkeit durch folgende Umstände bewiesen: 1. Die niederen contractilen Gebilde besitzen überhaupt keine Nerven. 2. Die Endstücke mancher Muskeln, z. B. des Frosch-Sartorius, sind nervenfrei und doch erregbar (Kühne). 3. Beim Ueberstreichen eines absterbenden Muskels mit einem stumpfen Instrument folgt die wulstförmige idiomusculäre Contraction (p. 270) durchaus dem Gange des Instrumentes und nicht der Ausbreitung der getroffenen Nervenfasern. 4. Muskeln, welche durch Durchschneidung und Degeneration ihrer Nerven (vgl. die Nervenphysiologie) oder durch Vergiftung mit Curare, welches die intramusculären Nervenendigungen in erster Linie lähmt (Bernard, Kölliker), entnervt sind, sind trotzdem noch direct erregbar.

b. Die direct erregenden und erregbarkeitsändernden Einwirkungen.

1) Electrische Einwirkungen.

Der galvanische Strom hat zunächst eine Einwirkung auf die Erregbarkeit des Muskels. In einer vom Strome durchflossenen Strecke herrscht erhöhte Erregbarkeit in der Gegend der Cathode und herabgesetzte in der Gegend der Anode (v. Bezold). Diese sog. electrotonischen Veränderungen sind vollständiger am Nerven entwickelt, und werden in der Nervenphysiologie näher erörtert.

Ein den Muskel durchfliessender galvanischer Strom bewirkt im Allgemeinen während des Geschlossenseins keine Verkürzung, wohl aber bei seiner Schliessung und Oeffnung (Schliessungszuckung und Oeffnungszuckung).

Das zuerst am Nerven gefundene Gesetz, dass die Schliessungserregung von der Cathode, die Oeffnungserregung von der Anode ausgeht (Pflüger), gilt auch für den Muskel (v. Bezold, Engelmann, Hering). Am einfachsten ist dies an einem dem Absterben nahen Muskel zu sehen, welcher die Contraction nicht fortleitet, sondern nur an der Reizstelle selber einen stehen bleibenden Wulst zeigt (p. 270). Ein solcher Muskel zeigt bei der Schliessung an der Cat-

hode, bei der Oeffnung an der Anode einen Wulst (Vulpian, Schiff). Diese Wulstbildungen („Dauercontractionen") treten auch an normalen Muskeln bei starken Strömen auf (Biedermann), und täuschen eine geringe dauernde Verkürzung während der ganzen Schlusszeit vor (Wundt). An normalen Muskeln lässt sich das angeführte Zuckungsgesetz erweisen, indem man den Muskel in der Mitte bei *M* ohne ihn zu quetschen befestigt und mit beiden Enden auf Schreibhebel (*H* und *H'*) wirken lässt (Fig. 32); leitet man bei *A* und *K* einen Strom zu, so beginnt bei der Schliessung der Hebel *H* seine Zuckungscurve früher als *H'*, bei der Oeffnung umgekehrt *H'* früher als *H* (v. Bezold, Hering). Vgl. ausserdem das Verhalten glatter Muskeln sub II.

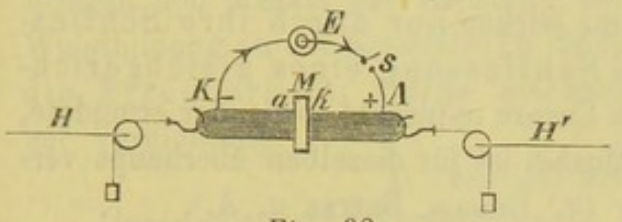


Fig. 32.

Würde man den Muskel bei M zerquetschen, so hätte man gleichsam zwei Muskeln, und der Strom würde für die rechte Hälfte bei *a* eine Anode, für die linke bei *k* eine Cathode bilden, und somit kein Unterschied in den Zuckungszeiten mehr auftreten (vgl. jedoch p. 276). Jede Faser und jeder künstlich hergestellte Faserabschnitt bildet ein Individuum, das seine besondere Anode und Cathode hat. Durch Berücksichtigung dieses Umstandes sowie der Ausbreitungsweise und der Dichte des Stromes erklärt sich auch das Verhalten des Muskels bei querer Durchströmung, welches zugleich einen weiteren Beweis für das Zuckungsgesetz bildet. Legt man die Electroden an die scharfen Kanten eines platten, beinkleiderförmig gespaltenen Muskels (Fig. 33), so zuckt, bei mässigen Strömen, bei der Schliessung nur die Seite der Cathode, bei der Oeffnung nur die der Anode; ist der Muskel ungespalten (Fig. 34), so krümmt er sich bei der Schliessung (S) nach der Seite der Cathode, bei der Oeffnung (O) nach der der Anode (Engelmann). Die Erklärung dieses Verhaltens aus den obigen Umständen kann dem Nachdenken des Lesers überlassen werden.

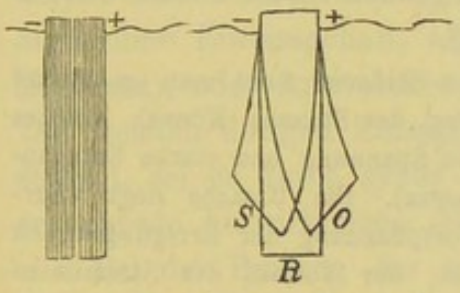


Fig. 33. *Fig. 34.*

Das Zuckungsgesetz gilt nur unter der Voraussetzung, dass der Strom durch lebende Muskel- resp. Faserabschnitte ein-, und durch ebensolche austritt. Durchschneidet man einen Muskel und legt die eine Electrode an den künstlichen Querschnitt, also an getödtete Faserenden an, so versagt die Schliessungs- oder die Oeffnungszuckung, je nachdem die Querschnittselectrode die Cathode oder die Anode ist; oder mit anderen Worten: admortuale Ströme*) machen nur Oeffnungs-

*) Die hier und im Folgenden vorkommenden Ausdrücke admortual, abmortual, atterminal, abterminal (Hermann) bezeichnen die Stromrichtung im Organ, nicht im übrigen Leitungsbogen: also hier einen Strom, welcher im Muskel vom lebenden zum todten Theil, resp. umgekehrt, ferner zum Faserende, zur Nerveneintrittsstelle hin gerichtet ist.

zuckung, abmortuale nur Schliessungszuckung (Biedermann, Engelmann & van Loon). Wie künstliche Querschnitte verhalten sich durch Quetschung, Hitze etc. abgetödtete Muskelabschnitte; wirkt also die Klemme *M* in Fig. 32 zerquetschend, so tritt Schliessungszuckung nur in der linken, Oeffnungszuckung nur in der rechten Muskelhälfte auf. Auch ein idiomusculärer Wulst (p. 270) wirkt wie ein abgetödteter Abschnitt (Biedermann, Hermann). Der Grund dieses „polaren Versagens" kann erst bei der analogen Erscheinung am Nerven (Cap. X.) erörtert werden, ebenso die Theorie des Zuckungsgesetzes überhaupt.

Sehr kurzdauernde Ströme wirken nur durch ihre Schliessung, Inductionsströme wie Schliessung eines gleichgerichteten Stromes, und der durch Curare entnervte sowie der ermüdete, degenerirende oder absterbende Muskel ist für dieselben überhaupt verhältnissmässig weniger erregbar (v. Bezold, Brücke u. A.).

Trägere (rothe) Muskeln und trägere Muskelfasern (p. 265) reagiren besonders schlecht auf die flüchtigen Reize, so dass hier z. B. der Schliessungs Inductionsstrom wegen seines weniger steilen Ablaufs (Cap. X.) wirksamer sein kann, als der sonst stärker erregende Oeffnungs-Inductionsstrom (Grützner & Schott).

Jemehr die Durchströmungsrichtnng von der Faserrichtung abweicht, um so schwächer wird die erregende Wirkung des Stromes, und es lässt sich höchst wahrscheinlich machen, dass ganz streng transversale Ströme überhaupt keinen erregenden Effect haben würden (Hermann & Giuffrè, Bernstein & Leicher).

Galvanisches Wogen. Bei sehr starken Strömen sieht man im Muskel ein starkes Wogen der Substanz in der Richtung des Stromes (Kühne), welches durch Wärme verstärkt wird (Hermann). Starke Spannung und starke Entspannung des Muskels verhindert das Wogen (Jendrássik). Die Ursache liegt wahrscheinlich darin, dass der starke Strom die Fortpflanzung der Erregungswellen verlangsamt und nur in Einer Richtung gestattet; der Verlauf der Stromlinien durch die gekrümmten Fasern, sowie die Wülste der Verdickungswellen selbst setzen fortwährend neue Erregungsstellen (Hermann). — Ferner sei hier erwähnt, dass unter gewissen Umständen, welche noch näherer Aufklärung bedürfen, während des Geschlossenseins constanter Ströme eine Reihe rhythmischer Zuckungen auftritt (Biedermann).

2) Thermische Einwirkungen.

Der Muskel des Kaltblüters ist zwischen 0 und 40° erregbar; bis zu einer gewissen Grenze steigt die Leistungsfähigkeit mit der Temperatur, der Muskel wird aber zugleich um so erschöpfbarer; die Lage des Maximums wird verschieden angegeben (30—35° Marey, 33—39° Edwards, 30° Gad & Heymans). Ueber demselben sinken die Leistungen und bei 40° tritt Wärmestarre ein (s. unten). Erregend wirken die Temperaturveränderungen nicht; die beim Gefrieren oder

bei plötzlicher Einführung in heisse Flüssigkeiten eintretenden Zuckungen können chemischen Ursprungs sein.

Unter Leistungsfähigkeit sind im Vorstehenden zusammengefasst: Erregbarkeit, Zuckungshöhe, Geschwindigkeit der Contraction (p. 266) und ihrer Fortleitung (p. 269).

Die Contractionen der ausgeschnittenen Iris unter Einwirkung von Wärme, und auch von Licht (Brown-Séquard u. A.), rühren möglicherweise von intramusculären Nervencentren her.

3) Mechanische Einwirkungen.

Plötzliche Dehnungen, Quetschungen, Durchschneidungen, Schläge bringen den Muskel zur Zuckung, bei heftiger Reizung zu bleibender Wulstbildung an der Reizstelle (p. 264). Mässige Dehnung erhöht die Erregbarkeit; starke mechanische Insulte schädigen sie bis zur Vernichtung.

4) Chemische Einwirkungen.

Gegen chemische Veränderungen ist der Muskel sehr empfindlich; fast alle Flüssigkeiten vernichten schnell seine Erregbarkeit, am schnellsten die Säuren. Destillirtes Wasser bewirkt Zuckungen und dann Unerregbarkeit mit starker Quellung, erstere am stärksten bei Wasserinjection in die Blutgefässe (Ed. Weber, v. Wittich); ähnlich, aber weniger heftig wirken Kochsalzlösungen von weniger als $^1/_2$ pCt. (Carslaw). Die einzigen annähernd unschädlichen Flüssigkeiten sind solche, welche dem Serum und der Lymphe nahestehen, auch ohne Eiweissgehalt, also z. B. Kochsalzlösungen von $^1/_2$—1 pCt. (Kölliker), oder äquivalente Lösungen andrer Natronsalze (O. Nasse). Die meisten übrigen Flüssigkeiten und Lösungen tödten den Muskel schnell, sei es durch grobe chemische Veränderung sei es durch unerkennbare Einwirkungen (Giftigkeit), z. B. Kalisalze.

Bei der Prüfung der erregenden Wirkungen von Flüssigkeiten ist die Anwesenheit von Muskelquerschnitten zu vermeiden (Hering; den Grund s. unten sub 7 a); erregend wirken (Biedermann) alkalische Natronsalzlözungen, Alkohol, Sublimat u. s. w., und zwar häufig in Gestalt rhythmischer Zuckungen des hineingeworfenen Muskels (vgl. p. 89f. und 276); sehr geringe Mengen dieser Substanzen steigern zugleich die Erregbarkeit (Biedermann). Auch viele Gase und Dämpfe wirken chemisch reizend, die meisten zugleich tödtend (Kühne & Jani).

Vertrocknende Muskeln zeigen ein Stadium erhöhter Erregbarkeit, namentlich gegen mechanische Reize (Grünhagen, Biedermann; vgl. auch unten sub 7. b. 3).

5) Einwirkung des Nerven.

Am wenigsten weiss man über die natürlichste Art der Muskel-

reizung, nämlich über diejenige durch den Nerven. Dieselbe beruht auf dem meist plattenförmigen Nervenendorgan, über dessen Physiologie bisher Nichts weiter bekannt ist, als dass es durch viele den Muskel treffende Schädlichkeiten, wie Curare, den Stenson'schen Versuch (s. unten), Absterben, pathologische Zustände, leichter geschädigt wird als die Muskelsubstanz, so dass die indirecte Erregbarkeit und die Empfindlichkeit gegen Inductionsströme (p. 276) aufgehoben wird, während die directe Erregbarkeit noch bestehen bleibt. Man vgl. auch die Bemerkung über den Zeitverlust im Endorgan, p. 265.

Neuerdings wird vielfach vermuthet, dass die Muskeln nicht nur excitirende, sondern auch hemmende Nervenfasern empfangen, d. h. solche, deren Reizung den Muskel zur Erschlaffung oder gar activen Verlängerung bringt. So wird die Wirkung des Vagus auf das Herz von Einigen als directe Muskelwirkung aufgefasst (p. 96). Für den gewöhnlichen Muskel wird Aehnliches deswegen vermuthet, weil mitunter bei indirecter Reizung gewisse Reizstärken und Reizfrequenzen nicht erregend wirken, während schwächere Reize auf den Muskel wirken; ferner daraus, dass bei der Erregung durch Vertrocknen des Nerven (Cap. X.) ein Stadium existirt, in welchem der Muskel nicht mehr zuckt und auch auf directe Reize nicht reagirt, während nach Abschneiden des Nerven letzteres wieder der Fall ist (Wedensky). Eine andere einschlägige Erscheinung s. unten p. 280).

c. Die Beziehungen zwischen Reiz- und Erregungsgrösse.

1) Allgemeine Gesetze.

Der gleiche Reiz wirkt indirect kräftiger als direct (Remak, Bernard); am besten wird dies dadurch bewiesen (Rosenthal), dass man den Nerven eines Muskels A auf einen anderen, durch Curare entnervten Muskel B legt, und nun B sammt dem Nerven von A electrisch reizt; der Strom, welcher beide Organe in gleicher Dichte (s. Nervenphysiologie) durchfliesst, bewirkt in A schon bei viel geringerer Intensität Contraction als in B.

Die durch die Reize direct oder indirect ausgelösten Muskelarbeiten sind offenbar der Reizarbeit nicht äquivalent, sondern nur durch den Reiz ausgelöst (p. 10). Jedoch macht jeder Reiz nur einen kleinen Bruchtheil der vorräthigen Spannkraft frei, welcher mit der Grösse des Reizes wächst und ausserdem mit dem Erregbarkeitszustande des Muskels. Die Reizerfolge lassen sich durch die Hubhöhen bei gegebener Last, oder auch durch die ausgelöste absolute Kraft messen; weniger leicht die Reize selbst, da es selbst bei dem exactesten Reizmittel, dem Strom, nicht auf die Intensität, sondern den zeitlichen Verlauf ankommt. Die Erfolge treten überhaupt erst von einer gewissen Reizintensität ab (Schwellenwerth) auf, und wachsen

anfangs schnell, dann langsamer bis zu einem gewissen Maximum. (Hermann).

Nach einer anderen Angabe (Fick) wachsen die Erfolge von der Reizschwelle ab gradlinig bis zum Maximum, bleiben auf diesem, erreichen aber, wenigstens für indirecte Reizung, bei sehr starken Reizen ein zweites Maximum; diese „übermaximalen" Reize werden jedoch von anderen auf Fehlerquellen (Summation zweier Reize) zurückgeführt.

Sucht man bei verschiedenen Belastungen den Schwellenwerth des Reizes, so findet man denselben bei allen gleich gross (Hermann). Diese scheinbar paradoxe Thatsache erklärt sich leicht aus der Weber'schen Theorie (Fig. 31, p. 272). Je schwächer der Reiz, um so näher rückt die Dehnungscurve *bc* der Curve *BC* (z. B. nach *B'C*), um so unabhängiger also werden die sehr kleinen Hubhöhen von der Last; so muss auch umgekehrt für sehr kleine Hubhöhen der Reiz immer unabhängiger von der Last werden.

Jeder Reiz hinterlässt eine geringe Erhöhung der Erregbarkeit, so dass bei regelmässiger Succession von Reizen die Zuckungen allmählich wachsen (Wundt u. A.), und unwirksame Reize durch Wiederholung wirksam werden können (Fick). Das Wachsen der Zuckungen soll in hyperbolischer Curve erfolgen (Buckmaster).

2) Specifische Erregbarkeit.

Als specifische Erregbarkeit soll hier die Erregbarkeit eines Muskels im Vergleich zu anderen bezeichnet werden. Die erste Beobachtung dieser Art bestand darin, dass bei Reizung der Extremitätennerven die Beugemuskeln schon bei schwächeren Strömen zucken, als die Streckmuskeln (Ritter, Rollett); dasselbe Verhalten zeigt sich auch bei directer Reizung (Grützner), es liegt also eine Verschiedenheit der Muskeln selbst zu Grunde. Seitdem sind viele analoge Thatsachen bekannt geworden; jeder Muskel hat seine besondere specifische Erregbarkeit. Im Allgemeinen sind die trägeren Muskeln (z. B. die rothen) weniger erregbar als die rascheren, besonders gegen sehr flüchtige Reize (vgl. p. 276) und wenn derselbe Muskel verschiedenartige Fasern enthält, so können schwache oder flüchtige Reize eine andere Zuckungscurve bewirken, als starke oder langsame (Grützner).

Das Ritter-Rollett'sche Phänomen wird meist so erklärt, dass die schwächsten Reize nur die erregbareren Beuger ergreifen, stärkere Reize alle Muskeln, wobei die Strecker als die kräftigeren den Sieg davontragen. Warum aber die Beuger erregbarer sind, ist noch nicht klar (Grützner rechnet sie zu den raschen, Wedensky umgekehrt zu den trägen Muskeln). Uebrigens kann bei antagonistischen Systemen das Verhalten je nach dem Zustand der Muskeln und der Reizart ganz verschieden sein, woraus sich manche Widersprüche in den Angaben erklären. Am Kehlkopf z. B. macht Vagus- oder Recurrensreizung, je nach der Reizstärke, Oeffnung oder Schliessung der Stimmritze (Grützner, Hooper u. A.); aber

diese Reihefolge wird für gleiche Thierart verschieden angegeben, ist bei den Thierarten verschieden, und kann sich durch Absterben, Narcotisirung, Reizfrequenz u. dgl. umkehren. An der Scheere des Krebses macht ebenfalls schwache Reizung Oeffnung, starke Schliessung (Richet, Luchsinger). Erstere beruht aber nicht allein auf Contraction des Oeffners, sondern auch auf Erschlaffung des Schliessers, letztere umgekehrt auf Contraction des Schliessers und Erschlaffung des Oeffners (Biedermann). Hiermit ist die Betheiligung von Hemmungsnerven wahrscheinlich gemacht (vgl. p. 278), so dass vielleicht auch das Ritter-Rollett'sche Phänomen nicht einfach durch Erregbarkeitsdifferenzen zu erklären ist.

Beim Neugeborenen sind die Muskeln direct und indirect weniger erregbar als später (Soltmann).

d. Die Ermüdung und Erholung; das Muskelgefühl.

Bei anhaltenden oder lange fortgesetzten unterbrochenen Muskelcontractionen tritt immer stärker das Gefühl der Ermüdung ein, zuerst in blosser Schwächeempfindung, dann in unangenehmen und schmerzhaften Empfindungen der angestrengten Muskeln bestehend. Zugleich bedarf es immer grösserer Willenskraft, um die Anstrengung fortzusetzen, und es stellt sich Röthe des Gesichts, Mitbewegungen (Stirnrunzeln), Schwitzen (zuerst an dem angestrengten Gliede) ein. Die der Ermüdung zu Grunde liegende Muskelveränderung, wahrscheinlich nur eine Steigerung der durch jede Contraction entstehenden Veränderungen, lässt sich am ausgeschnittenen Muskel näher untersuchen, und besteht, wie grösstentheils schon in den früheren Paragraphen erwähnt ist, in Abnahme an Erregbarkeit, an absoluter Kraft, an Hubhöhe für eine gegebene Last (im Tetanus allmähliches Nachlassen der Verkürzung), an Vollkommenheit und Geschwindigkeit der Faserleitung und des localen und totalen Ablaufs der Verkürzung. Reizt man einen zu zwei Muskeln A und B sich verzweigenden Nerven, hält aber die Erregung vom Muskel B fern (durch constante Durchströmung seines Nervenzweiges), so bringt der Nerv, wenn Muskel A ermüdet ist, B noch zur Contraction, wenn man die Reizung zu ihm hinzulässt; der Muskel ermüdet also bei indirecter Reizung früher als sein Nerv (Bernstein).

Wird dem Muskel Ruhe gegönnt, so erholt er sich allmählich wieder, und zwar auch der ausgeschnittene Muskel in gewissem Grade.

Bei rhythmischer, sei es maximaler oder untermaximaler Reizung eines Muskels nehmen die Hubhöhen in gerader Linie ab, und zwar hängt die Abnahme cet. par. nur von der Zahl der Zuckungen, nicht vom Intervall ab (Kronecker, Tiegel u. A.), sie ist ferner um so steiler, je grösser die gehobenen, resp. (im Tetanus) gehaltenen Lasten, hängt also von der äusseren und inneren Arbeit des Muskels ab. Ob auch unwirksame Reize zur Ermüdung beitragen, ist noch nicht entschieden; dafür spricht, dass der Tetanus um so stärker ermüdend wirkt, je schneller sich die Reize folgen, obgleich die Arbeit dadurch nicht vergrössert wird

(Kronecker). Auch eine grössere Dehnbarkeit des ermüdeten Muskels wird behauptet (Donders & van Mansvelt).

Aus Versuchen am Menschen ergeben sich folgende empirischen Gesetze für den Ablauf der Ermüdung (Haughton). Hebt man ein Gewicht so oft bis die Muskeln erschöpft sind, und gelingt dies n mal, dauert ferner jeder Hub die Zeit t, so ist $n\,(1+\beta^2t^2) = At$, worin β und A Constanten sind; am grössten wird n, wenn $t = 1/\beta$ gemacht wird. Hält man ferner das Gewicht mit horizontal gestrecktem Arm so lange, wie man kann, so ist die ausgehaltene Zeit umgekehrt proportional dem Quadrate der Summe des gehaltenen Gewichts und des Armgewichts. Uebrigens mischt sich, wie namentlich neuere Versuche gezeigt haben (Mosso u. A.), die Ermüdung der Willensenergie störend ein. Die Ermüdung eines Theils der Musculatur macht auch den Rest ermüdbarer (Maggiora). Eine noch unaufgeklärte Erscheinung ist, dass bei regelmässigen, willkürlichen Contractionen im Verlauf der Ermüdung eine Periodik sich einstellt, so dass die Leistungen alternirend grösser und kleiner ausfallen (Lombard).

Bei allen Versuchsreihen über den Einfluss der Last, Reizstärke u. s. w. muss die Fehlerquelle der Ermüdung eliminirt werden, am einfachsten dadurch, dass man, wenn die Variable ihr Maximum erreicht hat, wieder in umgekehrter Reihenfolge zum Anfangswerth zurückkehrt, und aus den Resultaten zweier correspondirender Versuche das Mittel nimmt (Ed. Weber).

Ursache der Ermüdung.

Die der Ermüdung zu Grunde liegende Muskelveränderung ist anatomisch nicht nachweisbar, also wahrscheinlich chemischer Natur. Da das wässrige Extract ermüdeter Muskeln die Erregbarkeit frischer Muskeln schädigt (J. Ranke), wurde angenommen, dass gewisse chemische Producte der Muskelthätigkeit, besonders die freie Säure, vielleicht auch die Kohlensäure, die Ermüdung bewirken, und ihre Wegschaffung durch den Kreislauf die Erholung bedingt. Indessen wirkt auch die Fleischbrühe unermüdeter Muskeln (durch ihren Kaligehalt, p. 277) schädlich auf andere Muskeln, ferner findet am ausgeschnittenen Muskel ebenfalls Erholung Statt. Die zukünftige Theorie der Ermüdung hat ausser der Anhäufung von Muskelproducten auch den Mangel an denjenigen Stoffen, welche durch die Muskelarbeit verzehrt werden, zu berücksichtigen. Wahrscheinlich ist die Ermüdung ein zeitweises Zurückbleiben der restitutiven Processe hinter dem functionellen Verbrauch (Hermann).

Muskelempfindungen.

Das Ermüdungsgefühl wird den sensiblen Nerven des Muskels zugeschrieben. Auch für die Beurtheilung des Anstrengungsgrades der Muskeln sind die sensiblen Muskelnerven ohne Zweifel von grosser Wichtigkeit, obgleich auch die Sensibilität benachbarter Theile darüber mit belehren mag. Weiteres hierüber s. Cap. XII. sub A. V.

Die Existenz sensibler Muskelnerven wird nicht allein durch die rheumatischen Muskelschmerzen dargethan, sondern auch anatomisch durch die nicht degenerirten Nervenfasern, welche man in Muskeln, deren motorische Spinalwurzeln durchschnitten sind, neben den degenerirten motorischen (vgl. Cap. X.) vorfindet (C. Sachs; der Frosch-Sartorius enthält zwei solche Fasern). Auch die Sehnen sind sensibel und bewirken bei plötzlicher Anspannung oder sonstiger mechanischer Reizung reflectorische Contraction ihres Muskels (Erb, Westphal). Jedoch fehlt es nicht an Autoren, welche dieses sog. Sehnenphänomen wegen der Kürze seiner Latenzzeit von directer Mitreizung des Muskels herleiten, obwohl zu seinem Zustandekommen sowohl die sensiblen wie die motorischen Nerven erhalten sein müssen, und seine Energie durch andre sensible Einwirkungen, willkürliche Bewegungen u. dgl. beeinflusst wird.

5. Die Lebensbedingungen des Muskels.

a. Der isolirte Muskel.

Nach dem Ausschneiden verliert der Muskel allmählich seine Contractilität oder Erregbarkeit. Vor dem Sinken findet eine vorübergehende Steigerung statt. Der ganze Process verläuft beim Warmblüter viel schneller als beim Kaltblüter (über künstliche Veränderung der Warmblütermuskeln vgl. p. 255), und bei beiden um so schneller je höher die Temperatur. Die indirecte Erregbarkeit schwindet lange vor der directen. Zur Zeit der Todtenstarre (s. unten) ist die Erregbarkeit für immer verschwunden.

Im getödteten Thiere verhalten sich die Muskeln wie ausgeschnittene; nach dem Tode durch Krankheiten sterben die Muskeln meist viel schneller ab.

Beim Frosche halten sich die kurzfaserigen dicken Muskeln (Gastrocnemius, Triceps) viel länger erregbar, als langfaserige (du Bois-Reymond). Beim Menschen sterben die Extensoren früher ab als die Flexoren (Onimus). Die absolute Dauer des Ueberlebens ist für den Frosch (directe Erregbarkeit) in der Sommerhitze unter 24 Stunden, bei mittlerer Temperatur 2—3, bei 0° über 10 Tage; für den Warmblüter $1^1/_2$—$12^1/_2$ Stunden; das Herz schlägt aber mitunter bei Warmblütern in kühler Witterung 2—4 Tage nach dem Tode noch schwach fort (Vulpian). — Die Curve der Erregbarkeit fällt anfangs am steilsten ab.

b. Die Abhängigkeit von Kreislauf und Athmung.

Nach Unterbindung der zuführenden Arterie (Stenson'scher Versuch) verliert auch im lebenden Körper der Muskel seine indirecte und directe Erregbarkeit, und zwar nach ganz denselben Gesetzen wie nach dem Ausschneiden. Wird vor Eintritt der Starre der Blutzufluss wieder hergestellt, so kehrt die Erregbarkeit wieder. Sie kann auch durch künstliche Durchströmung des Muskels mit arteriellem Blute unterhalten, resp. wiederhergestellt werden, dagegen nicht mit venösem Blute (Bichat, Ludwig & Schmidt), woraus folgt, dass der Stenson'sche Versuch in erster Linie auf Unterbrechung der inneren Athmung

des Muskels beruht, der Muskel also, um dauernd zu functioniren, der Sauerstoffzufuhr und Kohlensäureabfuhr bedarf. So erklärt sich auch das Absterben der Muskeln in der Leiche und nach dem Ausschneiden.

Beim Kaltblüter gelingt der Stenson'sche Versuch wegen des viel geringeren Athmungsbedürfnisses der Muskeln kaum. Für den ausgeschnittenen Muskel ist die früher behauptete Abhängigkeit der Ueberlebensdauer von einem Sauerstoffgehalt der umgebenden Atmosphäre (v. Humboldt, G. Liebig) kaum merklich (Hermann), weil die Atmosphäre nur mit den oberflächlichsten Muskelschichten in Verkehr treten kann (und hier sogar zum Theil schädlich wirkt), während das Blut zu allen Theilen des Muskels gelangt.

Aus den Versuchen am Froschherzen (p. 91) kann man schliessen, dass auch noch andre Leistungen des Blutes ausser der respiratorischen für den Muskel unentbehrlich sind. Jedoch ist noch nicht festgestellt, ob auch diese an den schnellen Wirkungen des Stenson'schen Versuches betheiligt sind.

Bei der Contraction erweitern sich die Blutgefässe des Muskels (Ludwig & Sczelkow), eine offenbar zweckmässige Einrichtung, da das Athmungs und Ernährungsbedürfniss des Muskels bei der Contraction gesteigert ist (s. unten). Diese Erweiterung beruht auf der Miterregung gefässerweiternder, den motorischen beigemischter Nervenfasern.

Für einen Pferdemuskel (Levator labii) ist die pro Minute durchströmende Blutmenge in der Ruhe zu 17,5, in der Thätigkeit zu 85 pCt. des Muskelgewichts bestimmt worden (Chauveau & Kaufmann).

c. Die Abhängigkeit vom Nervensystem und vom Gebrauch.

Muskeln, deren Nerven durchschnitten sind, oder mit gelähmten Theilen des Centralnervensystems in Verbindung stehen, verlieren allmählich ihre Erregbarkeit und verfallen einer Entartung, welche den Faserinhalt trübt und zerstört, so dass schliesslich nur das Bindegewebe des Muskels als ein dünner Strang übrig bleibt (Atrophie). Diese Degeneration, welche ziemlich streng typisch verläuft, und auch durch künstliche Reizungen des gelähmten Muskels nicht verhindert wird, beweist, dass die Verbindung mit den Centralorganen zu den Lebensbedingungen des Muskels gehört, — eine noch vollständig unverständliche Thatsache.

Auch in gelähmten Muskeln ist die Erregbarkeit eine Zeit lang erhöht, ehe sie ganz verschwindet (vgl. sub a). Beim Menschen zeigt sich am 3. oder 4. Tage Herabsetzung, dann Erhöhung der Erregbarkeit, deren Maximum etwa in die 7. Woche fällt; erst nach 6 bis 7 Monaten ist der Muskel ganz unerregbar. Anatomisch wird die paralytische Degeneration zuerst in der 2. Woche nachweisbar. Zwischen dem 3. und 10. Tage nach der Durchschneidung des Nerven tritt in

den Muskeln häufig ein fibrilläres Flimmern ein, welches Monate lang fortdauern kann (Schiff); diese Erregungserscheinung bleibt auch nach Curarisirung bestehen, hängt also direct mit der Muskelentartung zusammen (Bleuler & Lehmann, S. Mayer). Ueber die Einwirkung der Nerven auf das Flimmern s. Cap. X. Ueber das Verhalten gelähmter Muskeln gegen constante und Inductionsströme s. p. 276.

Ausserdem zeigt sich ein Einfluss des Gebrauches: häufig gebrauchte Muskeln nehmen allmählich an Volumen und Kraft zu, wenig gebrauchte ab; doch tritt durch Mangel des Gebrauches nie Degeneration ein, sondern nur Atrophie.

Nach neueren, nicht unbestrittenen Angaben bewirkt Durchschneidung des Laryngeus superior Atrophie der vom Laryngeus inferior motorisch versorgten Kehlkopfmuskeln (Exner, Pineles), woraus zu schliessen wäre, dass auch die Sensibilität für die Erhaltung der Muskeln von Bedeutung ist.

d. Die Todtenstarre.

Die Leiche geräth kurze Zeit nach dem Tode in einen Zustand der Gelenksteifigkeit, die Todten- oder Leichenstarre (Rigor mortis); Durchschneidung der Muskeln macht die Gelenke sofort beweglich, Verkürzung aller Muskeln ist also das Wesen der Starre. Sie tritt bei Warmblütern schneller ein als bei Kaltblütern, in der Wärme schneller als in der Kälte, bei kräftiger Musculatur und nach gewaltsamem Tode später, als bei schwächlicher Musculatur und nach Krankheiten. Heftige Contractionen vor dem Tode befördern die Starre. Von den Muskeln werden meist die des Unterkiefers und Nackens zuerst ergriffen, dann die der oberen Extremität, von oben nach unten fortschreitend, endlich ebenso die der unteren Extremität (Nysten'sches Gesetz).

Die Starre löst sich nach einer gewissen Zeit von selbst, in der Wärme schneller. Die bisher allgemein verbreitete Ansicht, dass die Lösung durch Fäulniss erfolge, ist unrichtig (Hermann & Bierfreund).

Beim Menschen beginnt die Starre frühestens 10 Minuten, spätestens 7, nach Andern 18 Stunden nach dem Tode, und kann viele Tage anhalten. Völliges Ausbleiben scheint nicht vorzukommen; dagegen fehlt die Starre dem Embryo vor dem 7. Monat. Die Stellung der Gliedmassen in der starren Leiche entspricht meist der Resultirenden aus der Spannung der erstarrten Muskeln und der Einwirkung der Schwere. Bei sehr plötzlich eintretender Starre bleiben zuweilen die Gliedmassen in der Stellung, die sie im Augenblick des Todes durch Muskelcontractionen angenommen hatten (Brinton, Rossbach u. A.), doch scheint diese sog. cataleptische Todtenstarre stets mit Rückenmarksverletzungen im Zusammenhang zu stehen (Falk). Auch soll sie künstlich durch Verletzung des Kleinhirns producirbar sein (Brown-Séquard). Die Starre kann langsam nachlassen und wieder zunehmen, auch nach gewaltsamer Dehnung der Muskeln sich von Neuem einstellen (Brown-Séquard).

Auch der isolirte Muskel verkürzt sich nach dem Tode und auch hierauf ist der Name Todtenstarre übertragen worden. Auch hier hat die Natur des Thieres, die vorangegangene Anstrengung, und besonders die Temperatur den angegebenen Einfluss. Bei 0° bleibt die Starre am Frosche 4—7 Tage aus, bei einer gewissen oberen Grenztemperatur (40° für Kaltblüter, 45—50° für Warmblüter) tritt sie sofort ein und wird dann als Wärmestarre (Pickford) bezeichnet. Rothe Muskeln erstarren viel später als weisse (Bierfreund).

In der Leiche erstarren Muskeln, deren Nerven durchschnitten sind, später als die anderen; das Nervensystem beschleunigt also die Starre, vermuthlich durch sein eigenes Absterben (Hermann mit v. Eiselsberg u. A., Ewart, Gross).

Die Verkürzung bei der Erstarrung ist wie die bei der Reizung mit Verdickung und geringer Volumverminderung (Schmulewitsch, Hermann & Walker) verbunden und geschieht mit beträchtlicher Kraft, welche aber geringer ist als die des Tetanus (Walker). Der Muskel wird dabei weisslich, trübe, teigig und weniger elastisch, und völlig unerregbar. Aehnlich ist das Aussehen des durch Wasser, Säuren, Chloroform etc. getödteten Muskels (Wasserstarre, Säurestarre, Chloroformstarre). Die sog. Wasserstarre ist jedoch anfangs nur eine Quellung, welche durch 2procentige Kochsalzlösung beseitigt werden kann (Biedermann).

Die Angabe, dass todtenstarre Gliedmassen durch Blutinfusion wieder erregbar werden können (Brown-Séquard), wird bestritten (Kühne). Todtenstarre Froschherzen sollen durch das Blut wieder zum Schlagen gelangen (Heubel). Gliedmassen lebender Thiere widerstehen Temperaturen, welche sonst Wärmestarre hervorbringen und zwar, wie sich am Frosche nachweisen lässt, durch die Circulation (Hermann).

Als Ursache der Todtenstarre wurde eine der Fibringerinnung analoge Gerinnung im Faserinhalt vermuthet (Brücke) und am ausgepressten Faserinhalt entbluteter Froschmuskeln wirklich nachgewiesen (Kühne); Näheres s. unten sub 8 c. Hiermit ist allerdings der Verkürzungsvorgang selbst noch nicht erklärt. Ueber andere chemische Veränderungen bei der Erstarrung s. unten sub 8 c.

Alles deutet darauf, dass die Starre eine wirkliche Contraction der Muskeln ist, welche durch unbekannte Reize bedingt ist, viel langsamer als die gewöhnliche entsteht und viel langsamer wieder schwindet; weitere Beweise hierfür s. in den drei folgenden Paragraphen.

Das Nysten'sche Gesetz beruht möglicherweise darauf, dass die oberen Körpertheile an Muskeln, welche den weissen näher stehen, reicher sind als die

unteren. Am Kaninchen erstarren die Hinterbeine früher als die Vorderbeine; letztere enthalten hier überwiegend rothe Muskeln (Bierfreund).

6. Thermische Erscheinungen am Muskel.

a. Bei der Contraction.

Die Zunahme der Körpertemperatur durch Muskelanstrengung (p. 244) führte zuerst auf die Vermuthung, dass der Muskel bei der Contraction Wärme entwickelt. Dies wurde in der That am ausgeschnittenen Muskel auf thermoëlectrischem Wege nachgewiesen (Helmholtz). Die Temperatur des Froschmuskels nimmt durch Tetanus um 0,14 bis 0,18° (Helmholtz), durch einzelne Zuckungen um 0,001 bis 0,005° (Heidenhain) zu.

Zum Nachweis der Wärmebildung sticht man nadelförmige Thermo-Elemente so in Froschmuskeln ein, dass die eine Löthstelle, resp. Löthstellenreihe, in einem ruhenden, die andere in dem zu erregenden Muskel steckt (Helmholtz), oder man befestigt beide Muskeln an den beiden Löthstellenflächen einer Melloni'schen Säule, welche so leicht beweglich angebracht ist, dass sie dem sich contrahirenden Muskel folgt (Heidenhain). Auch kann man die Thermonadeln zwischen die Muskeln einschieben (Fick). Auch am lebenden Menschen hat man schon viel früher durch eingestochene Thermonadeln die Erwärmung nachgewiesen (Becquerel & Breschet), später durch Befestigen feiner Thermometer an der Haut über dem Muskel (Béclard, Ziemssen); doch war dieser Nachweis wegen der Einmischung der Circulation nicht entscheidend. Sicherer lässt sich am Warmblüter die Wärmebildung nachweisen, indem man ein Thermometer zwischen die Muskeln oder in deren Venen einsteckt, und den Ueberschuss der Temperatur über die in der Aorta gemessene feststellt (M. Smith).

Von grossem Interesse ist die Beziehung der Wärmebildung zur nutzbaren Arbeit des Muskels. Vor Allem tritt im Tetanus, in welchem abgesehen von der initialen Verkürzung keine äussere Arbeit geleistet wird, und bei isometrischen Zuckungen (p. 265) die stärkste Wärmebildung auf; man schliesst daraus, dass auch im Tetanus und in der arbeitslosen Zuckung ein Stoffverbrauch im Muskel stattfindet (für welchen auch die Ermüdung und andere Umstände sprechen), dass aber die ganze freiwerdende Kraft als Wärme auftritt. Aber auch allgemeiner lässt sich nachweisen, dass bei der Muskelthätigkeit unter allen denjenigen Umständen, welche die mechanische Arbeit vermindern, ein äquivalentes Quantum von Wärme erscheint, so dass diese, zusammen mit dem Wärmeäquivalent der wirklichen Arbeit, dem Stoffverbrauch entspricht, und diese Summe ein gutes Maass für den letzteren darstellt, welcher direct schwer zu bestimmen ist (Béclard; Fick, Heidenhain und deren Schüler). Einige hierher gehörige Fälle sind folgende: Der Muskel leistet keine nutzbare Arbeit, wenn er eine

Last so auf- und niederbewegt, dass dieselbe beim Niedergehen keine Fallgeschwindigkeit erreicht; seine Wärmebildung ist dann ebenso gross als wenn er die Last gleich lange in der mittleren Höhe tetanisch festhält (Béclard, Chauveau). Auch dann leistet er keine äussere Arbeit, wenn er nach jeder Contraction erschlafft, so dass die Last fällt und ihn durch die plötzliche Dehnung jedesmal erwärmt; diese Wärmebildung ist dann äquivalent der Arbeit, welche der Muskel leistet, wenn die Last nach jedem Hube durch einen Sperrhaken festgehalten und so immer höher aufgewunden wird (Fick). Zu berücksichtigen ist bei allen Versuchen dieser Art, dass auf die vom Muskel producirte Gesammtleistung (chemischer Umsatz und entsprechendes Arbeits- und Wärmequantum) nicht bloss die Reizstärke, sondern auch die Spannung von Einfluss ist (Heidenhain), welche die Erregbarkeit erhöht (p. 277).

Beim Tetanus ist die Wärmebildung von der Reizfrequenz unabhängig (Heidenhain, Fick, Schönlein) und der Dauer desselben nicht proportional (Fick). Bei Zuckungen nimmt die Wärmebildung rascher zu als die Zuckungshöhe (Nawalichin). Nach allerdings sehr unsicheren Versuchen am Pferdemuskel (Levator labii) soll die mechanische Arbeit nur etwa $^1/_8$ sein von dem mechanischen Aequivalent der gleichzeitigen Wärmeproduction, also nur ein relativ kleiner Theil der Energie als mechanische Arbeit auftreten (Chauveau). Am Froschmuskel sind viel günstigere Verhältnisse (die Hälfte der Energie als mechanische Arbeit) gefunden worden (B. Danilewsky).

Bei der Dehnung erwärmt sich der Muskel, wie Kautschuk (Schmulewitsch).

b. Bei der Erstarrung.

Die postmortale Temperatursteigerung (p. 256) führte auf die Vermuthung einer Wärmebildung bei der Todtenstarre (Walther). Nachdem festgestellt war, dass eine Leiche, welche man auf Körpertemperatur erwärmt, sich rascher abkühlt, als sie es nach dem wirklichen Tode that, also ein wärmebildender Process nach dem Tode wahrscheinlich gemacht war (Huppert), wurde direct nachgewiesen, dass ausgeschnittene Muskeln zur Zeit der Erstarrung sich erwärmen (Fick & Dybkowsky, Schiffer). Diese Erwärmung kann theils von den chemischen Processen bei der Erstarrung, theils von dem Festwerden flüssiger Eiweisskörper (p. 285) herrühren.

7. Galvanische Erscheinungen am Muskel.

Geschichtliches. Abgesehen von den electrischen Fischen (Cap. XI.) war die Beobachtung Galvani's (1786), dass die Herstellung einer leitenden Schliessung zwischen einem Muskel und seinem Nerven zuweilen Zuckung macht, die erste Beobachtung über thierische Electricität. Freilich war dieser Versuch unrein, da in dem aus mehreren Metallen zusammengesetzten Schliessungsbogen, wie Volta

alsbald erkannte, eine selbstständige Electricitätsquelle enthalten war. Doch gelang es Galvani und namentlich A. v. Humboldt, auch bei nicht metallischer Schliessung Zuckungen hervorzubringen. Der endgültige Nachweis der thierischen Electricitätsquelle war aber erst nach Erfindung des Multiplicators möglich, und wurde 1827 von Nobili geliefert, indem er im enthäuteten Frosch eine von den Füssen zum Kopf gerichtete electromotorische Kraft, den sog. „Froschstrom", entdeckte. Auch dieser Strom war noch eine relativ unreine Erscheinung. Erst nach 1840 wurde der Muskelstrom und sein Gesetz von Matteucci und du Bois-Reymond entdeckt, welcher letztere eine mustergültige Methodik schuf und das ganze Gebiet mit physicalischer Schärfe durchleuchtete. Die erste mit der Thätigkeit verbundene electrische Erscheinung entdeckte Matteucci 1836 in Gestalt der sog. „inducirten" Zuckung (secundäre Zuckung, p. 296), deren Verständniss aber erst durch du Bois-Reymond's Entdeckung der negativen Stromesschwankung möglich wurde. Die Stromlosigkeit unversehrter Muskeln wurde erst 1867 erkannt, und damit ein Irrthum beseitigt, welcher für die Theorie der thierischen Electricität verhängnissvoll geworden war.

Methode der Untersuchung. Zur Untersuchung der Ströme thierischer Theile ist wegen des grossen Widerstandes derselben ein windungsreiches Galvanometer (Multiplicator oder Spiegelboussole mit astatischem und gedämpftem, am besten aperiodisirtem Magnet) erforderlich. Die Drähte desselben dürfen wegen ihrer Ungleichartigkeit und Polarisirbarkeit nicht unmittelbar an die feuchten thierischen Theile angelegt werden, sondern man führt sie zu gleichartigen und unpolarisirbaren Electroden, am besten amalgamirten Zinkstücken, welche in gesättigte Zinksulphatlösung tauchen (J. Regnauld); zwischen die Lösungen an beiden Electroden wird der thierische Theil eingeschaltet, und vor deren ätzender Einwirkung durch eingeschaltete mit 0,5—1 procentiger Kochsalzlösung (p. 277) getränkte Leiter geschützt (du Bois-Reymond). Statt des Galvanometers kann auch das Lippmann'sche Capillarelectrometer (Marey u. A.) oder ein Telephon mit Unterbrechungsvorrichtung (Hermann) benutzt werden. Ersteres beruht darauf, dass in einer Capillarröhre, welche Quecksilber und verdünnte Säure enthält, ein von letzterer zum ersteren gehender Strom, welcher also die Quecksilberkuppe mit Wasserstoff polarisirt, durch Veränderung der Capillaritätsconstante das Quecksilber zurückdrängt (die Kraft des Stromes muss < 1 Volt sein, damit nicht Gas sich abscheidet und die Leitung unterbricht). Die Beobachtung geschieht microscopisch. Ueber Photographie von Stromschwankungen s. unten p. 292f.; über die Anwendung des stromprüfenden Froschschenkels als physiologisches Rheoscop s. p. 290 und 296. Die electromotorischen Kräfte werden am besten durch die Einführung eines entgegengesetzten Stromzweiges gemessen, den man mittels des Widerstandes der Nebenschliessung so lange verändert, bis er den Strom gerade zu Null compensirt (Poggendorff, du Bois-Reymond). Auch das Capillarelectrometer, welches die einwirkenden Kräfte durch seine Polarisation genau compensirt, kann zur Messung derselben dienen. Jedoch ist nicht etwa die Verschiebung der Quecksilberkuppe den electromotorischen Kräften proportional; wohl aber der zur Herstellung der ursprünglichen Lage erforderliche hydrostatische Druck.

a. Erscheinungen am ruhenden Muskel.

1) Verletzte Muskeln. Ruhender Muskelstrom oder Demarcationsstrom.

An partiell verletzten Muskeln verhält sich jeder Punct des verletzten Theiles negativ gegen die Puncte der unversehrten Oberfläche (ruhender Muskelstrom, Matteucci, du Bois-Reymond). In allen Fällen lassen sich die vorhandenen Ströme aus dem Satze ableiten, dass in jeder verletzten Muskelfaser die Demarcationsfläche zwischen lebendem und todtem Faserinhalt Sitz einer gegen den lebenden Theil (abmortual) gerichteten electromotorischen Kraft ist (Hermann). Die Grösse dieser Kraft beträgt in ihrem nach aussen ableitbaren Theil bis über 0,08 Volt (du Bois-Reymond, Chapman).

Durchweg abgestorbene oder todtenstarre Muskeln sind stromlos; dagegen ist blosser Scheintod (Behandlung mit Aether, Quellung durch Wasser) nicht mit Verlust des Stromes verbunden.

Der ruhende Muskelstrom zeigt sich am regelmässigsten an einem von zwei künstlichen Querschnitten QQ begrenzten Muskelcylinder (Fig. 35), gleichgültig ob die Längsoberfläche LL die natürliche Oberfläche des Muskels ist oder aus künstlich freigelegten, aber unversehrten Faserflächen (künstlicher Längsschnitt) besteht. An einem solchen Präparat zeigen sich (du Bois-Reymond) sowohl starke Ströme zwischen einem Längs- und einem Querschnittspuncte, als auch schwächere zwischen zwei unsymmetrisch gelegenen Puncten des Längsschnitts, oder solchen der Querschnitte, während symmetrische (d. h. gleich weit vom Aequator, resp. Axe entfernte) Längs- oder Querschnittspuncte gegen einander stromlos sind. Die vollständige Untersuchung der electromotorischen Oberfläche ergiebt die in Fig. 35 angegebene Lage der oberflächlichen Strömungslinien (ausgezogen) und Spannungsflächendurchschnitte (punctirt). Die stärkste positive Spannung herrscht am Aequator, d. h. um die Mitte des Längsschnittes, die stärkste negative an den Axenendpuncten, d. h. in der Mitte der Querschnitte. Diese Oberflächenbeschaffenheit erklärt sich aus der Lage der electromotorischen Demarcationsflächen unter den Querschnitten, wenn berücksichtigt wird, dass die Ströme schon im Innern des Muskelcylinders sich grösstentheils abgleichen müssen.

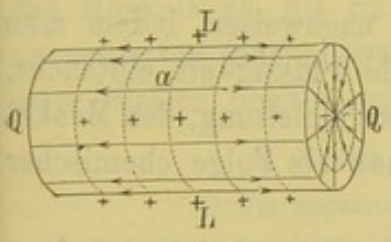


Fig. 35.

Liegen die Querschnitte schräg, so ist die Curve grösster positiver Spannung am Längsschnitt gegen die stumpfen Kanten hin verzogen, während die Puncte grösster negativer Spannung am Querschnitt gegen die scharfen Kanten des rhom-

boiden Körpers verschoben sind. Der Grund hiervon liegt in einer besonderen Strombildung an den schrägen Querschnitten (Neigungsstrom, du Bois-Reymond), deren Ursache sich aus Fig. 36 ergiebt; die Demarcationsflächen der Fasern, welche stets senkrecht zur Faseraxe liegen, bilden mit ihren electromotorischen Kräften eine kettenartige Anordnung, deren äussere Resultirende der Neigungsstrom ist; die electromotorische Kraft des Neigungsstromes ist daher grösser als die des gewöhnlichen Muskelstroms.

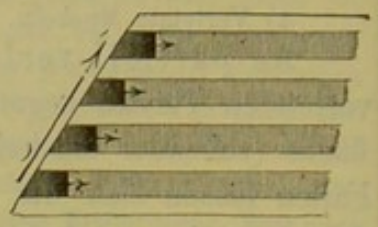


Fig. 36.

Der Muskelstrom lässt sich auch durch Zuckungen nachweisen hierzu muss in den Kreis desselben der Nerv eines Froschschenkels („stromprüfender Froschschenkel") eingeschaltet sein, dann entsteht bei Schliessung oder Oeffnung des Kreises Zuckung des Schenkels (du Bois-Reymond); ebenso zuckt ein partiell verletzter Muskel, wenn man seinen eigenen Nerven plötzlich auf den künstlichen Querschnitt fallen lässt, so dass der Muskelstrom in den Nerven hereinbricht; diese „Zuckung ohne Metalle" (Galvani, v. Humboldt) war der erste Beweis für die Existenz einer thierischen Electricität. Auch am Muskel selbst kann man den Strom durch Zuckung nachweisen, indem man das Querschnittsende plötzlich in eine leitende Flüssigkeit eintaucht, wobei die Stromesschwankung, durch die äussere Ableitung, den Muskel erregt (Hering); diese Zuckungen wurden früher als Folge chemischer Reizung durch die Flüssigkeit angesehen.

Nicht bloss mit dem Messer hergestellte Querschnitte, sondern auch durch Aetzmittel, Wärmestarre, Quetschung hergestellte partielle Abtödtungen (sog. caustische, thermische Querschnitte), partielle Vergiftung mit Kalisalzen (toxischer Querschnitt) machen negative Stellen, partielle Wasserquellung dagegen, entsprechend dem p. 289 Gesagten, nicht. Aetzt man aponeurotische Flächen, an welche sich die Fasern schräg ansetzen, z. B. den Achillessehnenspiegel des Gastrocnemius, so entstehen durch die Aetzung besonders kräftige Neigungsströme (s. oben). Daher zeigen enthäutete Schenkel, oder ganze enthäutete Frösche, wenn ihre Oberflächen durch Salzlösungen oder Hautsecret angeätzt sind, meist im Ganzen aufsteigende Ströme (Nobili's „Froschstrom").

2) Unversehrte Muskeln.

Völlig unverletzte Muskeln, welche auch von Fragmenten fremder Muskeln frei sind, zeigen in der Ruhe keinen Strom (Hermann, Biedermann u. A.).

Die Stromlosigkeit unversehrter Muskeln ist am unenthäuteten Frosch wegen der Hautströme (p. 141) nicht demonstrirbar; wendet

man Aetzmittel zur Beseitigung derselben an, so dringen diese leicht bis zu den Muskeln durch. Ausser an vorsichtig präparirten Skeletmuskeln (Hermann) ist die Stromlosigkeit besonders leicht am Herzen zu zeigen (Engelmann).

Auch glatte Muskeln zeigen den Muskelstrom, wenn künstliche Querschnitte angelegt sind; dieser Strom verschwindet aber nach kurzer Zeit, nämlich sobald die partiell verletzten Zellen in ganzer Länge abgestorben sind; neue Querschnitte geben sogleich wieder Strom; auch hier also zeigt sich die Stromlosigkeit der unverletzten Zellen; ähnlich verhält sich das Herz, dessen Muskelzellen noch getrennte Individuen darstellen, und andere sog. pleiomere Muskeln (Engelmann). Subcutan verletzte gewöhnliche Muskeln lebender Thiere verlieren durch eine Art Heilung des künstlichen Querschnitts nach einiger Zeit ebenfalls dessen Strom, vorausgesetzt, dass Nerv und Blutstrom erhalten sind (Engelmann).

3) Einfluss der Temperatur.

Mit zunehmender Temperatur nimmt die electromotorische Kraft des Muskels zu, bis zu ihrer Vernichtung durch die Wärmestarre; an unversehrten Muskelfasern oder Faserabschnitten verhalten sich wärmere Stellen positiv gegen kältere (Hermann).

b. Erscheinungen am thätigen Muskel.

1) Die negative Stromesschwankung verletzter Muskeln.

Bringt man einen Muskel, welcher mit einem künstlichen Querschnitt versehen ist, durch Tetanisiren seines Nerven zu tetanischer Contraction, so ist sein Strom während des Tetanus vermindert, und zwar um so stärker, je stärker die Erregung. Diese negative Stromesschwankung lässt sich mit besonders leichten Magneten auch bei der einzelnen Zuckung nachweisen. Sie tritt auch bei compensirtem Ruhestrom (p. 288) als ein selbstständiger, dem Ruhestrom entgegengesetzter Strom auf, beruht also nicht auf Widerstandszunahme, sondern auf Abnahme der electromotorischen Kraft. (Du Bois-Reymond.)

Der zeitliche Verlauf der Schwankung bei einer einzelnen Zuckung kann mittels eines eigenthümlichen Verfahrens ermittelt werden: Der Strom fällt steil ab, wird aber nicht Null, erhebt sich dann langsamer wieder auf den Anfangswerth; die Dauer der Schwankung beträgt etwa 0,004 Secunde (Bernstein).

Das Verfahren (Bernstein) besteht darin, die Reizung in regelmässigem Rhythmus zu wiederholen, z. B. in den Momenten r_1, r_2, r_3 etc. der Zeitabscisse R

(Fig. 37), so dass die Schwankungen regelmässig auf einander folgen. Der Galvanometerkreis wird aber in gleichem Tempo, immer nur auf kurze Momente, geschlossen, z. B. in den Zeiten a_1b_1, a_2b_2, etc der Zeitabscisse B. Auf das Galvanometer wirken also nur die schraffirten Flächendifferentiale der Curven ein, und geben eine ihrer Grösse proportionale Gesammtwirkung. Durch Veränderung des Zeitintervalls r_1a_1, r_2a_2, d. h. der Zeit zwischen Reizung und Boussolschluss (Verschiebung der Abscissen R und B gegen einander) kann man successive alle Theile der Schwankungscurve untersuchen, indem man die jedesmaligen Gesammtwirkungen vergleicht. Der Apparat (Differential-Rheotom) ist in Fig. 38 schematisch in etwas verbesserter Construction dargestellt. Durch den Schnurlauf ff' wird der (auf einem horizontalen Rade angebrachte) Stab ab in schnelle Rotation versetzt. Er trägt an jedem Ende zwei Drahtbürsten. Die Bürsten a streifen bei jeder Rotation einmal über die festen Kupferbänke rr', und schliessen dadurch jedesmal den Strom der Kette K und der inducirenden Spirale p, wodurch der Muskel M bei c einen Inductionsschlag erhält. Die Bürsten b streifen ebenso über die Kupferbänke tt', und schliessen dadurch jedesmal den dem Galvanometer G zugeleiteten Muskelstrom von lq. Die Bänke tt' sind auf der Scheibe A befestigt, welche drehbar ist, wodurch sich die Stellung der Bänke tt' gegen die Bänke rr', und somit das Intervall zwischen Reizung und Stromableitung, ändern lässt. Die jedesmalige Stellung der Scheibe A wird mittels des Zeigers z an ihrer Randtheilung abgelesen.

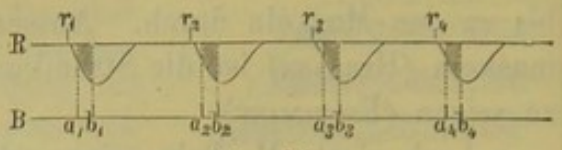


Fig. 37.

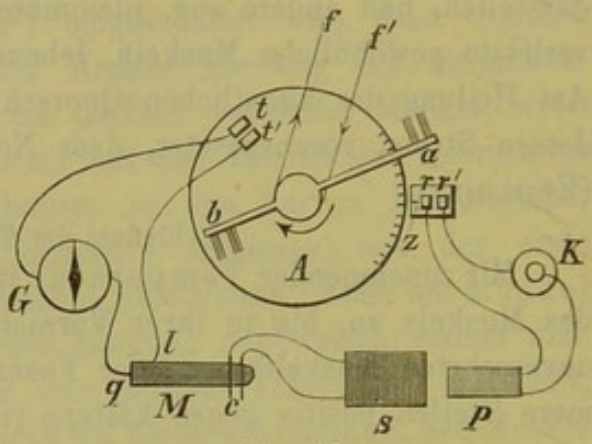


Fig. 38.

Dreht man die Scheibe A langsam im gleichen Sinne mit der Rotation von a b, so verlängert sich continuirlich das Intervall zwischen Reiz und Boussolschluss, und es spielt sich daher der galvanische Vorgang sehr verlangsamt am Galvanometer ab; wird A entgegengesetzt a b gedreht, so spielt sich der Vorgang in zeitlicher Umkehrung ab (Hermann).

Bei sehr leichten Magneten lässt sich auch ohne Repetition die Schwankung analysiren, indem man mittels eines Fall-Rheotoms einzelne Stücke derselben ausschneidet und auf das Galvanometer wirken lässt (Hermann).

Das Capillarelectrometer folgt den Stromesschwankungen ziemlich rasch und genau; lässt man daher ein reelles Bild der Capillare auf einen Spalt fallen, hinter welchem sich ein lichtempfindliches Papier senkrecht zur Spaltrichtung fortbewegt, so erhält man eine unmittelbare photographische Darstellung der Stromschwankungscurven (Burdon-Sanderson u. A.). Auch die Bewegung leichter

Galvanometermagneten lässt sich photographiren, jedoch folgen dieselben nicht genügend den natürlichen Stromesschwankungen. Selbst die schnellsten Vorgänge lassen sich aber treu photographiren, wenn man sie auf dem oben angegebenen Wege künstlich verlangsamt (Hermann & Matthias).

Die Stromesschwankung im Tetanus stellt sich am Galvanometer als eine einfache während des ganzen Tetanus anhaltende Herabsetzung des Muskelstroms dar, wie es die Curve b p q m in Fig. 39 verdeutlicht (o t ist die Abscisse der Zeiten, a b die Höhe des Muskelstroms vor dem Tetanus, m n dieselbe nachher. Es war aber zu vermuthen, dass trotzdem jedem einzelnen Reize eine besondere negative Schwankung entspreche, der Strom also fortwährend auf und nieder gehe, wie es die Curve b c d e f etc. darstellt; der Magnet kann natürlich diesen raschen Schwankungen nicht folgen, sondern nur ihrem Mittelwerth. Diese Vermuthung wurde durch den secundären Tetanus (s. unten sub 3) bestätigt (du Bois-Reymond). Auch das Rheotom, welches ja tetanisirend reizt, liefert eine Bestätigung, und lehrt ausserdem die Tiefe der Einzelschwankungen kennen, welche in der Figur unbestimmt gelassen ist: sie erreichen die Abscisse o t nicht (Bernstein). Auch das Telephon, welches Stromesschwankungen noch empfindlicher anzeigt als der stromprüfende Schenkel (Hermann), kann zur Bestätigung dienen. Leitet man ihm den Muskelstrom zu, so hört man während des Tetanus einen Ton, dessen Schwingungszahl der Reizfrequenz entspricht (Bernstein, Wedensky).

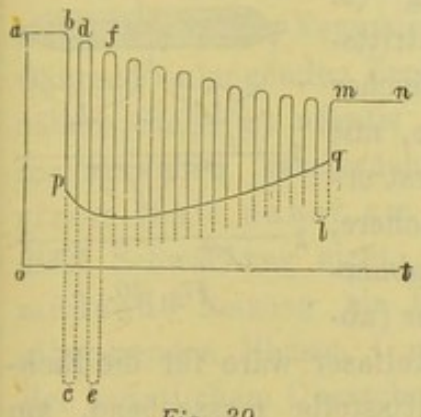


Fig. 39.

2) Der Actionsstrom unversehrter Muskeln.

Wird ein ausgeschnittener stromloser Muskel von Nerven aus tetanisirt, so zeigt sich zwischen zwei Ableitungspuncten ein abnervaler (p. 275, Anm.), also da die Nerveneintrittsstellen meist in der Mitte der Fasern liegen, in der Regel atterminaler Actionsstrom (Hermann). Liegen die Ableitungsstellen an beiden Muskelenden, oder sonst annähernd symmetrisch, so ist die Richtung des tetanischen Actionsstromes schwankend, zuweilen mit der Zeit wechselnd.

Bei einzelnen Zuckungen stromloser Muskeln, welche an dem einen Ende direct gereizt werden, entsteht ein durch das Rheotomverfahren nachweisbarer doppelsinniger Actionsstrom: Die erste

Phase ist dem Gange der Erregungswelle in der Faser gleichläufig, die zweite entgegengesetzt gerichtet. Es verhält sich nämlich jedesmal diejenige Stelle, an welcher sich die Erregungswelle befindet, negativ gegen den ruhenden Faserrest; die erste Phase tritt also ein, wenn die Welle die erste Ableitungsstelle erreicht, die zweite bei Erreichung der zweiten; das Intervall beider Phasen entspricht in der That der Fortpflanzungszeit zwischen beiden Ableitungsstellen; jede erregte Stelle wird ohne Latenzzeit sogleich negativ; die zweite Phase ist wegen der Abnahme der Erregungswelle bei der Leitung (p. 269) schwächer als die erste (Bernstein). Bei indirecter Reizung (s. Fig. 40) tritt auf jeder Seite der Nerveneintrittsstelle ein doppelsinniger Actionsstrom von gleicher Beschaffenheit ein; die erste, stärkere Phase, mit 1 bezeichnet, rührt von der Welle an der zuerst erreichten Ableitungsstelle her, die zweite, schwächere, (2) von der entfernteren; die erste ist ein abnervaler (atterminaler), die zweite ein adnervaler (abterminaler) Strom; an einer einzelnen Muskelfaser wäre für die Richtung der Phasen offenbar die Nerveneintrittsstelle massgebend, am ganzen Muskel ist es diejenige als „nervöser Aequator" bezeichnete Querebene, welche von allen Nerveneintrittsstellen mittlere Entfernung hat (Hermann). Liegt die zweite Ableitungsstelle im Bereiche künstlichen Querschnitts, so fällt die zweite Phase vollständig fort, der Actionsstrom wird einsinnig admortual und geht in die schon oben besprochene Erscheinung der negativen Stromesschwankung über (Hermann). Dieselben Erscheinungen lassen sich auch am Herzen beobachten, wenn künstliche oder die natürlichen Erregungswellen über dasselbe ablaufen (Sanderson & Page u. A.).

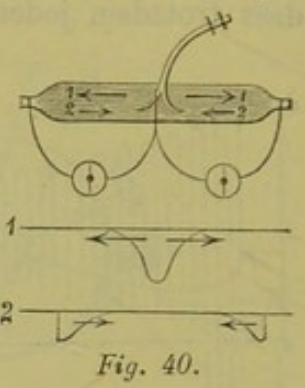


Fig. 40.

Von den Actionsströmen des Herzens nimmt ein an zwei beliebige Hautpuncte des unversehrten Menschen oder Thieres angelegter leitender Bogen Zweige auf, welche sich am Capillarelectrometer als regelmässige Schwankungen zu erkennen geben; die Richtung und Stärke variirt je nach der Lage beider Ableitungsstellen in ihrer Beziehung zum Herzen (Waller). — Die Tonusschwankungen des Kaltblüterherzens (p. 90) machen sich als ein Auf- und Niedergehen der Fusspuncte der Actionsstromcurve geltend (Fano & Sciolla).

Die doppelsinnigen Actionsströme lassen sich auch am Vorderarm des lebenden Menschen bei Reizung des Plexus brachialis in der Achselhöhle (bei r r') nachweisen, wie Fig. 41 zeigt. Die Ableitung geschieht mit den ringförmig umfassenden Seilelectroden sg

(g ist ein mit Zinklösung gefülltes Glasrohr, in welches der Zinkdraht z eintaucht). Der nervöse Aequator liegt am oberen Drittel des Vorderarms. Mit 1 und 2 sind wiederum beide Phasen bezeichnet, und zwar zu beiden Seiten des nervösen Aequators. Hier sind aber beide Phasen gleich stark, d. h. die Erregungswelle zeigt am völlig normal ernährten Muskel kein Decrement. (Hermann.)

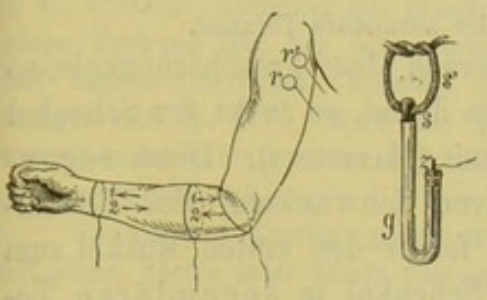


Fig. 41.

Der oben erwähnte abnervale Actionsstrom im Tetanus rührt lediglich von der Verschiedenheit der an beiden Ableitungsstellen fortwährend anlangenden Erregungswellen her; die dem nervösen Aequator nähere Stelle ist negativ gegen die entferntere, an welcher die Erregungswellen geschwächt anlangen. Der tetanische Actionsstrom fehlt daher am lebenden Organismus, weil an diesem diese Schwächung nicht stattfindet (s. oben), ausser wenn durch ermüdende Reizung ein Decrement der Erregungswelle eintritt; die alternirenden Phasen 1 und 2 compensiren sich zu Null (Hermann). Bei künstlichem Querschnitt, wo die zweite Phase fehlt, ist der tetanische Actionsstrom (die negative Schwankung, p. 293) nothwendig stärker, als am unversehrten Muskel, und zeigt nichts von den durch den Kampf zweier Gegenströme bedingten Schwankungen (du Bois-Reymond).

Die doppelsinnigen Actionsströme sind ein gutes Mittel zur Messung der musculären Leitungsgeschwindigkeit (Bernstein), ja für die des Herzens (p. 90) und der menschlichen Muskeln (p. 269f.) nahezu das einzige.

Die in Fig. 41 dargestellten Actionsströme waren bisher die einzige nachgewiesene galvanische Muskelwirkung am lebenden Menschen. Bei willkürlicher Anstrengung der Muskeln eines Armes tritt bei Ableitung von beiden Händen ein im ersteren aufsteigender Strom auf (du Bois-Reymond), welcher fälschlich als negative Schwankung des (nicht vorhandenen) ruhenden Muskelstroms betrachtet worden ist; derselbe lässt sich auch an curarisirten Thieren hervorbringen, bleibt durch Atropinisirung aus, und rührt von dem einsteigenden Secretionsstrom der abgeleiteten Haut des angestrengten Gliedes her (Hermann & Luchsinger; vgl. p. 141f. und 169). Ueber die neuerdings abgeleiteten Actionsströme des Herzens s. oben.

An ruhenden Herzen macht Vagusreizung positive Schwankung des Demarcationsstroms (Gaskell). Es wäre also möglich, dass es eine der Thätigkeit entgegengesetzte Veränderung der Muskelsubstanz giebt (vgl. auch p. 68). Indessen wäre die Erscheinung auch erklär-

bar, wenn man annimmt, dass ein tonischer Contractionszustand des Herzens (p. 90) durch die Vagusreizung unterdrückt wird.

3) Die secundäre Zuckung und der secundäre Tetanus.

Legt man auf einen Muskel den Nerven eines Froschschenkels, so dass der Muskelstrom durch den Nerven fliesst, so zuckt der Schenkel bei jeder Zuckung des ersten Muskels mit (Matteucci). Diese secundäre Zuckung beruht auf der negativen Schwankung des Muskelstroms (du Bois-Reymond). Bringt man ferner den ersten Muskel zum Tetanus, so geräth der stromprüfende Schenkel in secundären Tetanus (du Bois-Reymond), ein Beweis für die discontinuirliche Natur der Stromesschwankung im Tetanus (vgl. p. 293).

Zeichnet man die secundäre Zuckung myographisch auf, um ihren Zeitabstand von der primären Zuckung zu erkennen, so ergiebt sich, dass der zweite Nerv seinen Reiz empfängt, ehe die primäre Zuckung begonnen hat; die negative Stromesschwankung eines Muskels fällt also in das Latenzstadium seiner Contraction (Helmholtz).

Auch die Actionsströme unversehrter Muskeln geben secundäre Zuckung und secundären Tetanus (du Bois-Reymond).

Wenn die willkürliche anhaltende Contraction ebenfalls ein Tetanus ist (p. 267), so wäre zu erwarten, dass auch sie einen secundären Tetanus giebt. Dies ist aber merkwürdigerweise nicht der Fall (du Bois-Reymond), und zwar lässt sich beweisen, dass nicht etwa die Grösse der Leitungswiderstände (Haut etc.) der Grund ist (Hermann). Es wäre denkbar, dass die Phasen beider Ableitungsstellen, welche natürlich nicht in allen Muskelfasern zu gleicher Zeit auftreten, sich so auf die Zeit vertheilen, dass sie sich ungefähr compensiren. Aber dem widerspricht die Angabe, dass das mit dem Armmuskel verbundene Telephon bei willkürlicher Contraction ein Geräusch liefert (Wedensky). Beim Strychnintetanus des Frosches, welcher wie der willkürliche Tetanus von centralen Ganglienzellen innervirt wird, erhält man ebenfalls nur schwierig schwachen secundären Tetanus.

Möglich wäre es, dass die natürliche Reizung im Muskel Actionsströme von anderem (sanfterem) zeitlichen Verlauf hervorbringt, als die gröbere künstliche, und dass hierin der Grund liegt, weshalb die secundäre Wirkung hier ausbleibt. Hierfür spricht, dass kein secundärer Tetanus auftritt, wenn der primäre Muskel durch gradlinige Stromesschwankungen, also eine mildere Reizform, tetanisirt wird (v. Fleischl, vgl. p. 266).

Die secundäre Zuckung tritt auch beim natürlichen Herzschlag auf, und zwar

zuckt der Muskel, dessen Nerv dem Herzen angelegt ist, jedesmal vor der Systole, also auch hier fällt der galvanische Vorgang lange vor die Contraction (Kölliker & H. Müller). Dehnung des primären Muskels erleichtert den Eintritt der secundären Zuckung und des secundären Tetanus und zwar unabhängig von Gestalt- und Lageveränderungen (Meissner, Biedermann), vielleicht nur in Folge erhöhter Erregbarkeit (p. 277). Wird der primäre Muskel so frequent gereizt, dass nur Anfangszuckung eintritt, so zeigt sich auch secundär statt Tetanus nur Anfangszuckung (Schönlein).

Secundäre Zuckung von Muskel zu Muskel. Presst man zwei Muskeln mit einem Theile ihrer Länge fest auf einander, so zuckt bei Reizung des einen der andere mit, und zwar ebenfalls durch Vermittlung des Actionsstroms (Kühne). In vertrocknenden Gliedmassen (vgl. p. 277) pflanzen sich aus der gleichen Ursache Zuckungen von Muskel zu Muskel fort (Biedermann). Warum (anscheinend auch im Kühne'schen Versuch) Trockenheit den Vorgang begünstigt, ist noch unklar.

c. Leitungswiderstand und Polarisirbarkeit des Muskels.

Der Leitungswiderstand der Muskeln ist wie derjenige aller feuchten Gewebe sehr bedeutend (etwa $2^1/_2$ Millionen mal so gross wie der des Quecksilbers), und in der Querrichtung bis über 9 mal so gross wie in der Längsrichtung; am starren Muskel ist dieser Unterschied verschwunden (Hermann). In der Wärme nimmt der Widerstand ab, in der Kälte zu, wie bei anderen zersetzbaren Leitern (Hermann & Boll).

Bei der Thätigkeit nimmt der Leitungswiderstand des Muskels scheinbar ab (du Bois-Reymond).

Wird ein lebender Muskel galvanisch durchströmt, und gleich darauf die durchströmte Strecke mit einem Galvanometer verbunden, so zeigt dieselbe eine eigene, dem durchgeleiteten Strome entgegengesetzte Wirksamkeit, welche rasch verschwindet (Peltier). Jeder Theil der durchflossenen Strecke zeigt für sich dieselbe Wirkung (du Bois-Reymond). Der Muskel wird also durch den Strom innerlich polarisirt.

Der Betrag dieser Polarisation (messbar durch ihre electromotorische Kraft, dividirt durch die Intensität des polarisirenden Stromes, oder auch durch die Differenz des scheinbaren Widerstandes gegen constante und Wechselströme; beide Maasse sind theoretisch identisch) ist sehr bedeutend, obwohl es nicht gelingt, sie in voller Grösse darzustellen. Sie nimmt nämlich nach der Oeffnung ungemein schnell ab und entwickelt sich auch bei der Schliessung fast momentan, wächst aber nachher noch lange bedeutend an; diese Vorgänge werden durch Wärme stark beschleunigt. In der Querrichtung ist die Polarisation sehr viel grösser als in der Längsrichtung, ungefähr im Verhältniss

der Widerstände (s. oben), so dass das letztere wahrscheinlich nur auf der verschiedenen Polarisirbarkeit beruht. Letztere aber kann dadurch erklärt werden, dass jede Faser nur an ihrer Mantelfläche polarisirbar ist, so dass bei Querdurchströmung zahlreiche Polarisationsflächen auf einander folgen. (Hermann.)

Bei Längsdurchströmung unverletzter Muskeln werden ebenfalls die Mantelflächen quer durchsetzt, also polarisirt. Dass auch zwischen den Electroden jede Theilstrecke Polarisation zeigt, liesse sich aus electrotonischer Ausbreitung erklären (s. beim Nerven). Da aber auch bei Zuleitung des Stromes mittels zweier künstlicher Querschnitte noch eine Polarisation stattfindet, welche mit der Streckenlänge wächst, so muss ein Theil der Polarisation in der Continuität der Fasersubstanz ihren Sitz haben, nach Art der Polarisation befeuchteter poröser Stoffe. Die Widerstandsverhältnisse deuten darauf, dass die Polarisation an den Mantelflächen gross genug ist, um die Ströme vom Faserinhalt fast abzuhalten, die Polarisation also derjenigen der Metalle vergleichbar wäre (Hermann). An den natürlichen Faserenden soll die Polarisation stärker sein als in der Continuität (du Bois-Reymond). Das Schwinden der Polarisation erfolgt nach Querdurchströmung weit schneller als nach Längsdurchströmung, vermuthlich weil bei ersterer die entgegengesetzten Jonen nur um microscopische Beträge von einander getrennt sind (Hermann).

War der Strom kräftig und die Schliessungsdauer kurz, so geht der negative Nachstrom sofort in einen gleichsinnigen („positiven"), lange anhaltenden Strom über, ja letzterer kann unmittelbar nach der Oeffnung schon auftreten. Diese letztere Wirkung tritt nur am lebenden, die negative auch am todten Muskel ein. Gekochte Muskeln zeigen überhaupt keine Nachwirkung (du Bois-Reymond). Dieser positive Nachstrom ist an die anelectrotonische Strecke und deren Oeffnungserregung geknüpft; jeder der Anode nähere Punct ist stärker erregt, als der entferntere, verhält sich also (p. 294) gegen letzteren negativ, wodurch ein dem polarisirenden Strome gleichsinniger Actionsstrom entsteht. Diese Erklärung lässt sich dadurch beweisen, dass der positive Nachstrom am stärksten auftritt, wenn die ableitenden Electroden an die Anode selbst und einen ihr nahegelegenen intrapolaren Punct angelegt werden. Noch sicherer wird der Beweis dadurch, dass man den Strom durch Quer- und Längsschnitt eines Muskels zuleitet, und von beiden Electroden den Nachstrom ableitet; jetzt tritt positive Phase überhaupt nur bei atterminaler, nicht bei abterminaler Stromrichtung auf, weil (p. 275f.) nur erstere Oeffnungserregung bewirkt; auch genügen hier schon schwache Ströme. (Hermann; Hering & Biedermann.)

In den extrapolaren Strecken zeigt sich ebenfalls ein Nachstrom, und zwar ist derselbe in der catelectrotonischen positiv, in der anelectrotonischen negativ mit kurzem positiven Vorschlag (Hermann).

In den extrapolaren Strecken ist die rein polarisatorische Nachwirkung, wie auch Versuche am Modell zeigen, beiderseits dem Strome gleichsinnig; in der anelectrotonischen Strecke aber muss ein Actionsstrom entstehen, welcher dem Strome entgegengesetzt ist. Nun sind die Actionsströme viel dauerhafter als die Polarisationsströme, daher treten letztere, wo sie den ersteren entgegengesetzt sind, als kurze Vorschläge, oder bei trägem Magneten gar nicht auf. Nach langen Schliessungen sind die Polarisationen so stark, dass sie die Actionsströme übercompensiren können; bei schwachen Strömen können letztere ebenfalls fehlen. Das Schema Fig. 42 verdeutlicht das Princip der Nachströme: AC ist die durchflossene Strecke, die Pfeile der Reihe p geben die Richtung der (flüchtigeren) Polarisationsströme, die der Reihe a diejenige der anhaltenderen Actionsströme durch den schwindenden Anelectrotonus an.

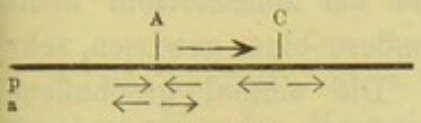


Fig. 42.

Die oben erwähnte scheinbare Abnahme des Leitungswiderstandes bei der Erregung ist im Tetanus discontinuirlich (Hermann & v. Gendre). Es ist daher wahrscheinlich, dass die wahre Ursache der Erscheinung in Verminderung der Polarisirbarkeit durch die Erregung liegt.

Anhang. Leitungswiderstand des unversehrten Körpers. Der sehr grosse Widerstand bei Zuleitung eines Stromes zu zwei Hautstellen hat hauptsächlich in der Oberhaut seinen Sitz, und ist daher von Abstand und Lage beider Zuleitungsstellen wenig abhängig, dagegen sehr abhängig von der Flächengrösse der Electroden, von der Dicke der Haut, vom Feuchtigkeitsgrade der Epidermis und vom Leitungsvermögen der zur Befeuchtung angewandten Flüssigkeit. Mit zunehmender electromotorischer Kraft (Zahl der Elemente) und Durchströmungszeit nimmt der Widerstand ab, und zwar auch an der Leiche, vermuthlich durch cataphorische und electrolytische Veränderungen (R. Dubois u. A.). Am Lebenden mischen sich ausserdem Hyperämien u. dgl. ein. Der Widerstand gegen Inductionsströme ist im Allgemeinen geringer als gegen constante Ströme, und bei ersteren für die Oeffnungsinduction geringer als für die Schliessungsinduction (Gärtner); die Ursache liegt vermuthlich zum Theil darin, dass die Polarisation um so geringer ist, je flüchtiger der Strom.

d. Die Ursache der galvanischen Muskelwirkungen.

Alle besprochenen Wirkungen lassen sich aus folgenden einfachen Sätzen ableiten (Hermann): 1. In jeder verletzten Muskelfaser verhält sich an der Demarcationsfläche (p. 289) die absterbende Substanz negativ gegen die unveränderte (Demarcationsstrom). 2. In jeder partiell erregten Muskelfaser verhält sich die in Erregung begriffene Substanz negativ gegen die unveränderte, um so stärker je stärker die Erregung (Actionsstrom). 3. Wärmerer Faserinhalt verhält sich positiv gegen kälteren. Die tiefere Ursache dieser electromotorischen Kräfte ist bisher unbekannt. Ihre Bedeutung liegt vermuthlich hauptsächlich in der Fortpflanzung des Erregungsvorganges (vgl. beim Nerven). Hierzu kommt noch die hohe Polarisirbarkeit an der Oberfläche der Fasern,

welche ohne Zweifel mit der an das Entstehen und Schwinden dieser Polarisation gebundenen electrischen Erregung in innigster Beziehung steht.

Die Beläge für diese Sätze sind in den vorstehenden Thatsachen enthalten, welche durch sie vollständig erklärt werden. Vor Allem die Stromlosigkeit unversehrter Muskeln; zu ihr kommt noch, dass bei Anlegung eines künstlichen Querschnitts der Muskelstrom nicht momentan in voller Stärke entwickelt ist, sondern einer gewissen, sehr kurzen Entwicklungszeit bedarf (Hermann). Die einmal geschaffene Demarcationsfläche rückt in der Faser allmählich vor, was sich durch die Säurung (s. unten) nachweisen lässt (du Bois-Reymond), so dass der Demarcationsstrom bis zur völligen Erstarrung der verletzten Faser bestehen bleibt.

Die Actionsströme unverletzter Fasern sind phasischer Natur; im Tetanus kommt bei gewöhnlicher (nicht rheotomischer) Beobachtung nur die algebraische Summe beider Phasen zur Beobachtung, welche im ganz normalen Muskel Null ist, so dass nur durch Ermüdung oder Absterben decrementielle tetanische Actionsströme auftreten. Bei künstlichem Querschnitt, wo die zweite Phase ganz wegfällt (s. oben), besteht der Actionsstrom lediglich in einem dem Demarcationsstrom entgegengesetzten Strom, welcher sich als negative Schwankung desselben darstellt. Bei directer Totalreizung eines unversehrten Muskels tritt überhaupt keinerlei Actionsstrom auf (Hermann).

Der idiomusculäre Wulst (p. 270) verhält sich negativ gegen die ruhenden Fasertheile (Czermak); ebenso verhält sich ein mit Veratrin (p. 264) local vergifteter Faserabschnitt nach jeder Zuckung, da die Erregung im vergifteten Theil länger persistirt (Biedermann).

An Muskeln von unregelmässigem Bau, wie der Gastrocnemius, lassen sich bei gehöriger Berücksichtigung der Faserlage, der Nerveneintrittsstellen und der Ableitungsbedingungen ebenfalls alle bekannten Erscheinungen vollständig erklären.

Die Eigenschaft, auf partielle Tödtung electromotorisch zu reagiren, und zwar mit Negativität der absterbenden Substanz, scheint allen protoplasmatischen Gebilden im Thier- und Pflanzenreich zuzukommen. So ist an Pflanzen jede verletzte Stelle negativ gegen die unversehrte Oberfläche (Buff, Hermann), ebenso an thierischen Organen aller Art, Drüsen, Knochen etc. (Matteucci), jedoch nur solange sie ungeronnenes Blut enthalten (Hermann), vor Allem aber am Nerven (s. d.). Auch die Haut- und Secretionsströme sind auf das gleiche Princip zurückführbar (vgl. p. 142).

Die Analogie im electromotorischen Verhalten des erregten und des absterbenden (erstarrenden) Faserinhalts stellt sich neben zahlreiche andere Analogien dieser beiden Muskelveränderungen.

Auch morphologische Processe sind mit electromotorischen Wirkungen verbunden. Z. B. ist an keimenden Pflanzensamen das Würzelchen sowie die Blättchen negativ gegen die Cotyledonen (Hermann, Müller-Hettlingen).

8. Chemie und chemische Erscheinungen des Muskels.

a. Die chemische Zusammensetzung.

Das käufliche Fleisch reagirt meist sauer. Die Reaction des frischen ruhenden Muskels ist aber neutral, oder durch die Bespülung mit alkalischen Säften (Lymphe) schwach alkalisch (Enderlin, v. Bibra, du Bois-Reymond), Das Fleisch enthält folgende Bestandtheile

1. eine Anzahl von gelösten Eiweisskörpern, welche bei verschiedenen Temperaturen (45—70°) gerinnen; der bei 60—70° gerinnende ist gewöhnliches Albumin;

2. unlösliche Eiweisskörper und Albuminoide (Collagen, Elastin etc.) letztere zum Theil nicht der eigentlichen Muskelfaser, sondern dem Bindegewebe, Sarcolemm etc. angehörig; dies gilt auch von den sehr variablen Fettmengen.

3. verschiedene Kohlehydrate, nämlich Glycogen (Nasse), in besonders grosser Menge bei Embryonen und jungen Thieren (Mac-Donnell), daneben dessen Umwandlungsproducte: Dextrin (Limpricht) und Traubenzucker (Meissner), wohl erst postmortal entstanden (O. Nasse); ferner Inosit in grösseren Mengen;

4. freie Säuren; hauptsächlich Fleischmilchsäure und Aethylenmilchsäure, flüchtige Fettsäuren (Ameisensäure, Essigsäure);

5. verschiedene Amidsubstanzen: Kreatin, Carnin, Hypoxanthin (Sarkin), Xanthin, Inosinsäure, zuweilen Harnsäure;

6. einen rothen Farbstoff, in den meisten Muskeln Hämoglobin (Kühne);

7. Salze, besonders Kalisalze;

8. Wasser;

9. Gase, hauptsächlich Kohlensäure; auspumpbarer Sauerstoff ist auch im lebenden Muskel nicht vorhanden (Hermann).

Die quantitative Zusammensetzung des Rindfleisches ist folgende in Procenten (Lehmann):

Wasser	70—80	Kreatin	0,07—0,14
Feste Bestandtheile	26—20	Fett	1,5—2,3
Unlösl. Eiweisskörper (darunter Myosin, Sarcolemme etc.)	15,4—17,7	Milchsäure	1,5—2,3
		Phosphorsäure	0,66—0,7
Lösliche Eiweisskörper und Kalialbuminat	2,2—3,0	Kali	0,5—0,54
		Andere Aschenbestandtheile	0,17—0,26
Leim	0,6—1,9		

Vorstehendes sind die Bestandtheile des todten Muskels. Der lebende lässt sich nicht chemisch untersuchen, weil jede Verarbeitung, schon die Zerkleinerung, durch Reizung und Todtenstarre Veränderungen mit sich bringt.

b. Der Stoffumsatz des lebenden Muskels in der Ruhe.

Wie alle Gewebe zeigt der Muskel eine beständige Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe, welche sich durch die Umwandlung des zuströmenden arteriellen Blutes in venöses zu erkennen giebt.

Auch an ausgeschnittenen Muskeln lässt sich eine Sauerstoffaufnahme und eine Kohlensäureausgabe nachweisen (du Bois-Reymond, G. Liebig); diese Processe finden auch in entbluteten Muskeln statt, sind also nicht dem Blute der Muskelgefässe, sondern der Muskelsubstanz selbst zuzuschreiben. Da jedoch starre Muskeln an der Luft denselben Gaswechsel zeigen, wie lebende (Hermann), so ist derselbe jedenfalls zum überwiegend grössten Theil nicht einem functionellen Process, sondern einer fauligen Zersetzung zuzuschreiben, welche namentlich die Oberfläche des Muskels, und ganz besonders die freiliegenden Querschnitte ergreift; die Grössen des Gaswechsels sind in der That um so bedeutender, je grösser die Oberfläche, und je mehr sich der Muskel der eigentlichen Fäulniss nähert. Vgl. auch p. 283.

Das Sauerstoff-Anziehungsvermögen des Muskels kann durch reducirende Wirkungen nachgewiesen werden (Grützner, Gscheidlen).

c. Der Stoffumsatz bei der Erstarrung.

Schon oben ist erwähnt, dass die Erstarrung mit der Abscheidung eines Gerinnsels im flüssigen Faserinhalt verbunden ist. Letzteren erhält man möglichst unverändert (Kühne): 1. durch Auspressen der Muskeln, nach Entfernung des Blutes durch Ausspritzen der Gefässe mit $^1/_2$- bis 1 procentiger Kochsalzlösung; 2. durch Gefrierenlassen entbluteter Muskeln, Zerkleinerung mit abgekühlten Instrumenten und Filtration bei wenig über 0°, am besten nach Verdünnung mit abgekühlter Kochsalzlösung. Die so erhaltene trübe, neutrale oder schwach alkalische Flüssigkeit, das Muskelplasma, gerinnt von selber, um so schneller je höher die Temperatur; zuerst gleichmässig gallertartig, so dass man den Vorgang nur am Zähwerden und am Nichtausfliessen beim Umkehren des Gefässes bemerkt; später zieht sich das Gerinnsel (Myosin, p. 38) unter Bildung von Flocken und Fetzen zusammen, wobei die Masse sich stark trübt; hierbei wird eine saure Flüssigkeit frei (Muskelserum).

Zu diesen Versuchen eignen sich am besten Froschmuskeln, jedoch gelingen sie auch am Warmblütermuskeln (Hallburton). Die Gerinnung wird von Einigen,

der Fibringerinnung des Blutes analog, von einer „myosinogenen" Substanz und einem „Myosinferment" hergeleitet, jedoch mit zweifelhaftem Rechte.

Weiter ist festgestellt, dass die Reaction des starren Muskels sauer ist (du Bois-Reymond); die entstehende freie Säure ist wahrscheinlich Milchsäure. Auch eine Kohlensäurebildung findet beim Erstarren Statt, der Kohlensäuregehalt der Muskelsubstanz ist nämlich viel kleiner, wenn der Muskel durch siedendes Wasser ohne Erstarrung getödtet ist, als wenn er zum Erstarren Zeit hatte (Hermann). Auch eine Abnahme des Glycogengehalts beim Erstarren wird behauptet (O. Nasse).

Die Erstarrung ist hiernach mit complicirten chemischen Umsetzungen verbunden, welche noch nicht völlig übersehbar sind. Wird ein lebender Muskel in siedendes Wasser geworfen, so coaguliren zwar seine Eiweissstoffe und er verkürzt sich beträchtlich, es findet aber keine Säurung statt (du Bois-Reymond), und ebensowenig die anderen eben erwähnten Processe. Zum Erstarren gehört also längeres Verweilen auf Temperaturen unter 40°; dicke Muskeln können beim Brühen in ihren inneren Schichten erstarren, weil sie hier nicht sogleich Siedehitze annehmen.

d. Der Stoffumsatz bei der Thätigkeit.

Der Stoffumsatz des arbeitenden Muskels hat als nothwendiges chemisches Substrat der Arbeit ein ganz besonderes Interesse. Bei der ersten Untersuchung dieser Art wurde festgestellt, dass von zwei Portionen ausgeschnittener Muskeln diejenige, welche nach dem Ausschneiden anhaltenden Reizungen ausgesetzt war, eine andre chemische Zusammensetzung hatte als die in Ruhe gebliebene; das Wasserextract war bei jener vermindert, das Alkoholextract vermehrt (Helmholtz).

Die nächste feststellbare Thatsache war, dass die Athmung des Muskels durch die Thätigkeit erhöht wird. Zuerst wurde dies an dem Gaswechsel des Gesammtorganismus beobachtet (Regnault & Reiset), dann auch am isolirten Muskel (Matteucci, Valentin, Hermann), und endlich auch durch die Untersuchung des den Muskel natürlich oder künstlich durchströmenden Blutes und seiner Gase (Ludwig mit Sczelkow und Schmidt). Der respiratorische Quotient des Muskels und des Gesammtorganismus wird durch Arbeit vergrössert.

Nach Bestimmungen am Blute des Pferdemuskels soll der Gaswechsel bei der Thätigkeit über 20 mal so gross sein als in der Ruhe (Chauveau & Kaufmann). Aus der Mehrproduction an CO_2 während bestimmter Arbeiten des Menschen berechnet sich, wenn man Zuckerverbrennung zu Grunde legt, dass nur etwa $^1/_3$ der Energie als Arbeit auftritt (Hanriot & Richet).

Ferner wurde entdeckt, dass die Reaction des Muskels durch Anstrengung sauer wird (du Bois-Reymond), wie es scheint durch Bildung von Milchsäure.

Endlich scheint nach einer Reihe von Angaben der Gycogengehalt der Muskeln durch Thätigkeit sich zu vermindern (Brücke & Weiss, Chandelon u. A.).

Andere Angaben, über Verminderung des Eiweissgehaltes durch die Arbeit, über Bildung von Kreatin und anderen N-haltigen Extractivstoffen, über Bildung oder Verbrauch von Zucker, Fetten, Fettsäuren u. dgl., sind theils unrichtig, theils betreffen sie inconstante, an die Arbeit nicht nothwendig gebundene Zersetzungen. Sind die arbeitenden Muskeln noch im Kreislauf, so werden Stoffwechselproducte weggeführt, und die Vergleichung der Muskeln mit den ruhenden ergiebt dann Resultate, welche den obigen, jedoch nur scheinbar, widersprechen.

Die angeführten Umsetzungen liefern noch kein befriedigendes Bild von dem der Muskelarbeit zu Grunde liegenden chemischen Process. Da durch directe Vergleichung ausgeruhter und angestrengter Muskeln sich nicht mehr hat entnehmen lassen, so hat man den Gesammthaushalt ruhender und arbeitender Thiere und Menschen verglichen. Ausser der schon erwähnten Steigerung des Gaswechsels beobachtete man vielfach eine Erhöhung des Eiweissconsums (der Harnstoffausscheidung) durch die Arbeit. Man nahm daher an (Liebig u. A.), dass die Arbeit wesentlich Eiweiss verzehre, und letzteres daher die eigentliche Arbeitskost (dynamogene Nahrung) sei, während die N-freien Nährstoffe nur zur Wärmebildung dienen (thermogene Nahrung). Dass der Muskel aus Eiweiss besteht, wurde als zweiter Beweis hinzugefügt; mit Unrecht, denn die Dampfmaschine verzehrt nicht ihr eigenes Metall, sondern Brennmaterial. Aber vor Allem ist die Erhöhung des Eiweissconsums durch die Arbeit bis in die neueste Zeit streitig. In vielen Fällen fehlte sie (Voit u. A.), in anderen war sie ebenso sicher vorhanden (Pavy, Argutinski u. A.). Entweder also rührt sie in den letzteren Fällen von Nebenumständen, z. B. Abnutzung des Muskels durch ungewöhnliche Anstrengung, gesteigerte Eiweissaufnahme u. dgl. her, oder sie ist in den ersteren nur dadurch verdeckt, dass wegen Eiweissmangels andere Organe zu Gunsten des Muskels ihren Eiweissconsum vermindert haben (Pflüger).

Gegen die Theorie von der dynamogenen Bedeutung der N-haltigen, und der thermogenen der N-freien Nährstoffe sind noch folgende Umstände angeführt worden (M. Traube): 1. Auch bei sehr stickstoffarmer (pflanzlicher) Kost kann bedeutende mechanische Arbeit geleistet werden; die meisten Arbeitsthiere sind Pflanzenfresser, die Bienen sind bei blosser Honignahrung fortwährend in Bewegung. 2. Kaltblütige Thiere, und ebenso Thiere und Menschen in heissen Zonen,

deren Wärmebildung somit nur gering zu sein braucht, leben dennoch zum grossen Theil von stickstoffarmer Pflanzenkost. 3. Fleischfresser haben trotz ihrer geringen Aufnahme an stickstofflosen Stoffen dennoch eine genügende Wärmeproduction, auch ohne etwa durch reichliche mechanische Arbeit sich die nöthigen stickstofflosen Spaltungsproducte zu verschaffen. Endlich hat sich direct ergeben, dass die in einer bestimmten Zeit verbrauchten Eiweisskörper (aus der Harnstoffausscheidung berechnet) auch nicht entfernt ausreichen, um die in derselben Zeit geleistete Arbeit zu erklären, selbst wenn man ihre Verbrennungswärme übertrieben hoch annähme (Fick & Wislicenus, Frankland); hiermit steht im Einklang, dass in Gebirgsgegenden die Bewohner für anstrengende Touren als Proviant nur Speck und Zucker mitzunehmen pflegen.

e. Natur der chemischen Processe im Muskel.

Obwohl vor Entscheidung der letzterwähnten Frage von einer Erkenntniss des chemischen Processes bei der Muskelarbeit nicht die Rede sein kann, lässt sich doch in einer gewissen Richtung etwas tiefer in seine Natur eindringen. Jener Process hat nämlich offenbar tiefe Analogien mit demjenigen bei der Erstarrung. Ja die Mengen freier Säure und der Kohlensäure, welche ein isolirter Muskel bei der Erstarrung bildet, fällt genau um so viel kleiner aus, wie er vor der Erstarrung durch Contraction gebildet hat (J. Ranke, Hermann). Man muss hieraus schliessen, dass bei Contraction und Erstarrung die gleiche Substanz zu Zersetzung kommt, und der isolirte Muskel einen bestimmten Vorrath derselben erhält.

Obgleich der Muskel keinen auspumpbaren Sauerstoff enthält, kann er ohne Blutzufuhr in O-freien Atmosphären und im Vacuum sowohl zahlreiche Contractionen vollziehen als auch todtenstarr werden. Der chemische Process, welcher bei diesen beiden Acten sich vollzieht, ist also keine Oxydation, sondern eine Spaltung, bei welcher, wie die freiwerdende Kraft beweist, stärkere Affinitäten gesättigt werden (Hermann). Da der sich selbst überlassene Muskel beständig Kohlensäure bildet, so darf vermuthet werden, dass der gleiche Spaltungsprocess schon in der Ruhe langsam abläuft, und zur Erstarrung führt, wenn der Vorrath der spaltbaren Substanz erschöpft ist, dass ferner Wärme und plötzliche Reize den Spaltungsprocess beschleunigen. Die krafterzeugende (inogene) Substanz muss wegen der Kohlensäure- und Milchsäurebildung kohlenstoffhaltig sein; manche vermuthen dieselbe in dem Glycogen; indess geht die Milchsäure nicht aus dem Glycogen hervor, da auch glycogenfreie Muskeln bei der Starre Milchsäure bilden. Jedenfalls muss die krafterzeugende Substanz oder eine Vorstufe derselben durch das Blut zugeführt werden, da nur dies die Erschöpfung des Muskels verhindern kann. Da aber nur arte-

rielles Blut diese Eigenschaft hat, muss weiter geschlossen werden, dass auch Sauerstoff sich an dem beständigen Ersatz der fraglichen Substanz betheiligt, also eine oxydative Synthese vorliegt. Ausserdem gehört zur Erhaltung des Muskels die Fortschaffung der Umsatzproducte (Kohlensäure, Milchsäure) durch das Blut.

Dass auch Eiweiss bei der Muskelarbeit betheiligt ist, wird schon dadurch wahrscheinlich, dass beim Erstarren eine Myosingerinnung stattfindet, und die Mechanik der Verkürzung doch nur an die Formbestandtheile der Faser geknüpft sein kann, welche aus Eiweiss bestehen. Sollte aber ein wirklicher Consum von Eiweiss bei der Arbeit nicht stattfinden (s. oben), so könnte man doch annehmen, dass die spaltbare inogene Substanz — deren man bei ihrer fast explosiven Zersetzlichkeit nicht habhaft werden kann — auch Eiweiss enthält, das sich (als Myosin) abspaltet, aber bei der restitutiven Synthese (s. oben) wieder zur Verwendung kommt. Die Ermüdung könnte als Zurückbleiben der Restitution hinter der Spaltung betrachtet werden, wobei vielleicht das abgespaltene Eiweiss definitiv verbraucht wird (Abnutzung des Muskels).

Neuerdings wird das was hier als Spaltung bezeichnet ist, auch als Dissimilation, und der restitutive Vorgang als Assimilation bezeichnet (Hering). Die gegenseitige Unabhängigkeit beider Processe documentirt sich in der Veränderlichkeit des respiratorischen Quotienten und in seiner Zunahme bei der Arbeit (Hermann). In der Arbeit ist das Restitutionsbedürfniss besonders gross, die Beschleunigung der Blutzufuhr daher sehr zweckmässig.

9. Zur Theorie der Muskelthätigkeit.

Die wesentlichste Eigenschaft des Muskels ist die Fähigkeit, jeden Augenblick in den verkürzten Zustand übergehen zu können, aus demselben aber sogleich wieder in den gewöhnlichen zurückzukehren. Sehr bemerkenswerth ist es, dass die letztere Eigenschaft durch jede Schädigung des Muskels am meisten leidet (vgl. p. 264, 270), und dass der natürliche Tod des Muskels ebenfalls mit einer vorübergehenden (p. 284f.) Verkürzung verbunden ist. Es ist daher gerechtfertigt, die Verkürzungsrückstände durch abnorme Reize, Ermüdung, Absterben, Veratrin u. dgl. als Uebergangszustand zur Todtenstarre aufzufassen, und überhaupt die zahlreichen Analogien swischen Contraction und Erstarrung (Formänderung mit Volumverminderung, Wärmebildung, Negativität, Säurung, Kohlensäure-Production) zum Ausgangspunct weiterer Betrachtung zu machen (Hermann).

Das Problem der Verkürzung selbst, sowohl bei Reizung wie bei der Todtenstarre, ist als ein wesentlich morphologisches der Lösung vermuthlich noch sehr fern. Auch der Umstand, dass bei der Erstarrung eine Coagulation stattfindet, und jedes gefaserte eiweisshaltige Gewebe (Sehnen, Nerven, Fibrinflocken etc.) sich bei der Coagulationstemperatur des Eiweisses in der Faserrichtung verkürzt (Hermann), fördert das Verständniss wenig, da erstens diese Gerinnungsverkürzung selbst noch nicht erklärt, und zweitens bei der gewöhnlichen Contraction eine Gerinnung nicht nachgewiesen ist. Sollte aber auch eine solche stattfinden, und dadurch die Verkürzung erklärbar sein, so wäre doch noch ihr Wiederverschwinden zu erklären. Endlich die Fortleitung der Erregung längs der Faser, ein Vorgang, welcher der Nervenleitung genau entspricht, sowie der Uebergang der Erregung von Nerv auf Muskel, bilden eine weitere Reihe ungelöster Fragen.

Gewöhnlich betrachtet man als die unmittelbare Ursache der Verkürzung eine Anziehung von Theilchen in der Längsrichtung des Muskels, ohne dass aber diese Theilchen und die Natur der Anziehungskraft ermittelt wären. Gegen solche Theorien wurde früher der Schwann'schwe Versuch (p. 271) geltend gemacht, nach welchem die Muskelkraft mit zunehmender Verkürzung abnimmt, während Anziehungskräfte mit der Annäherung der Theilchen wachsen. Indess würde auch eine auf (z. B. electrodynamischer) Anziehung beruhende verkürzungsfähige Vorrichtung das Schwann'sche Verhalten zeigen, sobald sie elastische Zwischenglieder erhält. Aber alle specielleren Formulirungen solcher Theorien müssen als theils widerlegt, theils verfrüht oder unzureichend bezeichnet werden.

Für die Fortleitung der Erregung spielt vermuthlich der Actionsstrom eine wesentliche Rolle (s. beim Nerven). Wichtig ist, dass die Negativität der erregten Stelle früher eintritt als ihre Verkürzung (vgl. p. 296). Auch für die Wirkung des Nervenendorgans auf die Muskelfaser sind, ausgehend von einer oberflächlichen Aehnlichkeit desselben mit der electrischen Platte der Zitterfische (Cap. X.), Theorien ausgebildet worden, welche darauf hinauslaufen, dass dasselbe der Faser einen electrischen Schlag ertheile („Entladungshypothesen" von Krause, Kühne, du Bois-Reymond).

II. Die glatten Muskeln.

Die Physiologie der glatten Muskeln ist weit weniger studirt, als die der quergestreiften. Von kaltblütigen Thieren wird hauptsächlich der Froschmagen, von Warmblütern Darm, Ureter, Blase, Retractor penis zur Untersuchung benutzt. Diese Organe enthalten aber ausser den Muskelfasern und zahlreichen Nerven auch viele Gan-

glienzellen, so dass sich automatische und reflectorische Erscheinungen einmischen.

Die Verkürzung der glatten Muskeln auf directe oder indirecte Reizung (letztere z. B. mittels der Gefäss- und Irisnerven) ist so träge, dass man ohne weitere Hülfsmittel ein langes Latenzstadium, ferner die Verkürzung und die Wiedererschlaffung beobachten kann; Curven lassen sich leicht gewinnen, und zeigen ausser dem gestreckten Verlauf ähnliches Verhalten wie die der quergestreiften Muskeln. Die Latenzzeit beträgt 0,4—0,8 sec. (Capparelli, Sertoli), die Dauer der ganzen Contraction wird zu 1 bis 3 Minuten angegeben (Sertoli). Kälte verlängert, Wärme verkürzt diese Vorgänge. Local erregte Verkürzungen pflanzen sich sehr langsam (20—30 mm. p. sec.) im glatten Muskelgewebe nach allen Richtungen fort, gehen also von einer Faserzelle auf die benachbarte über (Engelmann, Biedermann).

Bei Thieren, welche nur glatte Muskeln besitzen, zeigen die der Fortbewegung etc. dienenden weit energischere Contraction als die der Eingeweide (de Varigny); es herrscht also hier noch grössere Mannigfaltigkeit als bei den quergestreiften. Die Kraft der glatten Muskeln ist sehr beträchtlich, aber nicht numerisch festgestellt; der Froschdarm kann Drücke von $1-1^1/_2$ m. Wasser überwinden (Santesson).

Die Reize sind im Wesentlichen dieselben wie für die quergestreiften Muskeln; für electrische Reize gilt das polare Erregungsgesetz (Engelmann); einzelne Inductionsschläge sind oft wirkungslos und erst Wiederholung derselben macht eine Contraction, welche mit der Reizfrequenz zunimmt; bei langsamem Tempo tritt Tetanus ein. Ob die Contractionsgrösse mit der Reizstärke zunimmt oder wie beim Herzen constant bleibt, ist noch nicht endgültig festgestellt. Constante Ströme machen zuweilen rhythmische Contractionen, welche jedoch auch spontan vorkommen und möglicherweise von den Ganglienzellen herrühren; ebenso die dyspnoischen Contractionen (Arterienverschluss, Erstickung). Dehnung erhöht die Erregbarkeit, ebenso Wärme. Plötzlicher Temperaturwechsel wirkt als Reiz (Sertoli). Ausserdem sieht man häufig durch Kälte Verkürzungen, durch Wärme Verlängerungen auftreten. Ueber das galvanische Verhalten s. p. 291.

Bei der Application von Strömen auf glattmuskelige Organe sind die Erscheinungen ausser durch die schon angeführten Umstände auch dadurch complicirt, dass meist eine Längs- und eine Ringmuskellage vorhanden ist. Doch ergiebt sich aus der Gesammtheit der Beobachtungen (Schillbach, Fürst, Biedermann u. A.), dass die Abweichungen vom polaren Erregungsgesetz nur scheinbare sind.

Unter Umständen sieht man tonisch contrahirte glatte Muskeln auf Reizung ihrer Nerven oder einzelner derselben erschlaffen (Pawlow, Biedermann). Ob diese Wirkung auf Hemmung intramusculärer Centra, oder auf einer directen erschlaffenden Muskelveränderung beruht, bedarf weiterer Untersuchung. (Vgl. auch p. 278, 280).

Bei der Untersuchung im polaristrten Lichte zeigen sich die glatten Muskelfasern in ganzer Ausdehnung doppeltbrechend, mit längsliegender optischer Axe (Brücke).

Die chemischen Bestandtheile der glatten Muskelfasern sind anscheinend dieselben, wie die der quergestreiften. Auf spontan gerinnbare Substanzen darf man aus der auch hier auftretenden Todtenstarre schliessen. Die Reaction wurde im Muskelmagen der Vögel stets neutral oder alkalisch gefunden (du Bois-Reymond); da aber am Uterus (Siegmund), ferner an dem stets contrahirten Schliessmuskel der Muscheln (Bernstein) saure Reaction beobachtet ist, so findet wahrscheinlich auch hier bei Thätigkeit und Starre Säurebildung statt, welche nur im letzteren Falle bei der Langsamkeit des Vorganges durch das Alkali der Fäulniss verdeckt werden kann.

III. Die contractilen Zellkörper.

Die contractile Substanz kommt ausser in Form des Muskelgewebes auch in freien, membranlosen Conglomeraten vor, und bildet dann feinkörnige, meist microscopisch kleine Massen von sehr wechselnder Form, welche Kerne einschliessen, und deren Substanz man als Protoplasma bezeichnet. Solche contractile Massen sind: die ganze Leibessubstanz vieler nackter oder mit Panzer versehener niederer Thier- und Pflanzenformen (Amöben, Rhizopoden, Myxomyceten etc.), die farblosen Blutkörperchen und die ihnen analogen Bindegewebs-, Lymph-, Milz-, Schleim-, Eiterkörperchen der höheren Thiere; ferner der Inhalt vieler Pflanzenzellen.

Geschichtliches. Die Bewegung der Amöben entdeckte Rösel von Rosenhof 1755, die Protoplasmabewegung und Körnchenströmung der Rhizopoden Dujardin 1835. Bewegung freier Zellen in höheren thierischen Organismen wurde zuerst 1846 von Wharton Jones an den farblosen Blutkörperchen der Rochen beobachtet, dann 1850 von Davaine an denjenigen des Menschen. Später wurden diese Bewegungen namentlich von Lieberkühn, Häckel, M. Schultze (heizbarer Objecttisch 1865) und an den Wanderzellen des Bindegewebes von v. Recklinghausen und Kühne untersucht. Die Protoplasmabewegungen der Pflanzen wurden von B. Corti 1772 an Chara, 1827 von Meyen an Vallisneria, und 1831 von Rob. Brown an Tradescantia entdeckt.

Die beobachteten Bewegungen sind: 1. Amöboide Bewegung, d. h. Aussenden und Wiedereinziehen einfacher oder sich verzweigender

Fortsätze, wodurch das Gebilde activ wandern, und ferner fremde Körnchen in sich aufnehmen kann. 2. Fädchenströmung, die Ausläufer sind hier feine lange Fäden (Pseudopodien), ebenfalls wiedereinziehbar, mit einer strömenden Bewegung der Körnchen, welche zum Theil über die Oberfläche hervorragen. 3. Glitschbewegung, d. h. gleitende Bewegung einer oberflächlichen körnerfreien Schicht, durch welche das Gebilde sich fortbewegen kann. Bei Pflanzen finden sich ausser Fädchenströmungen in Strängen, welche die Zellen durchziehen, auch rotirende Bewegungen körniger Randschichten der Zellen, entweder in sich allein oder mit Hinzuziehung der durchziehenden Fäden. Im Innern des körnigen Protoplasma sieht man Körnchen häufig in tanzender Molecularbewegung, ferner sieht man Bildung und Verschwinden kleiner mit Flüssigkeit oder Gas gefüllter Hohlräume (Vacuolen).

Diese Bewegungen werden durch die Temperatur stark beeinflusst; sie können nur in einem gewissen Bereiche, etwa 0 bis 40°, bestehen, und werden in der Wärme lebhafter. Die obere Grenztemperatur sistirt die Bewegung bei kurzer Einwirkung nur vorübergehend, bei längerer für immer (Wärmestillstand, Wärmestarre). Eine weitere Bedingung ist die Sauerstoffzufuhr. Endlich darf die umgebende Flüssigkeit in ihrer Zusammensetzung, Concentration und Reaction nicht weit von der natürlichen abweichen. Destillirtes Wasser, fast alle Salze, Alkohol etc. heben sie auf, ebenso stark alkalische, besonders aber saure Reaction. Specifisch lähmend wirken manche Alkaloide, besonders Chinin (Binz).

Die meisten Protoplasmabewegungen sind automatisch, der Isolation der Gebilde entsprechend. Bei einigen festliegenden ist Nerveneinfluss behauptet worden, und bei den Pigmentzellen der Amphibienhaut sicher vorhanden. Künstliche Reize bewirken meist allgemeine Contraction mit Annäherung an die Kugelform, unter Einziehung der Ausläufer und Stillstand der Strömungen; als solche wirken electrische Stromesschwankungen, Temperaturänderungen, Zerrung, Druck, chemische Einflüsse.

Die sternförmigen Pigmentzellen (Chromatophoren) in der Haut der Amphibien und anderer Thiere sind contractil; je ausgebreiteter ihre Fortsätze, um so dunkler, je mehr eingezogen, um so heller wird die Haut. Hierauf beruht die grosse Variabilität der Hautfarbe dieser Thiere. Lähmungszustände des Thieres bewirken Ausbreitung und Dunkelheit, erstere ist also anscheinend der Ruhezustand: Reizung der Centra oder Hautnerven bewirkt häufig Contraction und Hellwerden (Brücke, v. Wittich u. A.). Das Licht, welches bei manchen die gleiche

Wirkung hat — (Chamäleonen werden im Gegentheil im Dunkeln hell (Brücke), ebenso Froschlarven (Hermann), — wirkt theils reflectorisch, theils direct ein (Bimmermann, Dutartre). Verschiedene Farben wirken verschieden.

Constante Ströme wirken auf in Wasser suspendirte Protoplasmen (Amöben etc.) oft polar verschieden (Kühne, Verworn), und zwar an der Anode reizend, an der Cathode erschlaffend. Diese Abweichung vom polaren Erregungsgesetz bedarf der Aufklärung.

IV. Die Flimmer- und Samenkörperbewegung.

Die Flimmerbewegung wurde 1683 von de Heide an den Kiemen der Muscheln zuerst gesehen, und dann von verschiedenen Beobachtern das mannigfache Vorkommen in der Thierreihe aufgefunden. Die wichtigste zusammenfassende Darstellung ist die von Purkinje & Valentin 1835. Ueber die Entdeckung der Samenkörperbewegung s. Cap. XIII.

Beim Menschen kommt die Flimmer- oder Wimperbewegung vor: 1. auf der ganzen Respirationsschleimhaut mit ihren directen Fortsetzungen, d. h. Nasenschleimhaut (mit Ausnahme der Regio olfactoria), Nebenhöhlen der Nase, Thränencanal und Thränensack; Cavum pharyngonasale, Tuba und Paukenhöhle; Kehlkopf (mit Ausnahme der Stimmbänder), Luftröhre, Bronchien (bis an die Alveolen); 2. auf der inneren Genitalschleimhaut, nämlich Uterus, Tuben, Parovarium; Epididymis; 3. auf dem Ependym der Hirnhöhlen und des Rückenmarkscanals. Bei niederen Wirbelthieren flimmern auch Theile des Verdauungsschlauches, im Larvenzustand bisweilen auch die äussere Körperoberfläche. Die oberflächliche Epithelschicht dieser Flächen ist mit feinen structurlosen Härchen (Flimmercilien) dicht besetzt, welche unaufhörlich hin und her schwingen. Schleim, Wasser, Staub, das Ovulum etc. werden dabei in einer bestimmten Richtung fortgeschoben, offenbar weil die Schwingung in einer Ebene geschieht und nach der einen Richtung schnellerer Ausschlag stattfindet als nach der anderen. Abgelöste Flimmerzellen rudern sich durch die Cilien selber fort, ebenso niedere mit Cilien bedeckte Organismen, und Stücke von Flimmerhäuten, welche man auf die Flimmerseite legt. Dasselbe gilt von den Samenkörpern, welche als ein Körper mit einer einzigen Cilie zu betrachten sind. Die Schwimmplättchen an den Rippen der Ctenophoren verhalten sich wie colossal entwickelte Flimmercilien (Chun, Verworn).

Legt man auf eine Flimmerhaut in passender Richtung eine leichte Walze, so geräth dieselbe in Rotation, welche, an einem Zeiger beobachtet (Calliburces) oder mittels galvanischer Contacte desselben registrirt (Engelmann), zur Beobachtung der Energie dienen kann. Die Kraft der Flimmerbewegung ist nicht unbedeutend; sie kann Lasten von über 3 grm. pro Qu.-mm. horizontal fortbewegen

(Wyman). Bei schräger oder verticaler Aufwärtsbewegung kann 1 Qu.-cm. p. Minute 6,8 grm.-mtr. Arbeit leisten, oder die Zellen ihr eigenes Gewicht über 4 mtr. hoch leben (Bowditch).

Die Flimmerbewegung ist automatisch, vom Nervensystem unabhängig, und kann nach dem Tode des Thieres noch lange bestehen bleiben. Doch pflanzen sich die Schwingungsphasen wellenförmig über das Epithel fort, es findet also eine Art Erregungsleitung von Zelle zu Zelle statt. Letzteres bestätigt sich dadurch, dass locale Abtödtung des Flimmerepithels das Flimmern auch in der in der Fortpflanzungsrichtung angrenzenden Strecke aufhebt (Grützner); die Fortleitung beruht nicht auf mechanischem Anstoss, denn sie geht auch über ruhig bleibende (z. B. abgekühlte) Strecken hinweg (Grützner & Kraft). Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit wird zu mindestens 0,5 mm. p. sec., die Schwingungszahl eines Härchens zu mindestens 6—8 p. sec. angegeben (Engelmann).

Die Bedingungen der Bewegung sind fast genau dieselben wie für die Protoplasmabewegung: Erhaltung der Concentration der Flüssigkeit, Sauerstoffzutritt (Kühne, nach Engelmann kann derselbe lange Zeit entbehrt werden), mittlere Temperatur; Erhöhung der Temperatur wirkt beschleunigend (Calliburces), ebenso electrische Stromesschwankungen (Kistiakowsky), mechanische Anstösse (Kraft); sehr niedrige und sehr hohe Temperaturen bewirken einen Stillstand, der bei normaler Temperatur wieder aufhört: Kälte- und Wärmetetanus (Roth); bei 45° erfolgt bleibender Stillstand unter Säurebildung: Starre; eine spontane Starre tritt nach der Entfernung aus dem Organismus ein. Sehr schädlich sind auch hier die Säuren; der Einfluss der Alkalien, spontan erloschene Flimmer- und Zoospermienbewegung wieder zu erwecken (Virchow), beruht daher vielleicht nur auf Neutralisation schädlicher Säuren (Roth; während Engelmann auch den Säuren, dem Alkohol, Aether etc. wiederbelebende Kraft zuschreibt).

Die Flimmerbewegung ist noch vollständig unerklärt; das active Element scheint in dem Zellprotoplasma zu liegen, während die Cilien nur passiv bewegt werden; es liegt also eine besondere Form der Protoplasmabewegung vor.

Die flimmernden Häute (Rachenschleimhaut des Frosches) haben eine von aussen nach innen gerichtete electromotorische Kraft (Engelmann), welche aber auch den nicht flimmernden Häuten und Schleimhäuten zukommt (vgl. p. 141).

Achtes Capitel.

Die Bewegungen des Skelets und die Locomotion.

Geschichtliches. Das erste umfassende Werk über die Wirkung der Muskeln auf das Skelet und über das Stehen und die Locomotion ist das schon p. 258 erwähnte von Borelli (1680). Gegenüber seiner Darstellung enthielten die Schriften von Barthez (1798) und Gerdy (1829) nichts Neues von Bedeutung. Poisson (1833) berechnete die beim Gehen geleistete Arbeit. Einen wesentlichen Fortschritt begründeten hiernach erst die Gebrüder Wilhelm und Eduard Weber durch ihre 1836 erschienene Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge. Seit der Mitte dieses Jahrhunderts wurde das Gebiet hauptsächlich durch anatomische Arbeiten über die Gestalt der Gelenkflächen und die Bedeutung der Bänder gefördert (H. Meyer, Langer u. A.). In den letzten Jahren ist das Studium der Locomotion durch die Einführung der graphischen Registrirung (Marey) und der Phasen-Photographie (Muybridge, Marey) in ein neues Stadium getreten.

I. Die Mechanik des Skelets.

Die Knochen sind grösstentheils beweglich mit einander verbunden. Absolut unbeweglich für solche Kräfte, die nicht das Bestehen des Organismus gefährden, ist nur die Verbindung der Knochen durch Nähte, wie sie am Schädel vorkommt. Durch Naht verbundene Knochen hat daher die Mechanik als ein unveränderliches Ganzes zu betrachten. Unter den beweglichen Knochenverbindungen sind zwei Formen zu unterscheiden:

1. Die Synchondrosen (Symphysen).

Die Synchondrosen werden dadurch gebildet, dass zwei einander gegenüber stehende, meist congruente, Knochenflächen durch ein festeres oder weicheres Bindemittel, meist hyalinen oder Faserknorpel, zusammengekittet sind. Das Ausweichen des Bindemittels nach den Seiten wird durch eine ligamentöse Umhüllung der Verbindungsstelle verhindert. Die Synchondrose ist eine elastische Knochenverbindung, welche eine bestimmte natürliche Form des Knochencomplexes herzustellen strebt. Ihre Beweglichkeit hängt ab: 1. von der absoluten Festigkeit des Bindemittels; 2. von den Dimensionen desselben; die Beweglichkeit ist nämlich (abgesehen von dem ad 3. genannten Einfluss) direct proportional der Länge der Verbindung, d. h. dem Abstande der beiden Knochenflächen, und umgekehrt proportional dem Querschnitt des Bindemittels, d. h. der Grösse der Knochenflächen; 3. von der Straffheit des umhüllenden Bandes. — Immer ist die Beweglichkeit sehr gering, und Muskelzüge haben daher auf der-

artige Knochenverbindungen oft keinen Einfluss. Die physiologisch wichtigsten Synchondrosen sind die Rippenknorpel (s. p. 125) und die Wirbelsymphysen (s. unten sub III.).

2. Die Gelenke.

Bei den Gelenken sind die der Bewegung entgegenwirkenden Widerstände auf ein Minimum reducirt, und daher keine natürliche Gleichgewichtsform des Knochencomplexes vorhanden. Dagegen ist die Richtung der Bewegungen schon durch die Form der Gelenkverbindung mannigfach beschränkt. — Die beiden mit einander in Gelenkverbindung tretenden Knochen kehren sich zwei glatte, überknorpelte Flächen (Gelenkflächen) zu, welche durch gewisse weiter unten zu besprechende Mittel beständig in möglichst ausgedehnter gegenseitiger Berührung gehalten werden.

a. Die Formen der Gelenkflächen und die Drehaxen.

Die übersehbarsten Gelenkformen entstehen, wenn die Gelenkflächen an ihren einander berührenden Abschnitten beständig mit allen Puncten in Berührung bleiben, d. h. auf einander schleifen. Hierzu müssen sie damit überhaupt Bewegung gestattet sei, die Gestalt von Rotationsflächen haben. Die Axe der Rotationsfläche ist dann zugleich Drehaxe des Gelenkes, und das Gelenk ein einaxiges oder Charniergelenk (Ginglymus). Nur in dem Falle, wo die Gelenkfläche kuglig ist, kann jeder Durchmesser Drehaxe sein, das Kugel- oder Nussgelenk (Arthrodie) ist also vielaxig.

Rotationsflächen entstehen durch Rotation einer beliebigen ebenen Curve (die erzeugende genannt) um eine in ihrer Ebene liegende Grade. Die hauptsächlichsten sind: der Cylinder und der Kegel (die erzeugende Curve ist eine Grade), die Kugel (die erzeugende ist ein Halbkreis, die Axe ihr Durchmesser), das Rotations-Paraboloid, -Ellipsoid und -Hyperboloid; durch Rotation von Bogenstücken entstehen ferner sphäroidische Flächen, wenn die Axe auf der concaven, und sog. Sattelflächen, wenn sie auf der convexen Seite liegt. Durch Rotation beliebiger ebener Curven entstehen zahllose drehrunde und gekehlte Formen.

Ein vollkommenes Schleifen gestatten auch die Schraubenflächen, Rotationsflächen, bei deren Entstehung die erzeugende Curve eine dem Rotationswinkel proportionale Verschiebung parallel der Drehaxe erleidet. Bei den Schraubengelenken findet in Folge dessen mit der Drehung eine gegenseitige Verschiebung beider Knochen in der Axenrichtung Statt, wie bei einer Schraube in ihrer Mutter.

Die Bedingungen vollkommenen Schleifens sind nur bei einem Theile der im Körper vorhandenen Gelenke verwirklicht, und auch hier nirgends mit mathematischer Genauigkeit. Bei einer grossen Zahl von Gelenken sind die Gelenkflächen nicht congruent, so dass eine

vollkommene und beständige Berührung unmöglich ist. Auch für die bereits besprochenen Formen sind Stellungen möglich, in welchen eine nicht ganz vollkommene, sondern nur annähernde Deckung stattfindet; dadurch ist z. B. den Gelenken mit sattelförmigen Flächen (s. oben) ausser der Drehung um die Rotationsaxe noch eine zweite gestattet, um eine Axe, welche zu jener senkrecht gerichtet ist, nämlich um eine durch das geometrische Centrum des rotirenden Kreisbogens gehende, zur Rotationsaxe senkrechte Axe, vorausgesetzt, dass die eine Gelenkfläche nur einen kleinen Theil der anderen bedeckt; solche Gelenke sind daher annähernd zweiaxig. Ueberall, wo keine unmittelbare Berührung der Gelenkflächen stattfinden kann, werden die Lücken durch gewisse im Gelenke befindliche Weichtheile und Flüssigkeiten ausgefüllt.

Wenn eine vollkommene Deckung der Gelenkflächen nicht erforderlich ist, so wächst dadurch die Zahl der Gelenkformen und die Möglichkeit ihrer Bewegungen in's Unübersehbare. Auch wird es dann unmöglich, aus der blossen Form der beiden Gelenkflächen auf die Beweglichkeit zu schliessen, da die Beschränkungen derselben überwiegend von den übrigen Bestandtheilen des Gelenkes herrühren. Eine allgemeine Betrachtung dieser unregelmässigen Gelenke, deren Flächen nicht Rotationskörpern angehören, ist daher unmöglich; jedes einzelne aber durchzugehen, würde, selbst wenn die Forschung bereits alle behandelt hätte, hier zu weit führen.

b. Die Haftmechanismen.

Die beständige und möglichst innige Berührung der beiden Gelenkflächen wird durch folgende Mittel erhalten: 1. Der Raum zwischen beiden Gelenkflächen ist nach aussen abgeschlossen. Beide Knochenenden werden nämlich durch ein kurzes Rohr mit einander verbunden, das um den Umfang jedes Gelenkkopfes angewachsen ist (Gelenkkapsel); die so gebildete Höhle hat nur ein capillares Lumen, und ist mit einer entsprechenden Menge einer zähen, schlüpfrigen Flüssigkeit (Gelenkschmiere, Synovia) erfüllt. Die beiden Gelenkflächen können sich demnach nicht weiter von einander entfernen, als die geringe, in der Gelenkhöhle befindliche Flüssigkeitsmenge gestattet. Jede weitere Entfernung verhindert der äussere Luftdruck mit einer Kraft, die gleich ist dem Product aus dem Flächeninhalt der Sehnenfläche des schleifenden Flächenabschnitts und dem barometrischen Luftdruck für die Flächeneinheit. Diese Befestigung ist namentlich für Gelenke mit grossen Flächen von Wichtigkeit, und ferner für die Kugelgelenke,

bei welchen jede andere Befestigungsweise die allseitige Beweglichkeit beschränken würde. Beim Hüftgelenk, dem grössten Kugelgelenk des Körpers, ist die kleinere Gelenkfläche (die des Acetabulum) so gross, dass der Luftdruck dem Gewicht des ganzen Beins das Gleichgewicht hält, so dass letzteres nicht herabfällt, nachdem man alle umgebenden Weichtheile und selbst die Gelenkkapsel durchschnitten hat (Gebr. Weber); die Fläche des Acetabulum wird noch vergrössert und der Schluss des Gelenks gesichert durch einen den freien Rand umgebenden zugeschärften elastischen Knorpelring (Labrum cartilagineum), der sich bei allen Bewegungen innig an den Schenkelkopf anschmiegt. Wo eine mangelhafte Congruenz der Gelenkflächen einen grösseren Gelenkhohlraum nöthig macht, ist der grösste Theil desselben nicht durch flüssige Synovia, sondern durch verschiebbare Knorpel, Fettmassen oder Bänder, welche durch die Gelenkhöhle gehen, ausgefüllt; das ausgebildetste Gelenk dieser Art ist das Kniegelenk. 2. Bei fast allen Gelenken dienen ausserdem noch ligamentöse Massen zur Befestigung; dieselben bestehen entweder in gespannten Bändern, welche von einem Knochen zum andern hinüber gehen (meist mit der Kapsel verwachsen) oder in gespannten Theilen der Kapsel selbst. Da die Haftbänder eine beständige Spannung besitzen müssen, so können sie nur so liegen, dass sie die Bewegung nicht hindern, also bei Charniergelenken an beiden Enden der Drehaxe. Bei den meisten Gelenken mit nicht congruenten Flächen werden erst durch die Insertion der Haftbänder die Drehaxen bestimmt. 3. Einen wesentlichen Beitrag zur Aneinanderheftung der Gelenkenden liefert die Spannung und Contraction der umgebenden Muskeln.

c. Die Hemmungsmechanismen.

Die Vorrichtungen, welche die Ausgiebigkeit der Gelenkbewegungen bestimmen, sind folgende: 1. besondere Gestaltung des Knochens; so bildet z. B. beim Ellbogengelenk das Anstemmen des Olecranon ulnae gegen den Sinus maximus humeri eine absolute Grenze für die Extension des Vorderarms; 2. sog. Hemmungsbänder, d. h. Ligamente, welche bei mittleren Gelenkstellungen nicht gespannt sind, aber bei gewissen extremen Stellungen sich anspannen (auch bei den Gelenken mit Knochenhemmung tritt häufig schon vor der Erreichung dieser eine elastische Bandhemmung ein). Einen Fall, wo die Haftbänder zugleich die Rolle von Hemmungsbändern spielen liefert das Kniegelenk. Ein Sagittalschnitt durch das Gelenkende des Femur zeigt als Begrenzung eine Spirale, deren Vectoren von hinten nach

vorn an Länge zunehmen. An den Endpuncten einer quer durch diesen Mittelpunct gelegten Axe (Tuberositas condyli interni und externi femoris) sind die oberen Enden der beiden Ligamenta lateralia befestigt (das innere geht zum Condylus internus tibiae, das äussere zum Capitulum fibulae). Durch diese beiden Bänder wird das Kniegelenk zu einem unvollkommenen Charniergelenk. Dadurch aber, dass bei flectirtem Knie die kleinsten Vectoren der Spirale, bei vorschreitender Extension immer grössere in die Richtung der Bänder einrücken, wird ihre Spannung von der Flexions- zur Extensionsstellung stetig vergrössert, und eine Streckung über 180° hinaus unmöglich. Hierdurch wird zugleich bewirkt, dass die Drehung des Unterschenkels um seine Längsaxe nur in der Flexion unabhängig vom Oberschenkel möglich ist, nicht aber bei gestrecktem Bein, wo Unter- und Oberschenkel durch jene Einkeilung ein einziges Stück bilden. 3. Auch die die Gelenke umgebenden Weichtheile (Muskeln, Sehnen, Haut) können ähnlich wie die Hemmungsbänder den Bewegungen durch ihre Anspannung Grenzen setzen.

II. Die Wirkung der Muskeln.

Die Muskeln sind der ausschliessliche Motor für die unendlich mannigfachen Formveränderungen des Körpers. Die Gleichgewichtslage der Körpertheile bei ganz erschlaffter Musculatur wird durch mannigfache mechanische Einflüsse bestimmt, hauptsächlich durch Schwere und Spannung (Elasticität).

Die Muskelfasern sind entweder in geschlossenen Curven angebracht (z. B. die des Herzens, die Ringfasern des Darms, der Arterien, der Iris), dann wird durch ihre Contraction, d. h. durch Verkürzung des Umfangs der umschlossenen Figur, im Allgemeinen auch ihr Inhalt verkleinert, wobei zugleich eine Tendenz zur Annahme der Kreisform vorhanden ist, weil diese den grössten Inhalt bei gegebenem Umfang gestattet. — Oder (der Hauptfall bei den animalischen Muskeln) die Fasern sind zwischen zwei von einander unabhängigen Puncten ausgespannt; dieselben werden dann durch die Muskelcontraction einander genähert; ihre Verschiebungen verhalten sich umgekehrt wie die vorhandenen Widerstände; ist der eine Punct fest, so wird die ganze Kraft auf den anderen verwendet. Die Richtung der Verschiebung braucht durchaus nicht mit der graden Verbindungslinie beider Puncte zusammenfallen, sie hängt ab: bei frei beweglichen Puncten nur von der Richtung des sich inserirenden Muskel- oder Sehnenstranges, die durch rollenartige Vorrichtungen sehr häufig von jener Verbindungs-

linie abweicht; bei Puncten von beschränkter Beweglichkeit von der Richtung, welche gestattet ist. Immer wird eine Stellung erreicht, bei welcher die Insertionspuncte des Muskels einander nähergerückt sind, wozu oft beide Puncte ganz andere Wege zurücklegen müssen als ihre grade Verbindungslinie. Ein instructives Beispiel hierfür liefert die Wirkung der Intercostalmuskeln (p. 124).

Beschränkte Bahn ist der gewöhnliche Fall bei den durch Gelenke verbundenen Knochen. Hier kann nur diejenige Componente des Muskelzuges wirksam werden, welche in die augenblickliche Tangente zur gestatteten Bahn fällt, während die zur Bahn normale Componente für die Bewegung fortfällt, d. h. der entsprechende Kraftantheil durch Druck auf die Widerstand leistenden Gelenkflächen etc. in Wärme verwandelt wird. Bei den einaxigen Gelenken ist der Knochenpunct gezwungen in einer zur Drehaxe senkrechten Kreisbahn zu bleiben. Hier ist also die Zugwirkung zu zerlegen in eine bewegende (tangentiale) und eine unwirksame (gegen die Axe gerichtete) Componente. Liegt die Zugrichtung nicht in der Ebene des Kreises, so kommt noch eine dritte Componente längs der Axe hinzu, welche nur dann wirksam ist, wenn das Gelenk eine Verschiebung längs der Axe gestattet. Das Drehmoment einer Muskelkraft in Bezug auf eine Axe, d. h. das Product aus der Kraft mit dem kleinsten Abstande zwischen Kraftrichtung und Drehaxe, ist stets leicht zu übersehen.

In Fig. 43, welche zwei durch ein Charnier c verbundene Knochen ca und cb darstellt, ist dg (d_1g_1) die bewegende, und dh (d_1h_1) die unwirksame Kraftcomponente der Muskelfaser de, wenn df die Zugkraft darstellt. Man sieht, dass dg mit zunehmender Beugung zunimmt, dh dagegen abnimmt. Bezeichnet man die Kraft df mit K, so ist die wirksame Componente

$$dg = K \cdot \sin cde$$

und deren Moment am Hebelarm cd ist

$$K \cdot cd \cdot \sin cde.$$

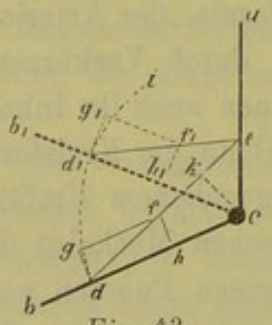


Fig. 43.

Da aber

$$cd \cdot \sin cde = ck,$$

so ist das wirksame Moment $= K \cdot ck$, d. h. die Kraft multiplicirt mit dem Abstand ihrer Richtung vom Drehpunct. Durch die Zunahme des Drehmomentes im Laufe der Contraction wird die Abnahme der Kraft (p. 271) vermuthlich einigermassen compensirt (Braune & Fischer).

Wo mehrere Zugkräfte gleichzeitig auf denselben Punct einwirken, sind dieselben nach dem Parallelogramm der Kräfte successive zusammenzusetzen, um die Resultirende zu finden. Wirkt letzterer eine gleiche und entgegengesetzt gerichtete Kraft entgegen, so bleibt der Punct im Gleichgewicht. Ist der Punct gezwungen, auf gegebener

Bahn zu bleiben, so ist er schon dann im Gleichgewicht, wenn die Resultirende zur Bahn normal steht. — Die Zusammensetzung muss sowohl für die einzelnen Fasern desselben Muskels geschehen, um dessen resultirende Zugrichtung zu finden, als für verschiedene auf denselben Punct wirkende Muskeln.

Wirken mehrere Muskeln nicht auf den gleichen Punct, aber auf ein starres Punctsystem, so ist die Behandlung besonders einfach, wenn dasselbe eine feste Drehaxe, oder einen festen Drehpunct hat (im letzteren Falle hat jeder Muskelzug seine besondere Drehaxe); man kann nämlich jetzt die Drehmomente als Längen auf die Drehaxen vom Drehpunct aus auftragen (in positiver oder negativer Richtung je nach dem Sinne des Drehmoments) und durch Zusammensetzung dieser Längen nach dem Parallelogramm der Kräfte die resultirende Drehaxe und das resultirende Drehmoment finden.

Eine Anwendung dieses „Parallelogramms der Drehmomente" s. bei der Lehre von den Augenbewegungen. Für die Rechnung ist es bequemer statt der Drehaxe und des Drehmomentes jedes einzelnen Muskels (resp. seiner resultirenden Zugrichtung) die Componenten nach drei zu einander senkrechten Drehaxen anzugeben. Als Beispiel diene folgende Tabelle für die Drehmomente der Hüftmusculatur beim Stehen (nach A. E. Fick), in welcher die drei Axen frontal (Flexion +, Extension —), sagittal (Abduction +, Adduction —) und vertical (Rotation nach aussen +, nach innen —) angenommen sind.

Muskel	Flexions-moment	Abductions-moment	Rotations-moment
Glutaeus	— 157,6	— 66,6	+ 78,2
Pyriformis	— 3,3	+ 15,1	+ 15,9
Obtur. und Gemelli	— 2,8	— 7,6	+ 18,8
Quadratus femoris	+ 0,3	— 26,2	+ 25,2
Semitendinosus	— 20,8	— 8,4	— 1,6
Biceps, cap. long.	— 32,7	— 9,9	+ 0,9
Semimembranosus	— 20,5	— 7,3	— 1,3
Adductor magn., obere Partie	+ 4,0	— 17,5	+ 2,1
„ - untere „	— 42,7	— 67,1	— 1,4
Psoas und Iliacus	+ 76,6	0	— 12,2
Pectineus	+ 11,6	— 10,6	— 1,9
Adductor brevis	+ 26,5	— 42,2	+ 2,2
„ longus	+ 33,7	— 40,6	— 1,9
Gracilis	+ 3,9	— 17,6	0
Sartorius	+ 11,2	+ 4,0	+ 0,7
Tensor fasciae	+ 12,5	+ 7,6	0
Rectus femoris	+ 46,2	+ 14,8	+ 3,0
Glutaeus medius	— 9,9	+ 114,2	— 17,6
„ minimus	+ 7,9	+ 53,9	— 15,8
Obturat. ext.	+ 16,8	— 25,1	+ 0,1
Summe	— 40,7 (extendirend).	— 137,2 (adducirend).	+ 93,3 (nach aussen rotirend).

Ebenso für die Schultermusculatur (A. E. Fick) bei vertical hängendem Arm (hier bedeutet + Flexion, Adduction, Rotation nach innen, — das Entgegengesetzte):

Muskel	Componenten des Moments			Grösse des Moments	Winkel der Drehaxe mit der		
	Flexion	Adduction	Rotation		Flexionsaxe	Adductionsaxe	Rotationsaxe
Coracobrachialis .	+ 30,1	+ 20,9	0	36,7	34,5°	55°	90°
Cap. brev. bicipitis	+ 34,4	+ 19,0	+ 4,2	39,5	29	61	84
Infraspin. Port. 1 .	+ 8,3	— 10,6	— 23,3	26,9	72	113	150
„ „ 2 .	+ 10,9	+ 4,6	— 19,3	22,7	61	78	148,5
Teres major . .	— 33,3	+ 43,1	— 10,3	55,4	127	39	79
Supraspinatus . .	+ 4,6	— 23,6	+ 10,3	26,2	80	154,5	113
Cap. long. bicipitis .	— 8,0	+ 23,6	0	24,9	109	19	90
Teres minor . .	+ 6,6	+ 18,4	— 13,5	23,8	74	39,5	125
Subscapul. Port. 1 .	+ 5,2	— 10,7	+ 22,3	25,3	78	115	28
„ „ 2 .	— 9,5	— 17,8	+ 23,3	26,2	111	106	27
„ „ 3 .	— 17,2	— 5,2	+ 16,4	24,3	135	102	47,5
Deltoideus Port. 1 .	+ 32,8	+ 7,8	+ 8,9	34,8	20	77	75
„ „ 2 .	+ 23,8	— 9,8	+ 11,8	28,3	33	110,5	56
„ „ 3 .	— 8,4	— 28,5	— 5,4	30,1	106	161	96,5
„ „ 4 .	— 24,8	— 6,0	— 5,8	26,2	161	103	103
„ „ 5 .	— 35,3	+ 20,6	— 7,0	41,5	148,5	60	100
„ „ 6 .	— 28,3	+ 42,9	— 8,2	52,1	123	34,5	99
„ „ 7 .	— 28,2	+ 60,9	— 10,1	67,9	114,5	26	98,5
Cap. long. bicipitis .	+ 9,2	— 20,4	+ 11,6	25,4	68,5	143,5	62,5

Mit Aenderung der Lage ändern sich natürlich auch die Drehaxen und die Momente.

Für eine verlangte Bewegung lassen sich ferner durch Rechnung diejenigen Muskelcontractionen angeben, welche sie bewirken; hierzu muss die Bewegung unendlich klein angenommen werden, und ferner muss, damit die Aufgabe bestimmt werde, das Minimum von Muskelanstrengung vorausgesetzt sein (es könnten z. B. zwei antagonistische Muskeln sich contrahiren ohne auf das Resultat einzuwirken), eine Bedingung, welche auch in der Natur wahrscheinlich stets erfüllt ist.

Gleichzeitige Contraction der Antagonisten kommt jedoch vielfach vor. So contrahiren sich, wenn mit hängendem Arm ein schweres Gewicht getragen wird, Beuger und Strecker des Ellbogengelenks, anscheinend um die Gelenkbänder zu entlasten (Demeny). Ferner beobachtet man vielfach bei Bewegungen ein mässigendes Eingreifen der Antagonisten.

Im Vergleich zum Angriffspunct der zu bewegenden Lasten oder zu bewältigenden Widerstände greifen die Muskeln meist relativ nahe den Drehaxen an, wirken also an kurzen Hebelarmen. Hierdurch wird Geschwindigkeit auf Kosten der Kraft gewonnen. Die meisten Hebel des Knochengerüstes sind einarmig, doch kommen auch einzelne zweiarmige vor (z. B. der Vorderarm für den am Olecranon angreifenden Triceps).

Von den Skeletbewegungen sind ausser der schon besprochenen

Athembewegung besonders die Bewegungen der Extremitäten von Interesse, jedoch erst zum kleinsten Theile wissenschaftlich untersucht. Die Bewegungen der oberen Extremität sind so ungemein mannigfaltig, dass es schwer sein dürfte, eine Uebersicht zu gewinnen. Mehr typisch sind die Bewegungen der unteren Extremität, von denen hier das Gehen, nach Vorausschickung der Lehre vom Stehen, kurz erörtert werden soll.

III. Das Stehen.

Unter freiem Aufrechtstehen versteht man diejenige Gleichgewichtsstellung des Körpers, bei welcher der Gesammtkörper nur durch die beiden den Boden berührenden Fusssohlen gestützt ist. Wäre der ganze Körper eine starre, ungegliederte Säule, so wäre hierfür keine weitere Bedingung zu erfüllen, als dass der Schwerpunct vertical über der Unterstützungsfläche (Berührungspuncte zwischen Fusssohlen und Boden) liegt. Zu einer solchen starren Säule kann aber der Körper nur dadurch werden, dass alle in Betracht kommenden beweglichen Knochenverbindungen unbeweglich festgestellt werden. Beim natürlichen Stehen geschieht diese Feststellung grossentheils ohne Muskelarbeit, dagegen bedarf es beständiger Muskelwirkung für das Balancement, da das Gleichgewicht ziemlich labil ist.

In den in Betracht kommenden Knochenverbindungen (Thorax, obere Extremität und Kiefer kommen nicht in Betracht, weil sie nur an der Wirbelsäule aufgehängt sind) geschieht die Feststellung und Aequilibrirung in folgender Weise.

1. *Zwischen Kopf und oberen Halswirbeln.* Die beiden Gelenkflächen zwischen Kopf und Atlas bilden Theile einer einzigen, nach oben concaven Fläche, deren Krümmung frontal geringer ist als sagittal; das Gelenk ist also im wesentlichen zweiaxig, d. h. die sagittale Drehaxe liegt im Kopfe höher als die frontale, und um letztere geschehen die ausgiebigsten Bewegungen. Bei vornüber gebeugtem Kopf gestattet das Gelenk auch eine Rotation des Kopfes auf dem Atlas. Die hauptsächlichste Rotation geschieht aber im Gelenk zwischen Atlas und Epistropheus; der Proc. odontoideus des letzteren bildet in seinem Gelenk eine verticale Drehaxe für Atlas mit Kopf. Die Gelenkflächen der Proc. obliqui sind im Sagittalschnitt an Atlas und Epistropheus gegen die Gelenkhöhle convex. Da bei der Zahndrehung diese beiden Flächen auf einander ruhen, so muss Atlas und Kopf in der symmetrischen Mittelstellung am höchsten stehen und bei den Seitwärtsdrehungen etwas heruntergleiten: die Bewegung ist also schraubenartig; vermuthlich wird durch diese Einrichtung die Zerrung des

Rückenmarks bei der Seitenwendung des Kopfes verhütet. — Während in den folgenden Knochenverbindungen Alles auf Ersparung von Muskelarbeit und mechanische Fixation berechnet ist, erfordert die allseitige Beweglichkeit des Kopfes, dass die Stellung desselben ausschliesslich von dem Contractionszustande der zahlreichen Muskeln des Halses und Nackens abhängt. Fehlt dieser (im Schlaf etc.), so sinkt bei aufrechter Rumpfstellung der Kopf nach vorn über und stützt sich mit dem Kinn auf die Brust, da der Schwerpunct des Kopfes weiter nach vorn liegt, als sein Unterstützungspunct.

2. *In der Wirbelsäule.* Da die Wirbelverbindungen der Hauptsache nach Synchondrosen sind, so bildet die Wirbelsäule einen starren, aber etwas biegsamen und sehr elastischen Stab; derselbe ist mehrfach gekrümmt, nach vorn convex in der Hals- und Lendengegend, nach vorn concav im Brust- und Kreuzbeintheil. Die Beweglichkeit der Wirbelsäule, welche im Kreuztheil ganz fehlt, nimmt nach oben zu, weniger durch die Abnahme des Querschnitts der Intervertebralknorpel (denn dieser Einfluss wird zum Theil compensirt durch die parallel gehende Abnahme der Höhe derselben, vgl. p. 313), als durch die Beschaffenheit der wahren Gelenke zwischen den Processus obliqui. In der Lendenwirbelsäule stehen diese Gelenkflächen fast vertical, sagittal und nahezu einander parallel (schwach nach vorn convergent), so dass jeder obere Wirbel wie eingezapft in den unteren eingreift; Rotation um die Längsaxe ist dadurch vollkommen verhindert, auch Beugung und Streckung sowie Biegung nach den Seiten nur in geringem Grade möglich. Am Rücken stehen die Gelenkflächen mehr frontal, nach hinten convergent, und gestatten dadurch eine Längsdrehung, da ihre gemeinsame Axe etwa in die Wirbelkörper fällt; auch die Seitenbeugung ist nicht absolut verhindert, Vor- und Rückwärtsbeugung aber ohne Klaffen fast unmöglich. In der Halswirbelsäule nähern sich die Flächen der horizontalen Richtung und gestatten alle drei Bewegungsrichtungen. Durch die Vereinigung von Symphysen und Gelenken vereinigt die Wirbelsäule beide Eigenschaften: beschränkte Bewegungsrichtung und elastische Rückkehr zur Gleichgewichtslage.

3. *Im Hüftgelenk* (vgl. p. 316). a) Der Schwerpunct des hier zu unterstützenden Körperantheils, Rumpf + Kopf, liegt in einer durch den Proc. xiphoideus sterni gelegten Horizontalebene (Weber), und zwar nahe der Wirbelsäule (vor dem 10. Brustwirbel, Horner); er schwankt begreiflich mit der Füllung des Digestionsapparates u. s. w. Das durch ihn gelegte Loth (die Schwerlinie) fällt hinter die Ver-

bindungslinie der Hüftgelenke. Der Rumpf müsste hiernach hinten überfallen, wäre er nicht vorn jederseits durch ein starkes, an die Spina ilium ant. inf. geheftetes Band, Lig. superius seu iliofemorale, am Oberschenkelknochen (Linea intertrochanterica ant.) befestigt (H. Meyer). Der Rumpf wird also auf den Schenkelköpfen etwa so gehalten, wie ein schräg geschultertes Gewehr, dessen Hintenüberfallen man durch Festhalten des Kolbens mit der Hand verhindert. Ganz ähnlich wie das Lig. iliofemorale wirkt der vordere Theil der gespannten Fascia lata (Lig. iliotibiale) und die Spannung der grossen Unterschenkelstrecker (M. extensor quadriceps), mit dem Unterschiede, dass der untere Ansatzpunct dieser Halter am Unterschenkel liegt. b) Seitliches Ueberfallen, d. h. eine Drehung des Rumpfes um einen Schenkelkopf nach der Seite, würde eine Adduction des Oberschenkels über die Mittellinie hinaus erfordern, welche jedoch bei gestrecktem Oberschenkel durch das Lig. teres verhindert wird (das Lig. teres hemmt bei gestrecktem Oberschenkel die Adduction, bei gebeugtem die Rotation), namentlich wenn es durch das Auswärtsrollen des Beines, wie es beim Stehen der Fall ist, gespannt wird; dies Auswärtsrollen besorgt der Glutaeus maximus; der Adduction wirkt ferner das gespannte äussere Blatt der Fascia lata entgegen. c) Eine Feststellung gegen Rotation des Rumpfes auf dem Schenkelkopf ist beim Stehen auf zwei Beinen unwesentlich; das Lig. iliofemorale muss bei seiner Anspannung in der Streckung den Oberschenkel nach innen zu rotiren suchen, resp. durch Rotation desselben nach aussen in seiner Spannung verstärkt werden; hierdurch wird der Kniemechanismus zu einem Unterstützungsmittel der Hüftbefestigung (s. unten).

4. *Im Kniegelenk.* a) Der gemeinsame Schwerpunct von Kopf + Rumpf + Oberschenkeln liegt zwar tiefer, aber nicht wesentlich weiter nach vorn, als der von Kopf und Rumpf allein. Auch für das Kniegelenk fällt also die Schwerlinie hinter den Unterstützungspunct, freilich so wenig, dass geringe Kräfte genügen, um das Hintenüberschlagen (Beugung) zu verhindern. Diese bestehen in der Spannung des Lig. iliotibiale (s. oben), in geringer Spannung und Contraction des Extensor quadriceps und endlich in dem Umstande, dass zur Beugung im Kniegelenk bei feststehendem Unterschenkel das Femur eine geringe Rotation nach aussen machen müsste, gegen welche, wie eben erwähnt, das Lig. iliofemorale in der Streckung antagonistisch wirkt, so dass Knie und Hüfte sich gegenseitig befestigen (H. Meyer). b) Die Feststellung in frontaler Richtung ist schon durch die Charnierbe-

wegung des Kniegelenks, nämlich durch die Ligg. lateralia, unnöthig gemacht. c) Die Rotation auf den Unterschenkeln ist in der Streckung durch den p. 316f. erwähnten Mechanismus verhindert.

Eine vollständige physiologische Betrachtung des Kniegelenks, des grössten und complicirtesten Gelenkes, würde hier zu weit führen. Die Ligamenta lateralia machen das Knie zu einem Charniergelenk; durch die Abspannung derselben in der Flexion (p. 317) wird jedoch ausserdem eine Rotation des Unterschenkels um seine Längsaxe möglich, wobei die im Inneren des Gelenkes liegenden Ligamenta cruciata als Haftbänder fungiren. Aber auch die Charnierbewegung selbst enthält ein nothwendiges rotatorisches Element (H. Meyer), indem durch die Ungleichheit der Sagittalschnitte des Condylus externus und internus femoris, deren letzterer nach vorn verlängert ist, die durch beide Schnitte gelegte ideale Gelenkfläche des Femur kegelförmig wird. Bei der Streckung muss daher, etwa wie bei einem zweirädrigen Karren mit ungleichen Rädern, zugleich eine Rotation stattfinden, und zwar rotirt bei festgehaltenem Femur die Tibia bei der Extension nach aussen, bei festgehaltener Tibia das Femur nach innen. Bei der Flexion auf dem Unterschenkel müsste also der Oberschenkel nach aussen rotiren, was in Widerspruch treten würde mit der nach innen rotirenden Componente des Lig. iliofemorale bei der Streckung.

5. *Im Sprunggelenk.* Der Schwerpunct des Gesammtkörpers liegt ungefähr im Promontorium ossis sacri (nach Braune & Fischer bis zu $4^1/_2$ cm. tiefer), die Schwerlinie (die Füsse werden hier vernachlässigt) trifft hiernach beim Stehen etwas vor die Verbindungslinie der beiden Fussgelenkaxen. Es muss also hier das Vornüberschlagen des Körpers verhindert werden. Dies kann geschehen: a) dadurch, dass die Axen der beiden Sprunggelenke einen Winkel mit einander bilden, so dass eine gleichzeitige Rotation um beide ohne Stellungsveränderung (Entfernung) der Beine unmöglich ist; b) durch Einklemmung des hinteren, schmaleren Theils der Astragalusrolle in die von den beiden Malleolen gebildete Gabel, welche in der Streckung des Unterschenkels so eng ist, dass sie den vorderen, breiteren Theil der Rolle nicht aufnehmen kann (wie es doch beim Vornüberbeugen nöthig wäre); die Einklemmung zwischen den Malleolen geschieht durch die mit dem Schluss der Streckung des Unterschenkels verbundene Rotation der Tibia (s. oben), wodurch die Gabel so gedreht wird, dass sie die Rolle schräg umgreift; c) durch die Contraction und Spannung der Fussbeuger (im anatomischen Sinne), Gastrocnemius, Soleus, Tibialis post., Peronei post. etc.

6. *In den kleinen Fussgelenken.* Die Tarsal- und die Metatarsalknochen bilden ein Gewölbe, auf dessen höchstem Punct (Caput astragali) die Last des Körpers ruht, und das sich mit drei Puncten auf den Boden stützt: mit dem Tuber calcanei (Ferse) und mit den Capitula metatarsi 1. und 5. (Ballen der grossen und kleinen Zehe). Die Wölbung, welche die Schwere des Körpers abzuplatten sucht, wird hauptsächlich durch die Spannung der Bänder an der Plantarseite des Fussskelets erhalten; nur bei krankhafter Erschlaffung derselben giebt die Wölbung nach (Plattfuss). — Die Zehen dienen beim Stehen nicht zur Unterstützung des Körpers, sind jedoch auch hier für die Balancirbewegungen, namentlich aber beim Gehen von Wichtigkeit. Auch das Stehen auf den Zehen ist nur ein Balanciren auf den Capitula metatarsi mit gestrecktem Fussgelenk (i. vulgären S.), wobei der Rumpf soweit vorgebeugt wird, dass seine Schwerlinie in die Unterstützungslinie fällt.

Die im Vorstehenden erwähnten Schwerpunctslagen werden dadurch ermittelt, dass man eine Leiche, resp. den fraglichen Theil derselben, auf ein um eine Axe oder auf einer Schneide drehbares, äquilibrirtes Brett legt, und so lange verschiebt, bis Gleichgewicht eintritt; dies ist in verschiedenen Lagen der Leiche zur Drehaxe zu wiederholen (oder man lässt die Leiche gefrieren, treibt eine eiserne Axe hindurch und hängt sie mittels derselben in Lagern auf, Braune & Fischer); bei jedem Versuch liegt der Schwerpunct in der durch die Axe gehenden Verticalebene, welche auf der Körperoberfläche zu verzeichnen ist (Borelli, Gebr. Weber). Die Lage des Schwerpuncts nach vorn oder hinten bestimmt man genauer durch Versuche am Lebenden, den man steif stehend sich bis zum Falle neigen lässt (H. Meyer).

Sitzen.

Beim Sitzen ruht der Rumpf auf den beiden Tubera ischii, wie auf den Kufen eines Wiegepferdes (H. Meyer); er kann deshalb nach vorn und nach hinten schaukeln. Man unterscheidet eine vordere und eine hintere Sitzlage, je nachdem die Schwerlinie des Rumpfes vor oder hinter die Verbindungslinie der Ruhepuncte der Tubera ischii fällt. Zur Erhaltung des Gleichgewichts müssen Oberkörper oder Beine einen dritten Stützpunct gewinnen.

IV. Das Gehen und Laufen.

Die Untersuchung des Ganges geschah ursprünglich durch einfache Betrachtung Gehender; auf diese Weise konnten die Grunderscheinungen genügend festgestellt werden (Gebr. Weber). Gewisse Eigenschaften des Ganges (Schwankung um die Längsaxe) erfordern Betrachtung von oben, andere (Auf- und Niederschwankung des Rumpfes) eine einfache Graphik, indem z. B. ein an der Schulter befestigter Pinsel an einer Wand eine Spurlinie zeichnet. Vervollkommnete graphische Methoden gestatten aber die Feststellung weiterer Details (Marey). Der Ort des Aufsetzens der Flüsse und somit die Schrittlänge kann einfach durch die Spuren

im Sande, oder durch eine abfärbende Substanz an der Sohle bestimmt werden, die Zeit des Aufsetzens electromagnetisch durch einen Sohlencontact, oder durch ein in der Sohle angebrachtes Luftkissen, welches mit dem Pantographen verbunden ist; diesen und den rotirenden Cylinder kann der Gehende in der Hand tragen. Auch der Druck des aufgesetzten Fusses kann durch schwer comprimirbare Luftkissen in der Sohle, welche mit dem Pantographen verbunden sind, registrirt werden („Dynamograph", Marey).

Vollständige Bilder der Gangphasen liefert die Momentphotographie. Die einfachste Methode derselben (Marey) besteht in folgendem: Die weiss bekleidete Versuchsperson geht längs eines schwarzen Hintergrundes, dessen Bild auf der empfindlichen Bromsilber-Gelatineplatte Platz hat. In das Objectiv der Camera wird aber durch eine mit Ausschnitten versehene schnell rotirende Platte nur für eine Reihe von Momenten das Licht eingelassen. Hierdurch entsteht eine Reihe von Momentbildern, welche, wegen der Ortsveränderung des Gehenden, nebeneinander auf der Platte erscheinen. Zur Registrirung der Momente, welchen jedes Bild entspricht, wird ein auf dem Hintergrund angebrachtes Zifferblatt mit schnell rotirendem Zeiger mit photographirt; jede auf dem Bilde erscheinende Zeigerstellung entspricht einer Aufnahme; eine solche Vorrichtung sieht man in Fig. 49 oben links. Folgen, wie es für genaue Analyse nöthig ist, die Aufnahmemomente sehr rasch aufeinander, so decken sich die Bilder theilweise, und die Photographie wird schwer entwirrbar. Sie wird aber deutlicher, wenn der Gehende nur auf der einen Körperhälfte weiss, auf der anderen schwarz bekleidet ist, so dass nur die erstere Körperhälfte photographirt wird. Fig. 45 (auf p. 328) stellt die Copie einer solchen Aufnahme dar. Noch mehr lassen sich die phasischen Momentbilder häufen, wenn man die ganze Person schwarz bekleidet, und nur die Linien des Skelets, auf welche es hauptsächlich ankommt, auf der dem Apparate zugewandten Körperhälfte mit weissen Borten markirt. Eine derartige Aufnahme ist in Fig. 48 dargestellt. — Beschränkt man sich auf die Trajectorie einzelner Puncte des Körpers, so genügt es, diese weiss zu bezeichnen (oder durch eine Glühlampe zu markiren, Soret) und in einem dunkeln Raume ohne weitere Vorrichtung auf die Camera wirken zu lassen. Mit zwei Apparaten kann man auch eine stereoscopische Aufnahme der Trajectorie im Raume gewinnen.

Ein anderes, vollkommeneres, aber kostspieligeres Verfahren (Muybridge, Anschütz) besteht darin, parallel der Bahn so viel Camera's aufzustellen, wie Phasen aufgenommen werden sollen, und deren Momentverschlüsse durch den Gehenden selbst successive auslösen zu lassen (electrisch oder durch Zerreissung von Fäden).

Das Vorwärtsgehen besteht darin, dass das Becken und mit ihm der Rumpf rhythmisch abwechselnd durch eins der beiden Beine (das active) gestützt und eine Strecke weit eine — Schrittlänge — vorwärts geschoben wird, während das andere (passive) Bein nur an ihm hängt. Im Beginne eines Schrittes ist das während desselben active Bein leicht gebeugt und senkrecht gestellt, und bildet eine Cathete eines rechtwinkligen Dreiecks, dessen Hypotenuse von dem nach hinten vollkommen ausgestreckten und nur mit der Zehenspitze den Boden berührenden passiven Bein gebildet wird, und dessen andere

Cathete die Verbindungslinie beider Füsse am Boden darstellt. Das active Bein geht nun, das Becken vorschiebend, aus seiner senkrechten Cathetenstellung in eine schräg nach vorn gerichtete Hypotenusenstellung über, wobei es sich, da das Becken in horizontaler Richtung vorgeschoben werden soll, entsprechend verlängern muss. Dies geschieht dadurch, dass sich das (im Anfang leicht gebeugte) Bein in allen seinen Gelenken vollkommen streckt; die Streckung im Fussgelenk (vulgär) bedingt eine Ablösung der Ferse vom Boden, wodurch der Stützpunct auf die Capitula metatarsi übergeht; auch diese aber werden zuletzt vom Boden erhoben, so dass das Bein nur noch mit der Spitze der grossen Zehe den Boden berührt; der Fuss wird also wie eine aufgehobene Kette vom Boden abgewickelt. Jetzt hat das active Bein gegen den Rumpf dieselbe Stellung, welche im Anfang das passive hatte. — Dieses letztere, welches soeben beim vorhergehenden Schritte als actives fungirt, also dieselbe Bewegung durchlaufen hatte, verlässt im Beginn des Schrittes den Boden und macht um seinen Aufhängepunct am Becken eine Pendelschwingung nach vorn (Gebr. Weber), durch welche sein Fuss um eben so weit vor den activen gebracht wird, als er im Beginn des Schrittes hinter demselben stand, d. h. eine Schrittlänge; er wird jetzt niedergesetzt und steht, da unterdess die Vorschiebung des Beckens durch das active Bein vollendet ist, senkrecht unter diesem, wie im Anfang des Schrittes der active Fuss. Während der Pendelschwingung hat sich das Bein wieder flectirt,

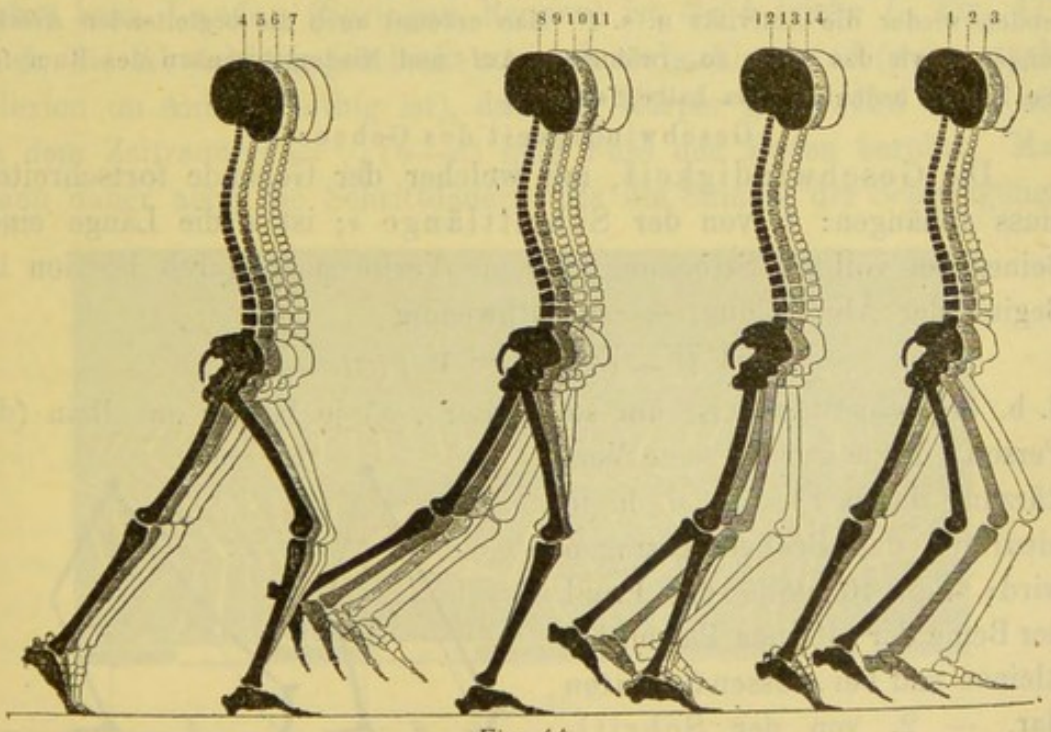


Fig. 44.

wodurch zugleich das Streifen des Fussbodens verhindert wurde. Beide Beine stehen nun, jedoch mit vertauschten Rollen, genau wie im Anfang des Schrittes, und es beginnt ein neuer Schritt; das ganze Dreieck ist um eine Schrittlänge vorgeschoben, der active Fuss ist stehen geblieben, der passive um zwei Schrittlängen vorgependelt.

Fig. 44 stellt, nach Gebr. Weber, 14 auf einander folgende Stellungen des Körpers während eines Schrittes dar, der Deutlichkeit halber in vier Gruppen vertheilt. Die Gruppe 4 bis 7 giebt die Stellungen, bei welchen beide Füsse den Boden berühren. In 8 hat das abgewickelte passive Bein den Boden verlassen, macht in 8 bis 14 seine Pendelschwingung, welche sich in 1 bis 3 vollendet; in 12 oder 13 etwa ist es vor dem activen Bein vorübergegangen, und ist in 14, 1, 2, 3 vor demselben; in 4 ist es niedergesetzt, und beginnt etwa in 7 activ zu werden. Weit sprechender ist die Marey'sche Photographie Fig. 45, welche die rechte Körperhälfte (s. p. 326) bei langsamem Gehen darstellt. Sie umfasst 4 Schritte; die

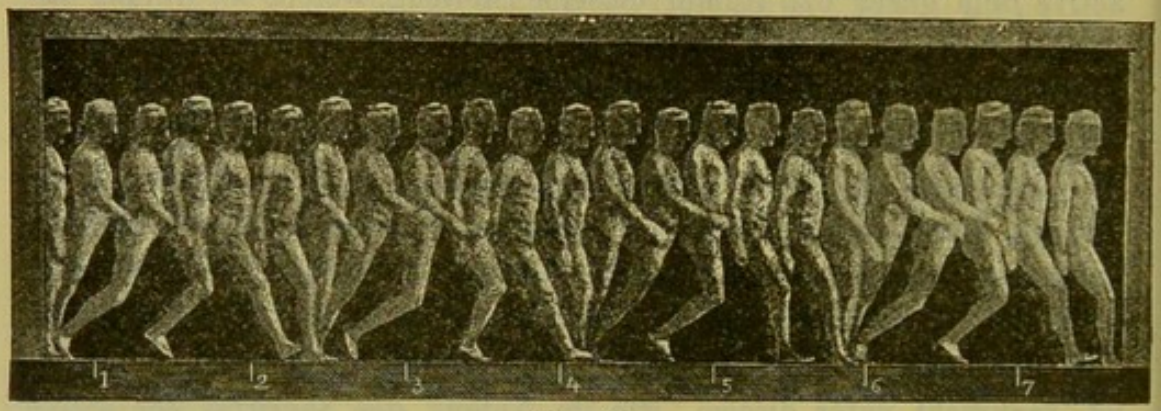


Fig. 45.

ersten 3 Bilder zeigen die Activität, die beiden nächsten das Pendeln, die 3 folgenden wieder die Activität u. s. f Man erkennt auch die begleitenden Armbegungen, sowie das unten zu erwähnende Auf- und Niederschwanken des Rumpfes. Die Zahlen bedeuten etwa halbe Secunden.

Geschwindigkeit des Gehens.

Die Geschwindigkeit, mit welcher der Gehende fortschreitet, muss abhängen: 1. von der Schrittlänge s; ist l die Länge eines Beines bei völliger Streckung, f seine Verkürzung durch Flexion im Beginn der Abwicklung, so ist nothwendig

$$s = \sqrt{l^2 - (l-f)^2} = \sqrt{f(2l-f)},$$

d. h. die Schrittlänge ist um so grösser , a) je länger das Bein (die Person), b) je grösser seine Verkürzung durch Flexion, d. h. je niedriger das Becken getragen wird; Fig. 46 stellt das Profil der Beine der gleichen Person bei kleinen und bei grossen Schritten dar. — 2. von der Schritt-

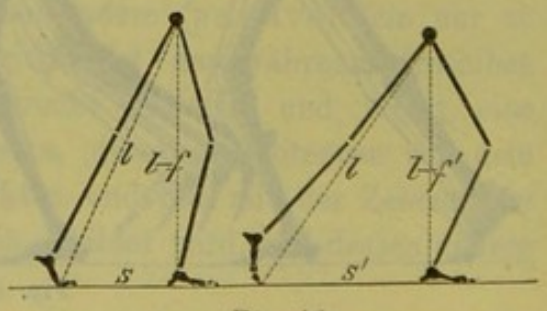


Fig. 46.

dauer t. Für ein einzelnes Bein setzt sich die ganze Periode, d. h. die Dauer zweier Schritte, zusammen aus der Zeit der Abwicklung a und der Zeit der Pendelschwingung b, es ist also

$$t = {}^1/_2\,(a + b);$$

der Schritt erfordert also um so weniger Zeit, a) je rascher die Abwicklung geschieht, was von der Willkür abhängt, b) je kürzer die Pendelschwingungsdauer, d. h. je kürzer das Bein (die Person); kleine Personen machen also rasche, aber kurze Schritte. Bei gewöhnlichem schnellen Gange ist $a = b$, also $t = a = b$, die Schrittdauer also gleich der Schwingungsdauer; dies wird durch die Curven r und l (für rechtes und linkes Bein) in A, Fig. 47, dargestellt; die graden Linien stellen die Zeit der Abwicklung oder Bodenberührung, die Bogen die Zeit der Schwingung dar. Bei langsamem Gange (B, Fig. 47) ist dagegen $a > b$, in Folge dessen existirt bei jedem Schritte ein Zeitraum $c = {}^1/_2\,(a - b)$, in welchem beide Füsse den Boden berühren. Umgekehrt beim Laufen (Springen, Rennen) ist $a < b$ (siehe C, Fig. 47), d. h. die Abwicklung geschieht so rasch und schleudernd (wozu starke Flexion im Anfang nöthig ist), dass der Körper geworfen wird, und in dem Zeitraum $c = {}^1/_2\,(b - a)$ kein Fuss den Boden berührt. Man kann daher auch die Schrittdauer t als die Summe der Schwingungs-

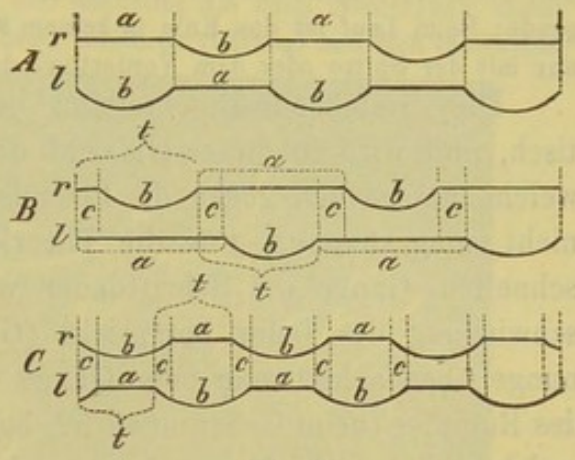


Fig. 47.

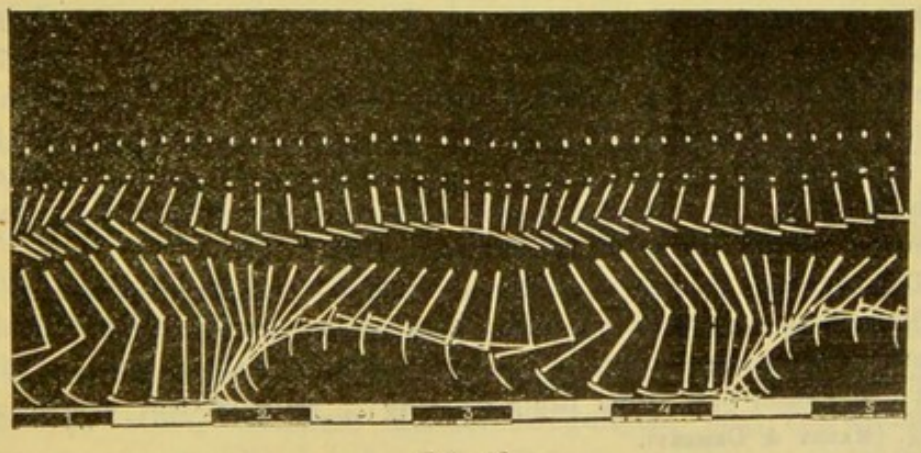


Fig. 48.

dauer b und der Zeit $c = {}^1/_2\ (a-b)$, in welcher beide Füsse den Boden berühren, definiren; diese Zeit wird bei schnellem Gang 0, beim Lauf negativ. Der Werth $t = b + c$ ist derselbe wie oben, denn $b + {}^1/_2\ (a-b) = {}^1/_2\ (a+b)$. Die Ganggeschwindigkeit ergiebt sich also zu

$$v = \frac{s}{t} = \frac{\sqrt{f\,(2l-f)}}{{}^1/_2\,(a+b)}$$

Fig. 48 ist eine Marey'sche Skelet-Photographie eines Laufenden, in der p. 326 besprochenen Weise gewonnen. Die Zeiteintheilung stellt je ${}^1/_{15}$ Secunde dar. Weitere Characteristica des Laufes ausser den schon erwähnten sind folgende: Beim Lauf ist das Knie in keinem Moment gestreckt, und der Fuss berührt nur mit der Spitze oder dem Vordertheil den Boden; s. auch unten.

Die vorstehende Beschreibung des Ganges ist wesentlich schematisch, und wird in dieser Hinsicht durch die verschiedenen Einwände, welche namentlich gegen die Pendelschwingung erhoben worden sind, nicht umgestossen. Für die Theorie spricht namentlich, dass bei schnellem Gange die Schrittdauer wirklich der Dauer einer Pendelschwingung des Beins entspricht (Gebr. Weber). Als Nebenerscheinungen beobachtet man beim Gange ein leichtes Auf- und Niedergehen des Rumpfes (beim Gehen etwa 32, beim Laufen 21 mm., Gebr. Weber), welcher also nicht streng horizontal vorgeschoben wird; ferner eine leichte Schwankung desselben um die Längsaxe (aus der Vogelperspective erkennbar); Mitbewegungen der oberen Extremität u. dgl. m. Der Rumpf ist nach vorn geneigt, um so stärker je schneller der Gang.

Als Beispiele der absoluten Zeit- und Raumwerthe mögen hier einige äusserste und mittlere aus den zahlreichen Messungen der Gebr. Weber herausgegriffen werden.

Gehen.			Laufen.		
Schrittdauer	Schrittlänge	Geschwindigkeit	Schrittdauer	Schrittlänge	Geschwindigkeit
0,335 sec.	0,851 m.	2,397 m.	0,247 sec.	1,753 m.	6,66 m.
0,630 „	0,658 „	1,044 „	0,326 „	0,934 „	2,862 „
1,050 „	0,398 „	0,379 „	0,301 „	0,315 „	1,047 „

Bei schnellerer Schrittfolge werden die Schritte also zugleich länger. Nach Marey gilt dies nicht mehr, wenn die Schrittzahl 150 p. min. übersteigt, also die Schrittdauer unter 0,4 sec. sinkt; die Geschwindigkeit nimmt bei mehr als 160 Schritten p. min. sogar ab. Beim Laufen nimmt sie dagegen mit der Schrittzahl beständig zu, und nähert sich einem Grenzwerth von 10 m.

Die erwähnte Drehung des Rumpfes um die Längsaxe beträgt am Becken etwa 9°, und zwar geht die passive Seite voran; das Maximum fällt in den Moment, wo beide Füsse aufruhen. An den Schultern ist die Rotation entgegengesetzt und grösser (12°, beim Laufe sogar 45°); sie entspricht also der Armbewegung. (Marey & Demeny).

Die beim Gehen geleistete Arbeit konnte bisher nur sehr ungenügend ge-

schätzt werden, weil alle zu Grunde gelegten theoretischen Betrachtungen anfechtbar sind. Beim langsamen Gehen soll die Arbeit pro Schritt etwa 9, beim schnellsten Lauf 24 Kgrm.-Mtr. betragen (Marey & Demeny).

Unter Springen versteht man eine schnellende Streckung eines oder beider Beine nach starker Beugung, wodurch der Rumpf in die Höhe geworfen und eine Strecke weit, z. B. über einen Graben, ein Seil, fortgeschleudert wird. Die Mannigfaltigkeit dieser Bewegungsform ist, ihrem verschiedenen Zweck entsprechend, weit grösser als die des Ganges.

Fig. 49 ist die Phasenaufnahme eines Sprunges über ein schlaffes Seil Beim Anlauf ist die Vorwärtsbewegung viel schneller als beim Niedergang, daher die Bilder bei ersterem weit abstehend, beim letzteren gedrängt und sich theilweise-

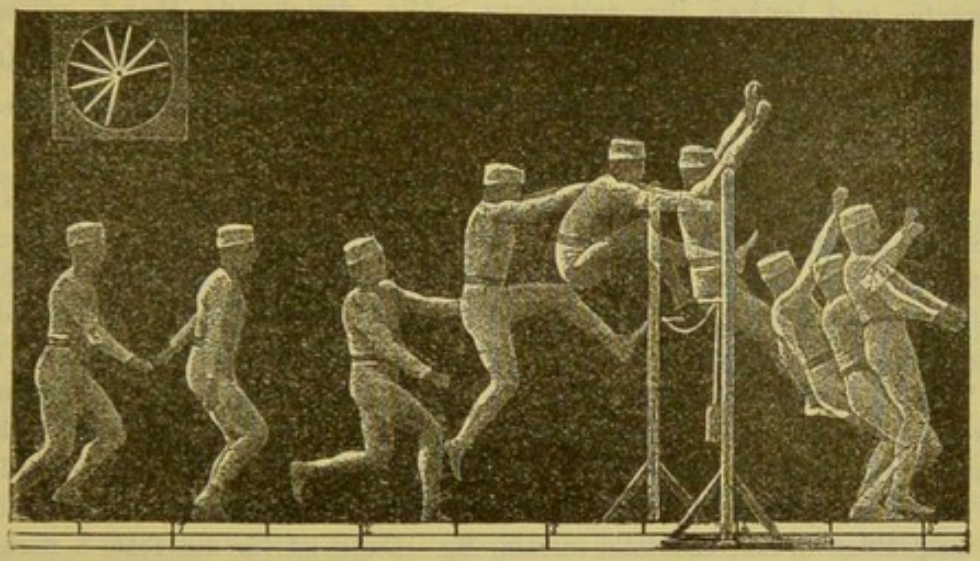


Fig. 49.

deckend; die Aufnahmen sind nämlich, wie der mitphotographirte Zeiger aufweist (vgl. p. 326), in genau gleichen Intervallen gemacht. In dem Augenblick der höchsten Elevation werden die Arme nach oben gestreckt, und dadurch dem Schwerpunct eine nach oben gerichtete, dem Fall entgegengesetzte Bewegung ertheilt, durch welche der Fall gemildert wird.

Auf den Gang der Vierfüsser kann hier nicht eingegangen werden.

V. Das Schwimmen.

Das wahre Schwimmen an der Oberfläche des Wassers, für Lufthmer die einzige länger aushaltbare Form, ist in der Regel kein einfach hydrostatisches Schwimmen, da das specifische Gewicht des Körpers grösser ist als das des Wassers, und auch der Gasgehalt der Lungen und des Darmes das mittlere specifische Gewicht des Gesammtkörpers nicht unter das des Wassers bringen; es findet daher ein langsames Sinken statt, welchem Muskelbewegungen, sog. Schwimmbewegungen, entgegenzuwirken haben. Das Schwimmen ist um so leichter:

1) je grösser der oben angegebene Gasgehalt, also in Inspirationsstellung erleichtert; Leichen steigen durch Fäulnissgase an die Oberfläche; die Brust steht beim Schwimmen höher als der Hinterkörper; Vögel schwimmen wegen ihrer Luftsäcke ohne Weiteres, dazu kommt noch die im Gefieder gefangene Luft; 2) je fettreicher der Körper; 3) je schwerer das Wasser; im Meerwasser und namentlich im Wasser sehr salzreicher Steppenseen (todtes Meer) ist das Schwimmen begünstigt.

Die angegebenen Schwimmbewegungen sind wesentlich solche, welche durch einen Flächendruck nach unten gegen den Widerstand des Wassers den Körper heben, und so das Sinken rhythmisch compensiren. Aehnliche Flächendrücke nach hinten treiben den Körper vorwärts, und lenken ihn seitwärts. Die drückende Hand muss in die Ausgangsstellung entweder langsamer oder in widerstandsfreier Haltung (schneidend) zurückkehren, damit die beiden Bewegungen sich nicht in ihrer Wirkung aufheben.

Uneigentlich wird auch die Bewegung der Fische innerhalb des Wassers als Schwimmen bezeichnet. Auch der Fisch würde wegen seines specifischen Gewichtes zu Boden sinken, wenn er nicht durch den Gasgehalt der Schwimmblase gehoben würde. Ueber die Wirkung der letzteren sind vielfach irrthümliche Ansichten geäussert worden; sie ergiebt sich aus folgender Betrachtung. Es sei U das Volum des massiven Fischkörpers, s dessen spec. Gewicht, V das Volum der Schwimmblasenluft beim atmosphärischen Druck (B mm. Hg), v das wirkliche Volum, h der Abstand des Fisches von der Oberfläche in Metern und a der Druck von 1 m. Wasser (73,5 mm. Hg), endlich p ein von der Musculatur auf die Blasenluft ausgeübter Druck, ebenfalls in mm. Hg. Dann ist für die Tiefe h nach dem Mariotte'schen Gesetz:

$$v = \frac{BV}{B+p+ah},$$

ferner ist das Gewicht des Fisches, wenn man von dem der Blasenluft absieht, $= Us$, das Volum des Fisches mit Blase $U+v$, also das spec. Gewicht des ganzen Thieres

$$\sigma = \frac{Us}{U+v}.$$

Es findet also Gleichgewicht statt, wenn letzterer Ausdruck $= 1$ ist, d. h. in der Tiefe

$$h' = \frac{1}{a}\left(\frac{BV}{U(s-1)} - B - p\right).$$

Der Fisch würde also in um so grösserer Tiefe im Gleichgewicht sein, je mehr Luft seine Blase enthält im Vergleich zu seiner Körpergrösse, ferner je höher der Barometerstand (ausser für sehr kleine V), endlich je geringer die musculäre Compression der Blase. Aber dieser Gleichgewichtszustand ist nur ein labiler, ebenso wie der des Schwimmers eines Cartesianischen Tauchers (Liebreich); denn für stabiles Gleichgewicht müsste, wenn h etwas grösser wird als h', Auftrieb eintreten; es wird aber im Gegentheil dann das spec. Gewicht $\sigma > 1$; der Fisch sinkt also bis an den Grund, und umgekehrt steigt er bis an die Oberfläche, sowie er ein Minimum höher kommt als die labile Gleichgewichtslage.

Trotzdem wird sich der Fisch in einem bestimmten Niveau halten können, wenn er seine Muskeln periodisch wirken lässt, so ass p um einen gewissen Mittelwerth oscillirt; je höher dieser Mittelwerth, um so kleiner wird h', d. h. um so höher schwebt der Fisch. Dass beständig ein Muskeldruck vorhanden ist, geht daraus hervor, dass todte Fische, und solche, denen man die Blase herausgenommen und aussen festgebunden hat, an die Oberfläche kommen. Da aber die disponible Muskelkraft eine Grenze hat (bei vielen Fischen sind überhaupt keine direct auf die Blase wirkenden Muskeln vorhanden), und der Gasgehalt der Blase ein bestimmter ist, so wird jeder Fisch auf einen bestimmten Tiefenbereich angewiesen sein. Tiefseefische werden mehr Gas enthalten müssen, als Hochseefische; werden erstere gewaltsam an die Oberfläche gezogen, so langen sie meist mit geplatzter Blase an. Eine dauernde Anpassung an geringere oder grössere Tiefen kann durch Verminderung resp. Vermehrung des Gasgehalts der Blase erfolgen, erstere durch Entleerung (wo ein Schlundcanal vorhanden ist) oder Resorption, letztere durch Secretion. — Lage und Luftgehalt der Schwimmblase beeinflussen auch die Lage des Schwerpunctes, also die Stellung des Fischkörpers (Chabry); doch ist die Ansicht dass der Fisch durch active Verdrängung von Luft aus einer Abtheilung der Blase in die andere seine Stellung ändere, durch directe Druckregistrirung mittels ein geführter Trocarts widerlegt (Charbonnel-Salle).

Die Fortbewegung des Fisches unter Wasser geschieht durch Beugung und Streckung des Rumpfes, besonders des Schwanzes, unter Beihülfe der Flossen. Plötzliche Streckung des Schwanzes treibt das Thier vorwärts; die seitliche Componente wird durch abwechselnde Streckung von beiden Seiten her compensirt. Auch hier muss die Bewegung mit geringerer Geschwindigkeit oder in anderer Haltung geschehen als die Streckung (vgl. p. 332).

VI. Das Fliegen.

Die Bewegung in der Luft ist derjenigen im Wasser insofern analog, als der Körper beständig die Tendenz zum Sinken hat, welcher durch reactive Bewegungen der Flügel entgegengewirkt werden muss. Diese bestehen in raschem Drucke der Flügelfläche nach unten, während das Zurückkehren nach oben in widerstandsfreierer Haltung erfolgt. Der speciellere Modus der Bewegung, welcher noch wenig erforscht ist, sowie die Art des Steuerns in der Luft, kann hier nicht erörtert werden. Der Vogel ist ausser durch die Grösse der Flügel und die enorme Brustmusculatur, welche durch den Brustbeinkamm eine sehr vergrösserte Ansatzfläche gewinnt, auch durch die mit den Lungen communicirenden Luftsäcke und den Luftgehalt der Knochen für das Fliegen organisirt, indem dadurch das Volumen, dessen Widerstand das Fallen erschwert, ohne Vermehrung der Masse vergrössert ist.

Auch für das Studium der Flugbewegung wird die Momentphotographie mit Vortheil verwendet (Marey). Da aber der helle Himmel das p. 326 besprochene Verfahren verbietet, so wird eine Camera auf den Vogel gerichtet, welche eine schnell rotirende photographische Platte enthält; diese geht mit ihrer peripherischen Zone am Objectiv vorbei, und wird in kurzen Intervallen festgehalten, wäh-

rend gleichzeitig eine andere mit Ausschnitten versehene Platte dem Lichte auf einen Moment (von $^1/_{700}$—$^1/_{1200}$ sec.) Zutritt gestattet; so entsteht an der Peripherie der Scheibe eine Reihe von Momentbildern. Der Apparat hat die Gestalt einer Flinte.

Ueber die centrale Innervation der Locomotionsbewegungen s. unter Centralorgane.

Neuntes Capitel.

Die Stimme und Sprache.

Der durch den Kehlkopf und die Rachen-, Mund- und Nasenhöhle streichende Exspirationsluftstrom, ausnahmsweise auch der Inspirationsstrom, wird benutzt, um Theile dieser Organe in Schwingungen zu versetzen und dadurch Klänge und Geräusche hervorzubringen; erstere bezeichnet man als Stimme, beide, sobald sie als Zeichen zum Zwecke der Verständigung benutzt werden, als Sprache.

Geschichtliches. Schon Galen weiss, dass die Stimme durch Anblasen der Stimmritze entsteht. Nach Haller's Darstellung scheint Dodart 1700 der Erste gewesen zu sein, welcher erkannte, dass die Höhe des Stimmtons hauptsächlich von der Spannung der Stimmbänder abhängt. Ferrein zeigte 1741, dass die Weite der Stimmritze keinen Einfluss auf die Tonhöhe hat; er lehrte zuerst ausgeschnittene Kehlköpfe künstlich anblasen. Die erste genaue Herleitung des Stimmklanges aus der Physik der membranösen Zungenpfeifen lieferte Joh. Müller 1839 auf Grund der acustischen Untersuchungen von Chladni, Biot, Savart, W. Weber und Wallis. Einen weiteren Fortschritt führte die Erfindung und Vervollkommnung des Kehlkopfspiegels durch Garcia (1855) und Czermak (1860) herbei, sowie die von Helmholtz 1863 eingeführte Klanganalyse. Umfassende Darstellungen der Physiologie der Stimme lieferten ausserdem namentlich Liscovius 1814, Harless 1853 und C. L. Merkel 1857.

Die Sprache scheint zuerst von Ammann 1727 wissenschaftlich untersucht worden zu sein. van Kempelen förderte dies Gebiet 1791 namentlich durch die Construction einer Sprechmaschine. Die physicalische Analyse der Vocale wurde durch die Untersuchung der Flüsterlaute von Willis 1832 und Donders 1857 angebahnt, und von Helmholtz 1858 und 1863 auf die lauten Vocale ausgedehnt. Die Physiologie der Consonanten förderte namentlich Brücke 1858 durch die Entdeckung des Stimmantheils an den Tenues. Die Erfindung des Telephons (Graham Bell 1876) und des Phonographen (Edison 1878) vertiefte das Studium der Sprachlaute beträchtlich. Neuerdings sind die phonautographischen Methoden, d. h. das Aufschreiben der Sprachschwingungen mittels angesprochener Membranen, sehr vervollkommnet werden, namentlich mit Hilfe der Photographie (Phonophotographie).

I. Die Stimme.

1. Klänge und Töne im Allgemeinen.

Als Klang bezeichnet man (Helmholtz) jede Gehörempfindung,

welche durch regelmässige periodische Schwingungen hervorgebracht wird. Sind die Luftschwingungen einfach pendelartig, so wird der Klang zum Ton. Jede complicirte regelmässige Schwingung lässt sich aber nach einem bekannten mathematischen Lehrsatz in eine Summe einfach pendelartiger Schwingungen zerlegen, deren Schwingungszahlen sich wie 1 : 2 : 3 u. s. w. verhalten (Fourier). Diese Zerlegung kann jedoch nicht bloss mathematisch, sondern auf gleich zu beschreibende Weise auch gewissermassen mechanisch geschehen. Es lässt sich also jeder Klang auffassen als eine Summe von Tönen, deren Schwingungszahlen sich wie 1 : 2 : 3 u. s. w. verhalten (Partialtöne des Klanges). Den tiefsten dieser Töne nennt man den Grundton des Klanges, die folgenden dessen harmonische Obertöne. Die letzteren sind der Reihe nach (Schwingungszahl des Grundtons = n): die Octave (2n), deren Quinte oder die Duodecime (3n), die 2. Octave (4n), deren grosse Terz (5n) und Quinte (6n) etc. Die Anzahl der Partialtöne und die relative Stärke der einzelnen ist bei verschiedenen Klängen, z.B. bei denjenigen verschiedener Instrumente, äusserst verschieden; oft fehlen einzelne Partialtöne aus der Reihe ganz. Tritt ein Ton, z. B. c, in verschiedenen Klängen als Grundton auf, so bezeichnet man dies auch wohl dadurch, dass man c mit verschiedener Klangfarbe (Timbre) gehört habe; der verschiedenen Klangfarbe entspricht also ein verschiedener zeitlicher Verlauf der Schwingung bei gegebener Periodendauer.

Wenn ein materieller Punct pendelartig um eine Gleichgewichtslage schwingt, so ist sein Abstand y von dieser Gleichgewichtslage zur Zeit t:

$$y = a . \sin 2\pi \frac{t}{T} . \qquad (1)$$

Der Werth von y schwankt periodisch zwischen den Grössen $+a$ und $-a$; a ist also die Amplitude der Schwingung. T ist die Zeit, nach deren Verlauf y immer wieder den gleichen Werth erreicht, also die Dauer einer vollständigen Periode (Hin- und Herschwingung).

Ist ferner y eine beliebige Function von t, so lässt sich nach Fourier's Lehrsatz die Function innerhalb der Grenzen von $-\frac{1}{2}T$ bis $+\frac{1}{2}T$ in eine aus periodischen Functionen zusammengesetzte Reihe entwickeln, und wenn das begrenzte Stück sich stets wiederholt, die Function also periodisch ist, so gilt die Reihe für den ganzen Verlauf; sie lautet:

$$\begin{aligned} y = A_0 &+ a_1 \cos 2\pi . \frac{t}{T} + a_2 \cos 2\pi . 2 \frac{t}{T} + a_3 \cos 2\pi . 3 \frac{t}{T} + \ldots \\ &+ b_1 \sin 2\pi . \frac{t}{T} + b_2 \sin 2\pi . 2 \frac{t}{T} + b_3 \sin 2\pi . 3 \frac{t}{T} + \ldots \end{aligned} \qquad (2)$$

Hierin lassen sich je zwei unter einander stehende Glieder zu einem einzigen vereinigen, wenn man setzt:

$$\sqrt{a_1^2 + b_1^2} = A_1, \quad \sqrt{a_2^2 + b_2^2} = A_2 \text{ u. s. w.}$$

und $$arc\ tg \frac{b_1}{a_1} = c_1, \quad arc\ tg \frac{b_2}{a_2} = c_2 \text{ u. s. w.}$$

Man erhält dann:

$$y = A_0 + A_1 \sin\left(2\pi.\frac{t}{T} + c_1\right) + A_2 \sin\left(2\pi.\,2\,\frac{t}{T} + c_2\right) + A_3 \sin\left(2\pi.3\frac{t}{T} + c_3\right) + \ldots \quad (3)$$

y stellt sich also dar als eine Summe von Gliedern, deren jedes eine pendelartige Schwingung bedeutet, die Schwingungszahlen (s. unten) sind:

$$n,\ 2\,n,\ 3n \text{ u. s. w.}$$

Die Coëfficienten A_1, A_2, A_3 ... sind die Amplituden der einzelnen Schwingungen Die Grössen c_1, c_2, c_3 ... bedeuten, dass die einzelnen Glieder für $t = 0$ nicht Null werden, sondern zu einer anderen Zeit (nämlich zur Zeit $t = -\frac{c_1 T}{2\pi}$ u. s. f.): d. h. die Schwingungen beginnen nicht mit gleicher, sondern mit verschiedenen Phasen, und die Grössen c_1, c_2 ... geben diese Phasenverschiedenheit an. Ist die Function $y = F(t)$ gegeben, so lassen sich jedesmal die Grössen A und c durch Rechnung finden. Dasselbe ist der Fall, wenn der Verlauf von y durch eine empirisch (z. B. phonautographisch, s. unten) gewonnene Curve dargestellt und eine genügende Anzahl von Ordinaten derselben gemessen sind.

Ist T der n te Theil einer Secunde, also $n = 1/T$ die Schwingungszahl, so lässt sich die Gleichung (1) auch schreiben:

$$y = a.\ \sin 2\,\pi\,nt,$$

und entsprechend ebenso die übrigen Gleichungen.

Die Zerlegung eines Klanges in seine Partialtöne geschieht am einfachsten durch Mittönen oder Resonanz (Helmholtz). Durch einen einfachen Ton werden fast ausschliesslich die Körper in Mitschwingung versetzt, welche dieselbe Schwingungszahl haben; durch einen Klang aber alle diejenigen, deren eigene Schwingungszahl mit der eines seiner Partialtöne übereinstimmt, und zwar genau in dem Intensitätsverhältniss, welches den einzelnen Partialtönen bei der Zerlegung des Klanges nach der Fourier'schen Reihe zukommt. Hat man also eine Reihe von leicht mittönenden Körpern (Resonatoren), deren Eigentöne den einzelnen Partialtönen des Klanges entsprechen, so werden dieselben in dem Verhältniss der Partialton-Intensitäten mittönen. Als Resonatoren benutzt man meist mit zwei Oeffnungen versehene Glas- oder Blechkugeln, oder Trichter, deren eine Oeffnung in den Gehörgang passt. Sowie in einem Klange der Eigenton des Resonators als Partialton vorkommt, so wird dieser laut gehört, während alle übrigen Töne unhörbar bleiben (das andere Ohr wird verstopft). Wird der Resonator mit einer eine Flamme speisenden Gasleitung so verbunden, dass er nur durch eine feine Membran von ihr getrennt ist, so kann man seine Schwingungen durch die Flamme sichtbar machen, indem man dieselbe mit einem rotirenden Spiegel betrachtet (König).

Eine andre Art der Zerlegung beruht auf der phonautographischen Aufzeichnung der Klangcurve und Analyse der letzteren in der schon angedeuteten Weise.

Unter Phonautographie versteht man die Aufzeichnung des Schalls mittels einer durch ihn bewegten Membran oder dünnen Platte, welche mit einem Schreibstift oder Schreibhebel verbunden ist. Behufs treuer Wiedergabe muss die Membran dem Schall genau folgen, d. h. geringe Masse und starke Dämpfung haben; am besten ist dies zu erreichen, wenn die Excursionen sehr klein sind; die Aufzeichnungen sind dann entweder microscopisch (Hensen's Sprachzeichner), oder es muss ein gewichtsloser Schreibhebel verwendet werden, am besten ein Lichtstrahl, welcher von einem an der Membran befestigten Spiegelchen reflectirt wird und auf photographisches Papier fällt (Phonophotographie, Hermann). Ueber die zur unmittelbaren Reproduction des Schalles geeignete Phonographie s. unten sub II.

Ebenso wie man auf diese Weise die Klänge analysiren kann, kann man sie auch umgekehrt aus einfachen Tönen zusammensetzen. Methoden, völlig einfache Töne darzustellen und zu combiniren, s. unter Sprache.

Auch der Schall des Kehlkopfes und der ihm analogen Zungenpfeifen sind Klänge, in denen der Grundton bedeutend überwiegt, aber die harmonischen Obertöne meist bis zum 6. oder 8. durch die Analyse nachweisbar sind.

2. Die Klänge der Zungen und Zungenpfeifen.

Unter Zungen im acustischen Sinne versteht man elastische Platten, welche in einer Oeffnung so angebracht sind, dass ein durch die Spalten an den Rändern der Platte geblasener Luftstrom sie in Schwingungen versetzt, etwa wie ein Fiedelbogen die Saite; da die Schwingungen zugleich dem Luftstrom eine periodische Verstärkung und Schwächung ertheilen, indem sie die Spalten weiter und enger machen, so ist der Klang weit stärker, als wenn die Zunge allein auf irgend eine Weise in Schwingungen versetzt wird. Starre, metallene oder hölzerne Zungen besitzen die Kindertrompete, die Maultrommel, das Harmonium, die Zungenpfeifen der Orgel, die Clarinette, Oboe, das Fagott; membranöse Zungen der Kehlkopf in den Stimmbändern, und die Blechinstrumente (Trompete, Horn etc.) in den Lippen des Blasenden. Künstlich kann man eine membranöse Zunge sich herstellen, indem man über das Ende eines Holz- oder Papprohrs zwei Kautschukblätter so spannt, dass ihre Ebenen dachförmig zusammenlaufen, und an der Berührungsstelle eine Spalte bleibt.

Bei starren Zungen ist die Schwingungszahl

$$n = k \cdot \frac{h}{l^2} \sqrt{\frac{g\,E}{s}},$$

worin k eine Constante, h die Dicke, l die Länge, s das spec. Gewicht der Platte, E ihr Elasticitätsmodulus und g die Beschleunigung des Falls. Bei membranösen Zungen befolgt dagegen annähernd die Schwingungszahl das gleiche Gesetz wie bei Saiten. Für letztere ist

$$n = \frac{1}{2l} \cdot \sqrt{\frac{g\,P}{q\,s}},$$

worin, bei sonst gleicher Bedeutung der Buchstaben, P die Spannung, in Gewicht ausgedrückt, und q den Querschnitt bezeichnet; sie ist also hier der Länge umgekehrt, der Wurzel der Spannung direct proportional. Bei membranösen Zungen hängt die Spannung P auch von der Stärke des Anblasens ab, welche demnach den Ton erhöht. Die Schwingungszahlen n sind aber nur die des tiefsten Partialtons; durch Schwingen in Knoten kommen noch höhere hinzu, deren Schwingungszahlen vielfache von n sind.

Zungenpfeifen nennen die Meisten die Verbindung einer Zunge mit einem Rohr (manche nennen jede in einem Rahmen schwingende Zunge eine Zugenpfeife); den Rohrabschnitt vor der Zunge nennt man Windrohr, den anderen Ansatzrohr. Das Ansatzrohr giebt für sich einen Ton, dessen Schwingungszahl annähernd

$$n = \frac{c}{2l}, \text{ resp. } n = \frac{c}{4l},$$

je nachdem die Pfeife offen oder gedeckt ist; hierin ist l die Rohrlänge und c die Schallgeschwindigkeit in der Luft. Die Ansatzröhren können den Zungenton durch Interferenz vertiefen, und zwar nach folgendem Gesetz (W. Weber, Willis): Das Rohr lässt den Ton unverändert, wenn es die Länge l hat, bei welcher sein Eigenton dem Zungenton gleich ist, oder wenn es $2l$, $3l$, $4l$ etc. lang ist. Ehe es aber die Länge l, $2l$, $3l$ . . . erreicht, findet jedesmal eine Vertiefung statt, welche unmittelbar vor l bis auf $^1/_2 n$, vor $2l$ nur bis $^3/_4 n$, vor $3l$ bis $^5/_6 n$ etc. geht, bei den Längen l, $2l$ etc. springt der Ton jedesmal auf die ursprüngliche Höhe zurück. Beim Kehlkopf existirt übrigens kein höhenändernder Einfluss des Ansatzrohrs, weil dasselbe zu weich und unregelmässig ist. Dagegen wirkt es auf die Klangfarbe ein.

3. Die stimmbildenden Vorrichtungen.

Die wahren Stimmbänder sind, wie ein Frontalschnitt durch den Kehlkopf lehrt (Fig. 50), zwei prismatische, sagittal gestellte Massen aa, welche zwischen ihren inneren scharfen Kanten eine Spalte, die Stimmritze, frei lassen; die innere Kante ist rein ligamentös und der eigentlich schwingende Theil. Die Stimmbänder sind vorn dicht

neben einander an der hinteren Fläche des Schildknorpels befestigt; dieser Insertionspunct kann, vermöge der Drehbarkeit des Schildknorpels um eine frontale, durch seine Gelenke am Ringknorpel gehende Axe, einen Bogen beschreiben, welcher von hinten (und oben) nach vorn und etwas nach unten geht; die Stimmbänder werden dadurch gespannt und entspannt. Die hinteren Insertionspuncte beider Stimmbänder sind getrennt, jeder am Proc. vocalis eines Giessbeckenknorpels; sie können der Hauptsache nach eine Bewegung von innen nach aussen ausführen; hierdurch kann die Stimmritze bis zum Schluss verengt, und umgekehrt weit geöffnet werden, und zwar, da die vorderen Insertionspuncte stets vereinigt bleiben, in Gestalt eines nach hinten offenen Winkels.

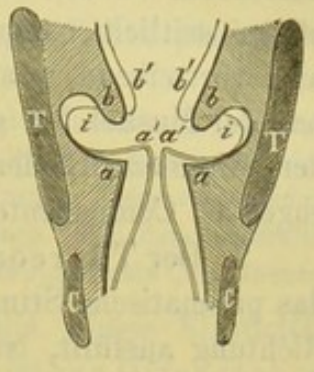


Fig. 50.

T Durchschnitt des Schildknorpels, C desgl. des Ringknorpels, a wahres, b falsches Stimmband i in Ruhestellung a' b' dieselben in Intonationsstellung, i Morgagni'sche Tasche

Die Giessbeckenknorpel (Stellknorpel", Ludwig, weil sie für die Stellung der Stimmbänder massgebend sind) sind zwei auf dem abschüssigen Theile des oberen Randes der Ringknorpelplatte aufsitzende dreiseitige Pyramiden mit nach oben gerichteter Spitze und (nach vorn convex) gekrümmter Axe. Ihre Basis, welche die Gelenkfläche besitzt, stellt annähernd ein stumpfwinkliges Dreieck (*A* in der schematischen Figur 51) dar, dessen stumpfer Winkel fast verstrichen ist; der vordere spitze Winkel *v* ist der Proc. vocalis (s. oben), der hintere *m* ist wulstig und heisst wegen der Muskelansätze Proc. muscularis. Die Gelenke sind der Hauptsache nach Charniere, deren Axen *aa'* nach hinten und oben convergiren die Charnierbewegung muss also den Proc. vocalis mit der Hebung zugleich nach aussen, mit der Senkung zugleich medianwärts bewegen. Schon die Charnierbewegung also macht Schliessung und Oeffnung der Stimmritze. Ausgiebiger aber wird dieselbe noch dadurch, dass der Giessbeckenknorpel, da seine Gelenkfläche in der Axenrichtung kürzer ist als die des Ringknorpels, längs der Axe etwas gleiten kann (also zwischen aussen unten und innen oben), und ausserdem wegen der geringen Berührungsfläche auch eine rotatorische Bewegung um seine eigene Längsaxe ausführen kann, welche den Proc. vocalis am wirksamsten ab- und adduciren muss. In Fig. 51 stellt *A'* die gleitende Verschiebung nach innen und oben), *A''* die Rotationen dar.

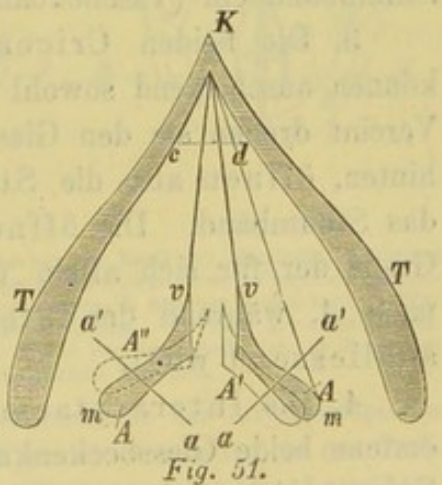


Fig. 51.

Von den Muskeln wirkt:

1. der Cricothyreoideus durch Herabziehen des Schildknorpels oder Heraufziehen des Ringknorpels (welcher der relativ feste Theil

ist, ist für das Stimmband gleichgültig; nach Martel und Hooper soll es der Schildknorpel sein) verlängernd und spannend auf die Stimmbänder. Seine schräg nach aussen aufsteigenden Fasern wirken ausserdem auf den kielförmig vorspringenden Schildknorpel des Mannes etwas seitlich comprimirend (Componente *cd* in Fig. 51) den Kiel also vortreibend, was die spannende Wirkung verstärken muss. Endlich hat der Muskel bei geöffneter Stimmritze wegen des schrägen Verlaufs der Stimmbandränder *Kv* eine gewisse adducirende (die Glottis verengende) Componente.

2. Der Thyreoarytaenoideus (auch Vocalis genannt), welcher das prismatische Stimmband fast ganz mit Muskelfasern verschiedenster Richtung ausfüllt, ist in seiner Wirkung am schwersten verständlich. Da er beide Insertionen des Stimmbandes einander nähert, so ist er vor Allem Antagonist des Cricothyreoideus und Verkürzer und Abspanner des Stimmbandes. Zugleich aber muss er das Prisma verdicken. Die Vorwärtsbewegung des Giessbeckenknorpels hat aber zugleich (p. 339) eine stimmritzenschliessende Wirkung, welche noch verstärkt wird durch die schrägen Fasern von der Richtung *Km*, welche durch Rotation schliessend wirken. Die verticalen Fasern wirken ausserdem abplattend auf das Prisma und drängen seine scharfe Kante nach innen (was der erweiternden Tendenz des Luftstroms entgegenwirken soll, Jelenffy). Ob ausserdem Partialcontractionen das Stimmband in schwingende und nicht schwingende Abtheilungen gliedern, also wie der greifende Finger beim Geigenspiel wirken können, ist unentschieden. Ein Theil der Fasern endlich strahlt in das falsche Stimmband ein (Taschenbandmuskel, Rüdinger).

3. Die beiden Cricoarytaenoidei, lateralis und posticus, können anscheinend sowohl vereinigt, wie auch antagonistisch wirken. Vereint drehen sie den Giessbeckenknorpel um seine Gelenkaxe nach hinten, öffnen also die Stimmritze und spannen zugleich etwas das Stimmband. Die öffnende Wirkung hat aber in noch höherem Grade der für sich allein wirkende posticus in Folge der Drehung nach *A*, während der lateralis allein wirkend nach *A''* dreht, also schliessend wirkt.

4. Die Interarytaenoidei (transversus und obliqui) schieben erstens beide Giessbeckenknorpel zusammen, womit Schliessung der Stimmritze und namentlich des zwischen beiden Knorpeln liegenden Raumes (der sog. „Athemritze“, obwohl das Athmen durch die geöffnete eigentliche Stimmritze geschieht), und in gewissem Grade auch

Anspannung der Stimmbänder verbunden ist. Mit den Oeffnern zusammenwirkend drehen sie die Giessbeckenknorpel nach hinten innen um ihre Längsaxe, so dass sie nur mit den hinteren inneren Kanten zusammenstossen.

Die Muskeln der Epiglottis und die äusseren Kehlkopfmuskeln können hier übergangen werden.

Hiernach wirken 1) verlängernd und spannend: Cricothyreoideus, Interarytaenoidei, 2) verkürzend und abspannend: Thyreoarytaenoideus, 3) verengernd oder schliessend: Thyreoarytaenoideus, Cricoarytaenoideus lateralis, Interarytaenoidei, 4) öffnend: Cricoarytaenoideus posticus, auch zusammen mit dem lateralis. Ferner haben alle Spanner eine schliessende, alle Oeffner eine spannende Componente.

Sind alle Muskeln erschlafft, so bewirkt die blosse Elasticität der Bänder oder die überwiegende der Oeffner mässiges Offenstehen der Stimmritze. Dies ist daher die Stellung in der Leiche. Sie lehrt, dass das einfache Offenhalten der Glottis, die Bedingung des Athmens, keine Muskelarbeit erfordert.

Im Leben lässt sich die Stimmritze mittels des Kehlkopfspiegels oder Laryngoscops beobachten. Beim ruhigen Athmen ist sie weniger weit als in der Leiche, erweitert sich aber bei vielen Individuen (20 pCt. der Fälle nach Semon) mit jeder Inspiration, und mit tiefer Inspiration ad maximum. Bei jeder Stimmgebung nähern sich die Stimmbänder bis fast zum Verschluss, und schliessen sich völlig luftdicht bei der Bauchpresse, beim Husten u. s. w.

Der Kehlkopfspiegel von Garcia besteht in einem gestielten Spiegelchen, welches (erwärmt, um das Beschlagen zu verhindern) an das Gaumensegel angedrückt wird, und mit den Axen des Kehlkopfs und der Mundhöhle Winkel von 45° bildet. Beleuchtet wird der Spiegel durch directes Sonnenlicht oder reflectirtes Lampenlicht; der Beobachter blickt im letzteren Falle durch eine Oeffnung des Reflectors. Fig. 52 und 53 stellen schematisch das laryngoscopische Bild dar, Fig. 52 bei ruhiger Einathmung und weiter Stimmritze (in der Tiefe derselben erscheinen die Knorpelringe und die Theilungsstelle der Luftröhre), Fig. 53 für Intonationsstellung. Bei tiefster Einathmung ist die Stimmritze noch weiter als in Fig. 52 und in der Mitte winklig nach aussen gezogen, so dass sie einen Rhombus bildet.

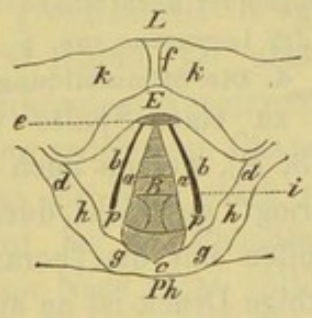


Fig. 52.

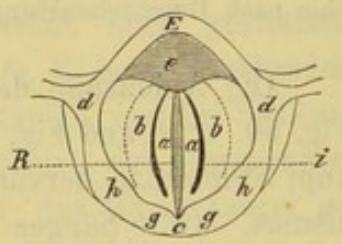


Fig. 53.

L Zungengrund, Ph Pharynx, E Rand der Epiglottis, e hintere Fläche derselben, k Sinus glosso-epiglotticus, f Frenulum epiglottidis, R Rima glottidis, a wahres, b falsches Stimmband, i Eingang in die Morgagni'sche Tasche, c d Lig. ary-epiglotticum, p Processus vocalis, g Wulst des Santorini'schen, h desgl. des Wrisberg'schen Knorpels.

Zur Beobachtung der Stimmbandschwingungen kann der Kehlkopfspiegel mit einer stroboscopischen Vorrichtung verbunden werden (Oertel, Koschlakoff). Bei ungleicher Spannung beider Stimmbänder (aus nervösen Ursachen) können alternirende Schwingungen derselben auftreten, so dass beide entgegengesetzte Phasen haben (Koschlakoff, Simanowski).

Die falschen oder oberen Stimmbänder sind anscheinend nur Befeuchtungsapparate für die wahren, können aber ebenfalls einander stark genähert werden und den Kehlkopfverschluss vervollständigen, ja selbstständig bewirken; ihr Mechanismus ist noch nicht völlig klar gestellt. Die zwischen oberen und unteren Stimmbändern liegenden, aussen nach oben umbiegenden Höhlungen, die Morgagni'schen Taschen (vgl. Fig. 50), werden meist als Resonanzräume betrachtet.

Die motorische Innervation des Kehlkopfs geschieht durch den R. laryngeus inferior (recurrens) n. vagi; den Cricothyreoideus versorgt der R. laryngeus superior. Einseitige Recurrenslähmungen (z. B. des linken durch Aneurysmen des Aortenbogens) lähmen das gleichseitige Stimmband und machen dadurch Aphonie; jedoch geht ein Theil der Fasern des Recurrens sowohl wie des Laryngeus sup. über die Mittellinie auf die gleichnamigen Muskeln der anderen Seite über (Mandelstamm, Weinzweig).

Auch der R. pharyngeus n. vagi giebt einen Zweig (R. laryngeus medius), hauptsächlich an den Cricothyreoideus, ab (Exner). Lähmung des Recurrens macht Adduction des Stimmbandes anscheinend wegen des Ueberwiegens des Cricothyreoideus (Exner & Wagner), welcher eine adducirende Componente hat (p. 340). Ueber die wechselnden Wirkungen der Recurrensreizung s. oben p. 279, über Atrophie nach Durchschneidung des Laryngeus sup. p. 284.

4. Die Stimmbildung.

Die Anblasung der zu einer Spalte verengten Stimmritze (vgl. Fig. 50, *a' a'* und Fig. 53, *R*), welche auch am ausgeschnittenen Kehlkopf Stimmtöne hervorbringt, geschieht durch den Exspirationsmechanismus. Gute Sänger sollen nur die Thoraxexspiration wirken lassen (Piltan). Der hierzu nöthige Druck ist an ausgeschnittenen Kehlköpfen je nach der Intensität der Töne zu 13—135 mm. Wasser bestimmt worden (J. Müller). Bei Menschen mit Luftröhrenfistel, an welche ein Manometer angesetzt wurde, betrug er 140—200 mm. Wasser (Cagniard-Latour, Grützner), stieg aber bei lautem Rufen bis fast 1 m. Bei höheren Tönen ist er cet. par. stärker als bei tieferen. Wird ein Ton von piano auf forte getrieben, so muss zur Compensation der durch das stärkere Anblasen bewirkten Erhöhung (p. 338) eine vertiefende Wirkung der Kehlkopfmuskeln eintreten; die höchsten Töne können, wenigstens mit der Bruststimme, nur forte angegeben werden.

Als hauptsächlichste, durch Länge und Spannung der Stimmbänder abstimmende Muskeln müssen der Cricothyreoideus und der Thyreoarytaenoideus (Vocalis) betrachtet werden. Die Epiglottis pflegt sich bei tiefen Tönen zu senken und bei hohen zu heben; jedoch hat sie wahrscheinlich keine die Höhe bedingende Bedeutung, sondern ihre Stellung ist nur von Einfluss auf die Klangfarbe (Walton); dasselbe gilt von den Stellungen der oberen Stimmbänder.

Bei Singen hebt sich der Kehlkopf um so mehr, je höher die Töne sind; diese durch die äusseren Kehlkopfmuskeln bewirkte Einstellung ist wahrscheinlich ebenfalls ein lediglich im Interesse günstigster Resonanz erfolgender Vorgang.

5. Der Klang und die Register der Stimme.

Schon oben ist bemerkt, dass das Ansatzrohr des Kehlkopfes, bestehend aus Vestibulum laryngis, Cavum pharyngonasale, Mund- und Nasenhöhle mit ihren Anhängen, auf die Höhe des Stimmtons keinen Einfluss hat (J. Müller). Dagegen modificirt es durch die Zusammensetzung seiner Eigentöne mit dem Stimmklang, oder, was auf das Gleiche hinauskommt, durch die resonatorische Verstärkung einzelner Partialtöne des letzteren, die Klangfarbe der Stimme beträchtlich; am stärksten ist dies bei der Sprache der Fall (s. unten); aber auch beim Singen klingt nicht allein die gleiche Note bei verschiedenen Sängern sehr verschieden, sondern auch dieselbe Person kann ihren Stimmklang durch willkürliche Veränderungen im Ansatzrohr sehr variiren, und das Singenlernen besteht grossentheils in dem Erlernen der zweckmässigsten Stellungen. So nimmt bei absichtlich hoch gestelltem Kehlkopf und dadurch verkürztem Ansatzrohr (z. B. beim Bauchreden, s. sub II.) die Stimme einen gedrückten Character an, und bei Senkung des Gaumensegels, so dass die Nase stark resonirt, den sogenannten näselnden; gewöhnlich wird bei der Phonation das Gaumensegel gehoben, aber der Zugang zur Nase nicht völlig abgeschlossen, wie man mit einem Flämmchen vor den Nasenlöchern nachweisen kann.

Beim Singen unterscheidet man verschiedene Stimmarten, welche sich durch Productionsweise und Klang, hauptsächlich aber durch die Höhenlage unterscheiden, und welche man in Analogie mit den Orgelregistern als die Register der Stimme bezeichnet. Die beiden hauptsächlichsten sind die Brust- und die Fistelstimme.

Die Brauststimme ist die normale Stimmart, welche zugleich am wenigsten anstrengt und die längste Tondauer gestattet, weil durch die wenig geöffnete Stimmritze (Fig. 53) die Luft langsam entweicht.

Sie kommt scheinbar aus der Brust, weil deren Luftinhalt stark resonirt; dies ist u. A. durch den Fremitus pectoralis, ein fühlbares Schwirren der Brustwand, erkennbar.

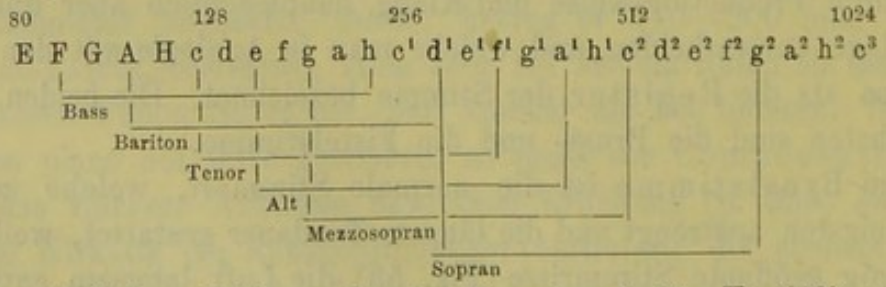
Die Fistelstimme ist eine mit grösserer Anstrengung verbundene Stimmart, welche eine durchweg höhere Tonlage hat und zur Erzwingung der höchsten Töne benutzt wird. Sie hat ihren scheinbaren Ort im Kopfe, und heisst daher auch Kopfstimme, weil die Resonanz im Ansatzrohr am stärksten ist; ihr Klang ist weicher und ärmer an Obertönen. Der Kehlkopf ist stark gehoben und nach hinten gezogen, die Stimmritze weniger geschlossen; die falschen Stimmbänder stark gespannt und den wahren genähert, nach Einigen sogar aufliegend. Man nimmt an, dass die wahren Stimmbänder nur mit ihrem innersten Rande (Lehfeldt) oder mit Bildung einer dem Rande parallelen Knotenlinie (Oertel) schwingen, sei es in Folge besonderer Contractionsart des M. vocalis, sei es durch das Aufliegen des oberen Stimmbandes längs der Knotenlinie. Die Kleinheit des schwingenden Theiles erklärt die Höhe der Töne; die Weite der Stimmritze ferner die Anstrengung, die schnellere Erschöpfung des Luftvorrathes und die stärkere Resonanz des Kopfes.

Die Schwingungsform bei der Fistelstimme lässt sich am besten durch phasisch intermittirende Beleuchtung (Mach) im Kehlkopfspiegel beobachten (Oertel).

Auch in der Tiefe giebt es besondere Register, welche als Strohbass und Kehlbass bezeichnet werden, auf deren Entstehung aber hier nicht eingegangen werden kann.

6. Der Umfang, die Lage und Genauigkeit der Stimme.

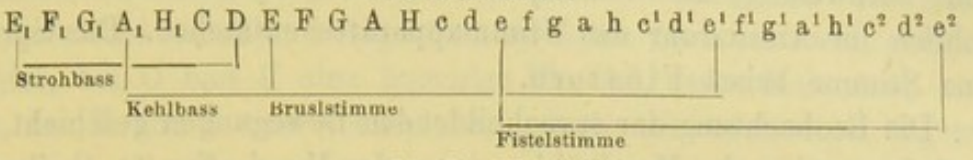
Der Umfang gewöhnlicher Singstimmen beträgt für die Brusttöne bis zu 2 Octaven. Ihre Lage hängt hauptsächlich von den Dimensionen des Kehlkopfes ab, und ist daher beim Manne, dessen kielförmig vorstehender Schildknorpel lange Stimmbänder bedingt, am tiefsten; sie erreicht aber diese Tiefe erst durch das plötzliche Wachsthum des Kehlkopfs bei der Pubertät (Stimmwechsel, Mutation). Castraten und Hypospaden behalten zeitlebens eine hohe Stimme. Bei beiden Geschlechtern giebt es tiefere und höhere Stimmlagen. Die gewöhnlichen Lagen sind:



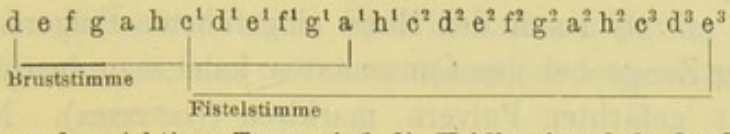
In ungewöhnlichen Fällen geht der Bass herab bis F_1 (42) und der

Sopran hinauf bis a^3 (1708). Im mittleren Lebensalter ist der Stimmumfang am grössten. — Den Einfluss der Register zeigt folgende Uebersicht (nach Rossbach):

für den Mann:



für das Weib



Im Einsetzen des richtigen Tones sind die Kehlkopfmuskeln der Sänger ungemein geübt, wenn man die Schwierigkeiten der Compensation (p. 342) bedenkt. Beim Nachsingen eines angegebenen Tones beträgt der mittlere Fehler nur $\pm$ 0,357 pCt. der Schwingungszahl, doch weicht der Ton durch zeitweises Detoniren bis $\pm$ 1,54 pCt. ab; dies wurde ermittelt, indem man den originalen und den gesungenen Ton phonautographisch aufschrieb und die Differenz der Vibrationen zählte (Hensen & Klünder); auch kann man gegen eine manometrische Flamme singen (p. 336), welche sich in einem an einer horizontal schwingenden Stimmgabel befestigten Spiegelchen reflectirt; der Ton der Stimmgabel wird nachgesungen; die durch die Zusammensetzung der horizontalen Spiegel- und der verticalen Flammenoscillation entstehenden Figuren lassen die Abweichung erkennen (Hensen).

Anhang.

Die Thierstimmen.

Bei den Säugethieren verhält sich das Stimmorgan wie beim Menschen, die Stimme ist aber viel einförmiger. Bei den Vögeln ist der eigentliche (obere) Kehlkopf an der Stimmgebung nicht betheiligt; der untere, meist an der Theilungsstelle der Luftröhre liegende Kehlkopf besitzt mediane und laterale Membranen, welche sich durch musculäre Anziehung der Bronchi gegen die Trachea nach innen einfalten und zwischen sich eine Spalte bilden, welche angeblasen wird. Unter den Amphibien besitzen besonders die nackten, z. B. die Frösche, in ihrer Stimmlade wahre Stimmbänder, deren Ton bei den männlichen Esculenten durch ausstülpbare Schallblasen verstärkt wird. Einzelne Fische geben Töne von sich, deren Natur noch nicht aufgeklärt ist; bei einigen rühren sie von der Reibung rauher Knochentheile gegen einander her (J. Müller, Haddon). Bei den übrigen Thieren giebt es zwar mannigfache stimmartige Geräusche, deren sehr verschiedenartige Entstehungsarten (z. B. durch Reiben gezahnter Schrillleisten bei den Heuschrecken, durch Anreissen einer Trommelmembran bei der Cicade) indess mit der menschlichen Stimme keine Analogie haben.

II. Die Sprache.

Die dem Menschen durchaus eigenthümliche Sprache setzt sich aus Klängen und Geräuschen zusammen, an welchen sich meist, aber nicht nothwendig, die Kehlkopfstimme betheiligt, welche aber hauptsächlich im Ansatzrohr des Stimmapparates entstehen. Das Sprechen ohne Stimme heisst Flüstern.

Die Beobachtung der sprachbildenden Bewegungen geschieht theils durch Inspection der Mundhöhle, wenn der Mund offen ist, theils durch Palpation mittels des in den Mund eingeführten Fingers. Die Anliegestellen der Zunge bei den Consonanten kann man durch Bestreuen der Zunge mit gefärbten Pulvern markiren (Grützner). Neuerdings hat man auch angefangen, die Bewegungen der Mundtheile graphisch zu verzeichnen (Marey). Um über Offensein oder Verschluss des hinteren Naseneinganges zu entscheiden, bringt man vor die Nasenlöcher eine Kerzenflamme oder einen blanken Spiegel; Defecte der Nase gestatten zuweilen directe Beobachtung. Endlich sind viele Sprachverhältnisse durch Beobachtung der Sprache bei pathologischen Missbildungen (Mangel, Adhaesionen des Gaumensegels etc.) aufgehellt worden.

1. Die Vocale.

a. Die Bildung der Vocale.

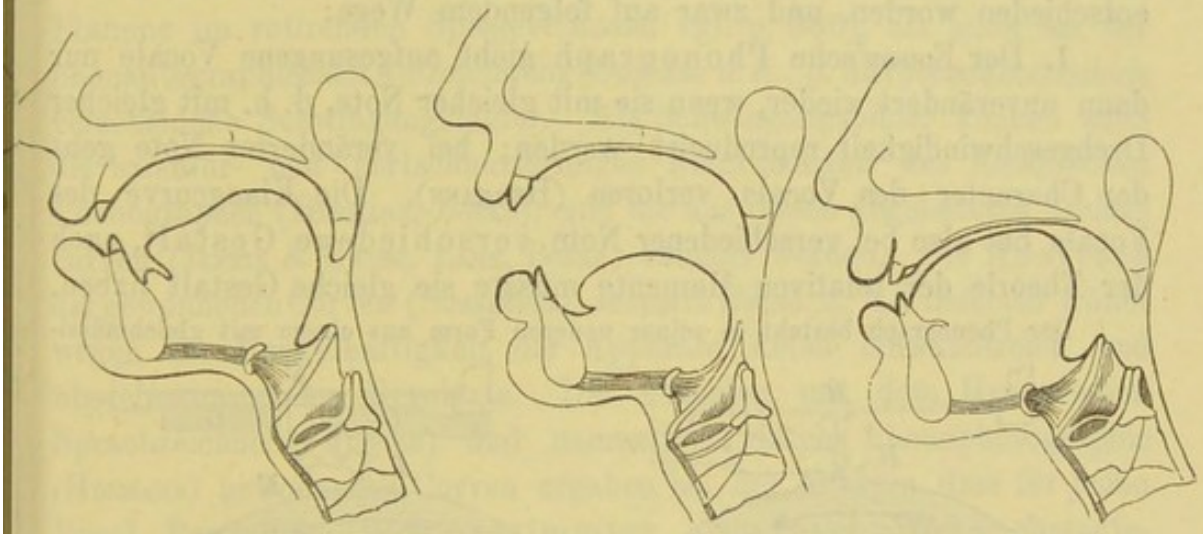
Die Vocale entstehen durch Anblasen der Mundhöhle mit oder ohne Stimme; die Mundhöhle nimmt für jeden Vocal eine besondere Gestalt an, welche beim lauten Aussprechen und beim Flüstern die gleiche ist. Die Veränderungen bestehen: 1. in der Grösse und Gestalt der Mundöffnung: dieselbe ist am grössten bei A, wird kleiner bei O, am kleinsten bei U; auch bei E und I wird sie kleiner als bei A, mehr als die Lippen nähern sich aber hier die Zahnreihen. 2. In der Lage und Gestalt der Zunge: bei A ist dieselbe auf den Boden der Mundhöhle niedergelegt, bei O und noch mehr bei U mit ihrem hinteren Theil dem weichen Gaumen genähert, vorn niedergedrückt, bei E und namentlich bei I im Gegentheil vorn dem harten Gaumen genähert und hinten niedergedrückt. 3. In der Stellung des Kehlkopfs: derselbe rückt etwas nach oben, am wenigsten bei U, am stärksten bei I; die Reihenfolge der Hebungen ist U, O, A, E, I. 4. In der Stellung des Gaumensegels: dasselbe wird behufs Absperrung der Nasenhöhle gehoben, am wenigsten bei A, am vollständigsten bei I; Reihenfolge A, E, O, U, I. Bei den nasalirten Vocalen ist umgekehrt die Mundhöhle abgesperrt, indem das Gaumensegel dicht an die Zungenwurzel anschliesst (bei den französischen

Nasales unvollständig, Löwenberg). Der Verschluss des Nasenrachenraums ist bei der Hebung nie so vollständig wie beim Schlucken (Voltolini, Falkson).

Die Gestalten, welche hiernach der Resonanzraum des Mundes annimmt, sind annähernd folgende: bei A ein nach vorn weit geöffneter Trichter, bei O und U eine bauchige Flasche, deren Hals nach hinten liegt, bei E und I eine ebensolche, jedoch mit nach vorn liegendem Halse.

Den sogen. Zwischenvocalen oder Umlauten (Oa, A, Ö, Ü) entsprechen Stellungen, welche zwischen denen der angrenzenden Vocale liegen.

Die Figuren 54, 55 und 56 (nach Grützner) geben eine Anschauung von der Stellung der Mundtheile bei den Vocalen U, A und I.



U A I

Fig. 54. *Fig. 55.* *Fig. 56.*

b. Das Wesen und die Reproduction der Vocale.

Das Wesen der Vocale lässt sich am leichtesten an den geflüsterten Vocalen feststellen. Hier sind sie nämlich Geräusche, welche eine bestimmte vorherrschende Tonhöhe erkennen lassen, am besten, wenn man mehrere Vocale hinter einander flüstert (Donders); einige Vocale haben zwei solche Töne. Jedoch sind die Angaben über die Tonhöhen sehr verschieden, mit Ausnahme der Thatsache, dass sie bei U sehr tief, bei E und besonders bei I sehr hoch sind. Offenbar entstehen diese Geräusche durch das Anblasen des Mundhöhlenraumes, und ähnliche Geräusche erhält man auch durch Anblasen künstlicher Behälter von flaschenförmigem und ähnlichem Lumen.

Viel schwieriger ist das Wesen der lauten Vocale festzustellen. Auf den verschiedensten Wegen lässt sich jedoch zeigen, dass sie Klänge sind, welche sich durch das Intensitätsverhältniss ihrer Partialtöne unterscheiden. Darüber jedoch gingen lange die Meinungen auseinander, ob dies Intensitätsverhältniss für jeden Vocal ein constantes, von der Höhe, auf welche er gesungen wird, unabhängiges ist, d. h. ob der Unterschied lediglich auf dem relativen Moment beruht, wie bei den Klangfarben der Instrumente (Helmholtz 1858, v. Qvanten, Schneebeli u. A.), oder ob ein characteristischer Ton von absoluter Höhe, nämlich der Mundhöhlenton (s. oben), dem Stimmklang unabhängig von dessen Höhe sich beimischend, den Vocal bestimmt (Helmholtz 1863), oder ob sowohl ein relatives als ein absolutes Moment zur Vocalbildung beitragen (Auerbach).

Diese Frage ist neuerdings im Sinne des absoluten Moments entschieden worden, und zwar auf folgendem Wege:

1. Der Edison'sche Phonograph giebt aufgesungene Vocale nur dann unverändert wieder, wenn sie mit gleicher Note, d. h. mit gleicher Drehgeschwindigkeit reproducirt werden; bei veränderter Note geht der Character des Vocals verloren (Hermann). Die Klangcurve des Vocals hat also bei verschiedener Note verschiedene Gestalt, nach der Theorie der relativen Momente müsste sie gleiche Gestalt haben.

Der Phonograph besteht in seiner neueren Form aus einem mit gleichmässi-

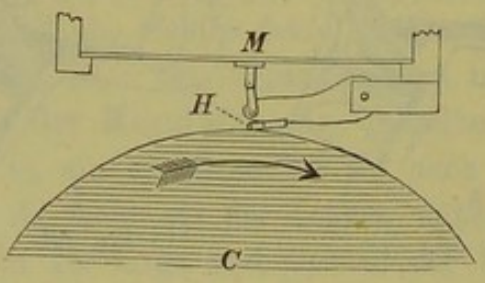


Fig. 57.

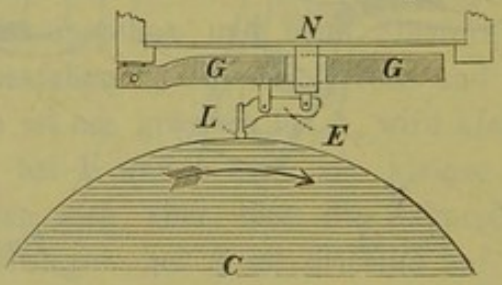


Fig. 58.

ger Geschwindigkeit sich drehenden Paraffin-Wachs-Cylinder (*C* in der schematischen Fig. 57), gegen welchen beim Singen oder Sprechen ein an einer Glasmembran *M* befestigtes Hohlmesser *H* durch die Elasticität der Membran gedrückt wird. Der Cylinder verschiebt sich bei der Drehung zugleich in der Richtung seiner Axe, vermöge eines sehr feinen Schraubengewindes. Der *M* in Schwingung versetzende Schall bewirkt Eingrabungen in den Wachscylinder, von wechselnder Breite und Tiefe. Zur Reproduction des Schalls lässt man einen mit einem kugligen Köpfchen endenden Läufer *L* (Fig. 58), durch ein Gewicht *G* beschwert, den Eingrabungen folgen, und mittels des Hebels *E* auf die Glasplatte *N* zurückwirken: diese macht dann genau dieselben Bewegungen, welche die Platte *M* gemacht hatte, und reproducirt mit vollkommener Treue den Schall, wenn der Cylinder mit gleicher Geschwindigkeit wie beim Aufschreiben sich dreht.

Der obige Vocalversuch war schon früher mit einer weniger vollkommnen Form des Phonographen mehrfach angestellt worden; die Einen (Graham Bell) hatten einen Einfluss der Drehgeschwindigkeit behauptet, die Andern (Jenkin & Ewing, Grützner) bestritten.

Das Princip des Phonographen ist neuerdings mehrfach nachgeahmt und in interessanter Weise modificirt worden (Graphophon, Grammophon etc.). Beim Berliner'schen Grammophon dreht sich statt des Cylinders eine Scheibe und eine mit der Membran verbundene Nadel lehnt so auf der Scheibe, dass sie durch die Schwingungen auf der Scheibe in radialer Richtung hin und her geht, also eine Schallcurve verzeichnet, deren Abscissenaxe ein Kreis oder vielmehr, in Folge gleichzeitigen Vorrückens gegen das Centrum, eine Spirale ist. Die Curven werden in einen Wachsüberzug eingegraben, und nachher geätzt. Bei der Reproduction folgt eine Nadel der vertieften Curve und setzt hierdurch eine Membran in hörbare Schwingungen. (Die Eingrabungen auf der Platte lassen sich leicht vervielfältigen, die des Edison'schen Cylinders bisher nicht.) Jedoch ist der Phonograph ungleich vollkommen.

2. Die einzelnen Vocale liefern sowohl mit der manometrischen Flamme im rotirenden Spiegel (König, vgl. p. 336), als auch bei der phonautographischen Aufzeichnung (Donders u. A., p. 337) characteristisch verschiedene Schwingungsbilder. Als Schwingungsbilder können auch die sanduhr- und perlschnurförmigen Eingrabungen des Edison'schen Phonographen (Hermann, Boeke), und die aus diesen abgeleiteten Tiefencurven (Jenkin & Ewing, Lahr, Boeke) benutzt werden. Die Analysen der gewonnenen Curven (Schneebeli, Jenkin & Ewing u. A.) lieferten früher wegen der Mangelhaftigkeit der Apparate keine einwandfreien und übereinstimmenden Resultate. Die neuesten mit dem Hensen'schen Sprachzeichner (Pipping) und namentlich durch Phonophotographie (Hermann) gewonnenen Curven ergaben bei der Analyse, dass für jeden Vocal Partialtöne von bestimmter absoluter Höhe characteristisch sind.

Die Ableitung der Tiefencurven aus dem Phonogramm kann mittels eines dasselbe ablaufenden Schreibhebels geschehen (Jenkin & Ewing), besser durch die Ausmessung der Breite der Eingrabungen, welche zur Tiefe in einer einfachen Beziehung steht, so lange letztere nicht mehr als den Halbmesser des Hohlmessers beträgt (Boeke). Neuerdings geschieht sie mittels durch den Läufer L (Fig. 58) in Bewegung gesetzten Spiegelchens photographisch (Hermann).

Fig. 59 (p. 351) stellt eine Anzahl direct photographirter Vocalcurven von Hermann dar, auf die beigeschriebenen Noten gesungen. (Ueber das Verfahren vgl. p. 337.)

Die Analyse der Sprachzeichner- und der phonophotographischen Curven (vgl. p. 337) ergiebt, dass der hervorragendste Partialton bei jedem Vocal um so weiter in der Ordnungszahl herabrückt, je höher die Note (Hermann, Pipping), wie folgendes Beispiel von Hermann für den Vocal A zeigt (die Zahlen bedeuten die Amplituden der Partialschwingungen in Bruchtheilen der Gesammtamplitude, welche

für alle Noten gleich ist; die höchsten Amplituden sind stark gedruckt, unter den Zahlen stehen die Noten der entsprechenden Partialtöne):

Note	Ordnungszahl 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
G	.	.	.	.	.	0,12 d^2	0,37 < f^2	**0,42** $\mathbf{g^2}$	0,11 a^2	0,12 h^2
A	.	.	.	.	0,13 cis^2	0,30 e^2	**0,33** < g^2	0,10 a^2	0,09 h^2	0,08 cis^3
H	0,05 H	.	0,09 fis^1	0,22 h^1	0,37 dis^2	**0,45** $\mathbf{fis^2}$	0,10 < a^2	0,15 h^2	.	.
c	0,11 c	.	.	0,19 c^2	**0,54** $\mathbf{e^2}$	0,38 g^2	0,16 < ais^2	0,09 c^3	0,10 d^3	.
d	.	.	.	0,29 d^2	**0,52** $\mathbf{fis^2}$	0,08 a^2	0,18 < c^3	.	0,16 2^3	.
e	.	.	0,13 h^1	**0,55** $\mathbf{e^2}$	0,28 gis^2	0,24 h^2	0,07 < d^3	.	.	.
fis	.	.	0,30 cis^2	**0,61** $\mathbf{fis^2}$	0,07 ais^2	0,11 cis^3	0,11 < e^3	.	.	.
g	0,11 g	.	0,39 d^2	**0,55** $\mathbf{g^2}$	0,21 h^2	0,11 d^3	0,08 < f^3	.	.	.
a	.	.	**0,71** $\mathbf{e^2}$	0,18 a^2	0,18 cis^3	0,09 e^3	.	.	.	.
h	.	.	**0,74** $\mathbf{fis^2}$	0,17 h^2	0,13 dis^3	.	.	.	.	.
c^1	.	0,41 c^2	**0,54** $\mathbf{g^2}$	0,40 c^3	0,11 e^3	.	.	.	.	.
d^1	.	**0,71** $\mathbf{d^2}$	0,31 a^2	0,26 d^3	.	.	.	.	.	.

Die characteristischen Partialtöne (nach Pipping Verstärkungsgebiete) liegen nach Aussage der Curven:

	nach Pipping	nach Hermann
für A	bei cis^3—d^3	bei e^2—gis^2
„ E	„ f^1—g^1 und d^4	„ h^3—c^4
„ I	„ d^1—f^1 „ c^4—d^4	„ d^4—g^4
„ O	„ c^2 (Å)	„ d^2—e^2
„ U	„ c „ a^2	„ c^2—d^2

Ferner ergiebt sich aus den Curven (Hermann), dass der hervorragende Partialton in der Regel nicht harmonisch zum Grundton ist (so dass in der Analyse, welche nur in harmonische Theiltöne zerlegt, mehrere benachbarte verstärkt erscheinen), dass ferner das Hervortreten des characteristischen Tones bei A stärker ist als bei O, und am schwächsten bei U, was ebenfalls zur Characteristik des Vocales gehört.

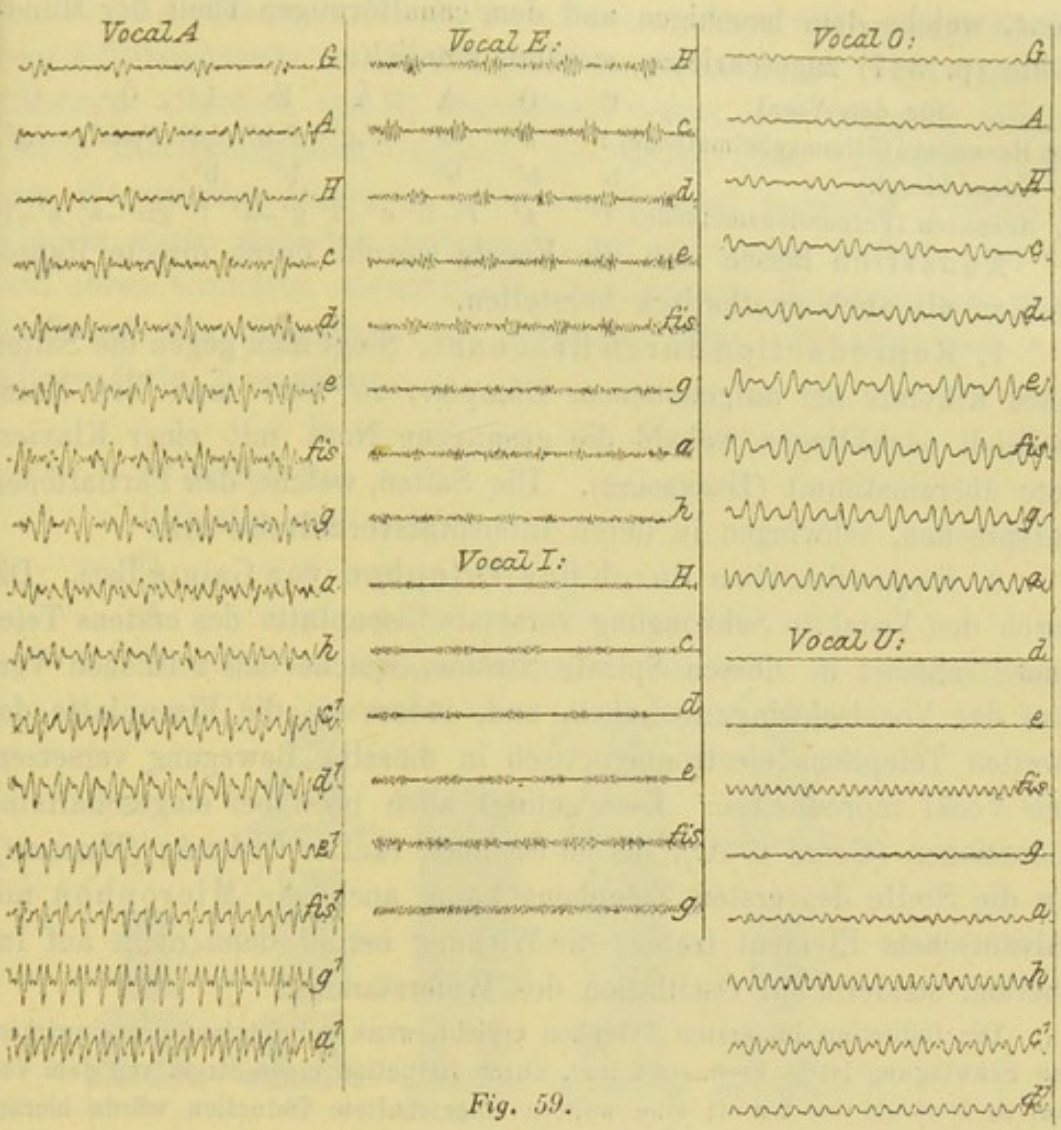


Fig. 59.

Eine andere Methode zur Analyse der Vocalklänge ist die physicalische Zerlegung (Helmholtz, Auerbach) mittels der Resonatoren (p. 336), oder das blosse Heraushören der Partialtöne mit dem unbewaffneten Ohre (Grassmann). Dies Verfahren ergab jedoch bedeutend einander widersprechende Resultate.

Der characteristische Ton der Vocale entsteht im Munde, und mischt sich dem im Kehlkopf entstehenden Stimmklange bei (Donders, Helmholtz). Die Mundtöne selbst lassen sich auch direct ermitteln: 1. durch Flüstern (p. 347), 2. durch Percutiren der auf den Vocal eingestellten Mundhöhle mittels des Fingers an der Wange oder am Kehlkopf (Auerbach), 3. durch die resonatorische Verstärkung schwingender Stimmgabeln, welche vor den Mund gehalten werden (Helmholtz). Man findet so Töne, welche zum Theil mit den oben angeführten analytischen übereinstimmen, für manche Vocale aber zwei

Töne, welche dem bauchigen und dem canalförmigen Theil der Mundhöhle (p. 347) zugeschrieben werden, nämlich:

für den Vocal	U	O	A	Ä	E	I	Ö	Ü
von Helmholtz (Stimmgabelmethode)	f	b^1	b^2	d^2,g^3	f^1,b^3	f,d^4	f^4,cis^3	f,g^3
„ König (desgl.)	b	b^1	b^2		b^3	b^4		
„ Auerbach (Percussionsmethode)	f^1	a^1	f^2–b^1	c^2–d^2	g^1–a^1	f^1	gis^1–a^1	e^1–f^1.

Künstlich lassen sich die Vocale sowohl durch directe Reproduction als auch synthetisch herstellen.

1. Reproduction durch Resonanz. Singt man gegen die Saiten eines Klaviers bei aufgehobenem Dämpfer, so hört man den Vocal deutlich nachklingen, sobald die gesungene Note mit einer Klaviernote übereinstimmt (Helmholtz). Die Saiten, welche den Partialtönen entsprechen, schwingen in deren Intensitätsverhältniss mit.

2. Reproduction durch das Telephon von Graham Bell. Die durch den Vocal in Schwingung versetzte Eisenplatte des erstens Telephons inducirt in dessen Spirale Ströme, welche den zeitlichen Verlauf der Vocalschwingung haben, und, indem sie die Eisenplatte des zweiten Telephons electromagnetisch in dieselbe Bewegung versetzen, den Vocal reproduciren. Dies gelingt auch noch bei eingeschalteten Inductionen (Goltz u. A.), bis zu Strömen fünfter Ordnung (Hermann). An die Stelle des ersten Telephons kann auch ein Microphon mit galvanischem Element treten; die Wirkung beruht dann nicht auf Induction, sondern auf Oscillation des Widerstandes.

Die Induction im ersten Telephon ergiebt, wenn der Verlauf der einwirkenden Schwingung ist $y = a . \sin 2 \pi nt$, durch Induction einen Strom von dem Verlauf $dy/dt = a\, n \cos 2 \pi nt$; eine weitere eingeschaltete Induction würde hieraus machen $- a\, n^2 \sin 2 \pi nt$, u. s. w. Jeder Ton wird also um so stärker übertragen je höher seine Schwingungszahl, die Partialtöne eines Klanges also mit ganz verändertem Amplitudenverhältniss, um so mehr je grösser die Zahl der Inductionen (Hermann). Dass trotzdem die Vocale bis zur fünften Ordnung der Inductionsströme noch erkennbar sind, lässt sich möglicherweise dadurch erklären, dass wenn das Eigenpotential der Spiralen sehr gross ist im Vergleich zu den Widerständen, der Einfluss der Schwingungszahl auf die inducirte Amplitude wegfallen kann (F. Weber, Helmholtz). Aber auch wenn umgekehrt der Widerstand sehr gross ist im Verhältniss zum Eigenpotential, so dass bei musicalischen Klängen fast nur noch die höchsten Partialtöne übertragen werden, bleibt der Vocalcharacter erhalten, und ebenso wenn man solche Verhältnisse herstellt, dass umgekehrt die tiefsten Partialtöne am stärksten übertragen werden, nämlich mit Microphon und grossem Potential (Hermann). Folglich muss das Wesen des Vocalklangs in etwas Anderem liegen als in einem blossen Intensitätsverhältniss der Partialtöne.

Bemerkenswerth ist, dass die durch den Vocal I am Telephon hervorgebrachten Ströme Froschnerven nicht erregen, während die übrigen Vocale dies thun (du Bois-Reymond u. A.).

3. Synthese aus einfachen Partialtönen (Helmholtz). Es wurden 8 Stimmgabeln, welche auf die Noten B, b, f^1, b^1, d^2, f^2, gis^2, b^2 (harmon. Obertöne von B) abgestimmt waren, in Schwingung erhalten durch Electromagneten, welchen die Ströme einer nach dem Princip des Wagner'schen Hammers spielenden B-Gabel zugeleitet wurden; die Gabeln waren unhörbar aufgestellt, vor jeder aber befand sich eine auf ihren Grundton abgestimmte verschlossene Resonanzröhre, deren Oeffnung den Grundton rein erklingen liess. So ergab sich z. B. (fte = forte, p = piano):

	B	b	f^1	b^1	d^2	f^2	gis^2	b^2
U dumpf	fte							
U heller	fte	p	p					
O	p	p	p	fte	p			
A	p	p	p	p	fte	fte	fte	fte.

Fig. 60 stellt den Apparat schematisch dar. b ist die erregende Stimm-

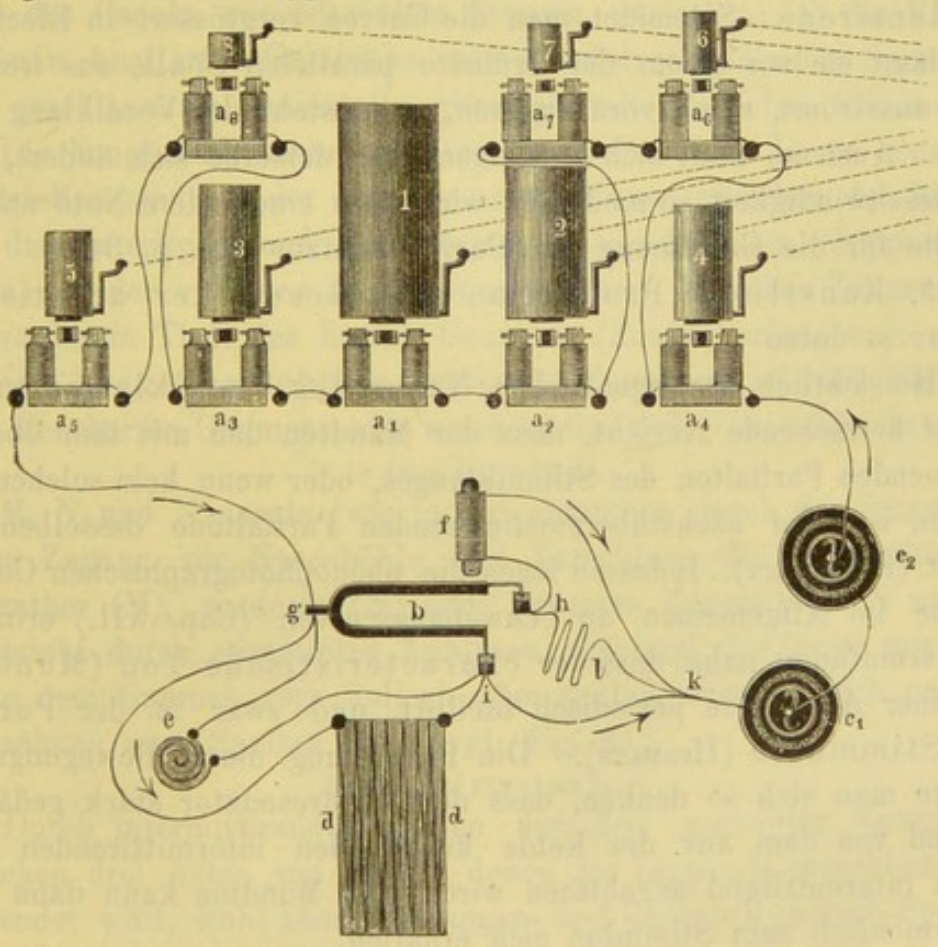


Fig. 60.

gabel; die übrigen sind nur von oben zwischen den Polen der Electromagnete a_1—a_8 sichtbar. 1—8 sind die zugehörigen Resonanzröhren; die Bügel, welche durch die punctirten Fäden mit einer Claviatur verbunden sind, ziehen den Deckel

vor der Mündung der Röhren weg. Der Strom der Elemente e_1, e_2 geht durch sämmtliche Electromagnete a_1—a_8, ferner durch den Electromagnet f und durch die Gabel b; er wird im Quecksilbernäpfchen h geöffnet, indem f die obere Zinke von b anzieht, und durch die Elasticität der Gabel jedesmal wieder geschlossen. Die Hilfsvorrichtungen c, d, i, l, auf deren Bedeutung hier nicht eingegangen werden kann, kann der Leser sich wegdenken.

Neuerdings benutzt man auch Zungenpfeifen zur Vocalsynthese. Wichtig ist, dass jeder reine Ton, besonders die tieferen, den Character des Vocals U hat. Auch kann man durch Aufsetzen von Resonatoren, welche den Mundtönen entsprechen, auf eine Zungenpfeife, der letzteren Vocalklänge ertheilen (Willis, Helmholtz).

4. Künstliche Reproduction aus der graphischen Aufzeichnung. Hierher gehört in erster Linie die phonographische und grammophonische Reproduction (s. oben p. 348). — Ausserdem aber kann man auch die gewöhnlichen Vocalcurven, z. B. die photographischen (p. 351) zum Tönen bringen mittels der König'schen Wellensirene. Schneidet man die Curven vergrössert in Blech aus, und lässt sie vor einem der Ordinate parallelen Spalt, aus welchem Luft ausströmt, rasch vorübergehen, so entsteht der Vocalklang (Hermann). Auch so lässt sich bestätigen, dass derselbe sich ändert, wenn die Geschwindigkeit so modificirt wird, dass eine andere Note entsteht als die für die Gewinnung der Curve benutzte (vgl. p. 348).

5. Künstliche Production auf Grund der acustischen Natur s. unten.

Hinsichtlich der eigentlichen Natur des Vocalklangs war die bisher herrschende Ansicht, dass der Mundton den mit ihm übereinstimmenden Partialton des Stimmklanges, oder wenn kein solcher vorhanden ist, die nächstübereinstimmenden Partialtöne desselben verstärkt (Helmholtz). Indessen legen die phonophotographischen Curven, welche im Allgemeinen an Schwebungscurven (Cap. XII.) erinnern, die Vermuthung nahe, dass der characteristische Ton (Mundton) in seiner Amplitude periodisch oscillirt, und zwar in der Periode der Stimmnote (Hermann). Die Entstehung dieser Bewegungsform könnte man sich so denken, dass der Mundresonator stark gedämpft ist und von dem aus der Kehle kommenden intermittirenden Luftstrom intermittirend angeblasen wird. Der Mundton kann dann auch unharmonisch zum Stimmton sich erhalten.

Einen Ton, welcher in der Periode eines anderen seine Amplitude wechselt, kann man auf verschiedene Arten künstlich hervorbringen, am besten durch Schwebungen (Cap. XII.). In der That erhält

man z. B. den Vocal A auf die Note e^1, wenn man mittels einer Doppelsirene die Töne e^2 und h^2 gleichzeitig kräftig angiebt, so dass eine etwas unter gis^2 liegende Schwingung in der Periode des Differenztones e^1 oscillirt (Hermann).

Die Diphthongen (Ai, Au, Aü, gewöhnlich unphysiologisch äu oder eu geschrieben) sind nichts Anderes als zwei schnell auf einander folgende Vocale.

2. Die Consonanten.

Man kann drei Gruppen von Consonanten unterscheiden: 1) die Liquidae oder Halbvocale; sie entstehen ähnlich den Vocalen durch Anblasen der Mund- oder Nasenhöhle bei bestimmten Stellungen der beweglichen Theile, wodurch leise Klänge, resp. Modificationen des Stimmklanges entstehen; an sie reihen sich an: 2) die Zitter- oder R-Laute, bei welchen dieses Anblasen langsam intermittirend erfolgt, so dass ein schnurrendes Geräusch entsteht; 3) die Reibungslaute (Aspiratae), Geräusche, welche durch Anblasen einer verengten Stelle des Canals, mit oder ohne Stimme, entstehen; 4) die Explosivlaute, knallartige Geräusche, entstehend durch plötzliche Sprengung einer geschlossenen Canalstelle, ebenfalls mit oder ohne Stimme.

Die hauptsächlichsten zur Einstellung für diese Laute benutzten Canalstellen sind: a) der Lippenverschluss, zwischen den Lippen, oder der Unterlippe und den oberen Schneidezähnen (Lippenbuchstaben); b) der vordere Zungenverschluss, zwischen Zungenspitze und vorderem Theil des harten Gaumens (Zungenbuchstaben); c) der hintere Zungenverschluss, zwischen Zungenwurzel und hinterem Theil des harten Gaumens oder weichem Gaumen (Gaumenbuchstaben).

1) Die Liquidae.

M, N und N nasale (wie in ng) entstehen durch die Stimme bei offnem Zugang zur Nasenhöhle und Verschluss der Mundhöhle am Lippenthor (M), vorderen (N) oder hinteren Zungenthor (N nasale). L entsteht durch stimmloses Anblasen, während die Zunge mit ihrer Spitze dem Gaumen vorn anliegt, aber seitlich zwischen sich und den Backzähnen zwei Spalten lässt (vgl. Fig. 61).

2) Die Zitterlaute.

Durch intermittirendes Spielen der drei genannten Verschlüsse entstehen drei Arten von R, von denen das Lippen-R sprachlich nicht verwendet wird, wohl aber das Zungen- und Rachen-R je nach Sprache, Dialect und Gewohnheit.

3) Die Aspiratae.

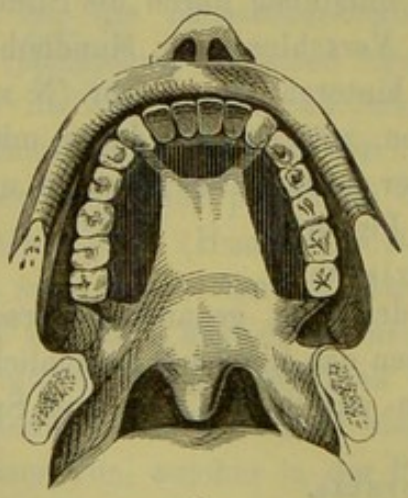
Dieselben klingen mit Stimme weicher als ohne Stimme, und bilden so zwei Consonanten-Reihen:

	ohne Stimme	mit Stimme
am Lippenverschluss, meist in der zweiten oben genannten Form	F (V)	W
die Zungenspitze zwischen die Zahnreihen geschoben	engl. T hart (wie in thing)	engl. Th weich (wie in the)
die Zungenspitze an den oberen Alveolarfortsatz gelegt, beide Zahnreihen einander genähert, vorn in der Mitte eine enge Lücke durch Aushöhlung der Zungenspitze (vgl. Fig. 63)	S scharf	S weich
die Zungenspitze etwas weiter nach hinten, sonst wie voriges; die Lücke etwas grösser (vgl. Fig. 64)	Sch	J französisch
der Zungentheil hinter der Spitze an den Gaumen gelegt, Zähne weniger genähert	vorderes Ch (wie in ich)	J deutsch
die Zungenwurzel dem weichen Gaumen genähert	hinteres Ch (wie in ach)	—
Reibungslaut der Stimmritze	H	—

4) Die Explosivae.

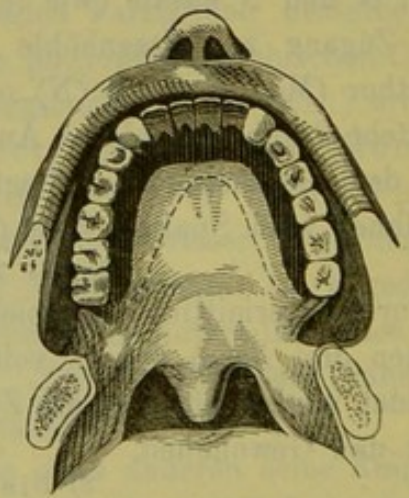
Auch diese Laute nehmen mit Stimme einen anderen, weicheren Character an, so dass sie zwei Reihen bilden; sie können auch durch plötzlichen Verschluss (am Ende der Sylben) entstehen.

	ohne Stimme	mit Stimme
am Lippenverschluss	P	B
am vorderen Zungenverschluss	T	D
am hinteren Zungenverschluss	K	G



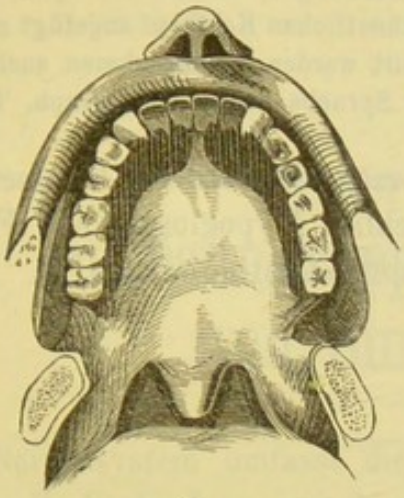
L

Fig. 61.



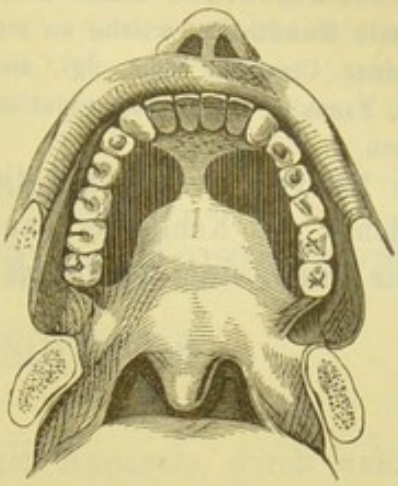
R (T)

Fig. 62.



S

Fig. 63.



Sch

Fig. 64.

Die Figuren 61—64 (nach Grützner) geben schraffirt die Stellen an, an welchen die Zunge dem Oberkiefer bei den angegebenen Consonanten anliegt (über das Verfahren s. p. 346). In Fig. 61 sieht man die zwei seitlichen Lücken für *L*, in Fig. 63 und 64 die medianen Lücken für *S* und *Sch*. In Fig 62 ist die punctirte Linie die vordere Grenze des Anliegens für *T*, die schraffirte Fläche die Anliegestelle des Zungen-R.

Das Gaumensegel wird bei den Consonanten, mit Ausnahme der Liquidae, gehoben, am stärksten bei den Explosivae, namentlich bei K.

Zusammengesetzte Consonanten werden namentlich durch raschen Uebergang von Explosivlauten zu Aspiraten gebildet, wie Pf, Ps, Ts (Z), Ks (X).

Die acustische Natur der Consonanten-Geräusche bedarf noch weiterer Ergründung; bisher ist nur weniges bekannt. In den Zischlauten S, Sch u. dgl. scheinen sehr hohe Töne als Bestandtheile zu stecken. Der Laut R ist phonautographisch darstellbar, und zeigt die Curve der angrenzenden Vocale jedoch it schwebungsartigem An- und Abschwellen in mässigem Tempo (Hensen & Wendeler). Bei den mit Stimme verbundenen Consonanten (M, N, weiches S, B, D, etc.) ist der Stimmlaut in der phonophotographischen Curve nachweisbar.

In der Hörbarkeit (gemessen durch die Entfernung, in welcher sie noch verstanden werden) stehen von den Sprachlauten die Zischlaute Sch, S obenan, dann folgen G, F, K, T, B, am niedrigsten stehen U und R linguale (O. Wolf).

Das Bauchreden ist ein gewöhnliches exspiratorisches Sprechen, jedoch bei stark gehobenem Gaumensegel mit verstrichener Uvula, und mit Fistelstimme (Sommerbrodt). Die Ortstäuschung wird hauptsächlich durch die Geberden des Redners hervorgerufen.

Sprechmaschinen nennt man Vorrichtungen, welche die Sprache durch nachgeahmte Mundtheile, welche an einen künstlichen Kehlkopf angefügt sind und mittels einer Claviatur oder dgl. eingestellt werden, nachzuahmen suchen (van Kempelen, Faber). Ueber Reproduction der Sprache durch Phonograph, Telephon etc. s. oben.

Die Nerven, welche für die Sprache in Betracht kommen, sind ausser denen des Kehlkopfs hauptsächlich Hypoglossus und Facialis. Ueber die centrale Innervation s. unter Centralorgane.

Dritter Abschnitt.

Die Auslösungsapparate: Nervensystem und Sinnesorgane.

Das Nervensystem umfasst diejenigen Apparate, durch welche eine functionelle Verbindung zwischen Organen des Thieres hergestellt wird, der Art, dass gewisse Vorgänge in einem Organ nothwendig gewisse Vorgänge in einem anderen nach sich ziehen, und zwar unabhängig von directer gegenseitiger Berührung und von der Strömung flüssiger Säfte. In der Pflanze finden sich nirgends Organverkettungen, welche über die letztgenannten Beziehungen hinausgehen; das Nervensystem ist den Thieren eigenthümlich. Wie in der Einleitung schon besprochen, bietet das Nervensystem auch den Vorgängen der Aussenwelt Angriffspuncte, die Sinnesorgane, dar, durch welche diese Vorgänge Reactionen des Organismus auslösen. Die Sinnesorgane werden im vorliegenden Abschnitt zweckmässig mit abgehandelt, obgleich sie nicht rein nervöser Natur sind.

Zehntes Capitel.

Allgemeine Nervenphysiologie.

Geschichtliches. Obwohl die Anatomie und Verzweigung der Nerven sowie ihr Ursprung aus Gehirn und Rückenmark schon den Alten bekannt war, dauerte es doch sehr lange, ehe klare Vorstellungen über ihre Bedeutung sich Bahn brachen. Den Alexandrinern Herophilus und Erasistratus (um 300 v. Chr.) wird die Unterscheidung von Bewegungs- und Empfindungsnerven zugeschrieben, welche Galen experimentell sicherte, indem er die Folgen von Nervendurchschneidungen studirte. Während Erasistratus nur die Bewegungsnerven vom Gehirn, die Empfindungsnerven aber von den Meningen entspringen lässt, weiss Galen, dass sie sämmtlich aus dem Cerebrospinalorgan hervorgehen, und zwar lässt er die härteren Bewegungsnerven aus dem Rückenmark, die weicheren Empfindungsnerven aus dem Gehirn, diejenigen von mittleren Eigenschaften aus der Gegend des Kopfmarks entspringen, eine Lehre, welche sich durch das ganze Mittelalter erhielt. Die Natur der Nervenwirkung stellten sich die Einen nach Art der Klingel-

züge, Andere nach Art von Saiten, welche Schwingungen fortpflanzen, vor; auch eine Art Moleculartheorie kommt vor, indem N. Robinson (um 1630) in den Nerven eine grosse Anzahl kleinster Theilchen annimmt, welche sich ihre Schwingung mittheilen. Die Meisten aber sahen das Nervenprincip als eine mehr oder weniger feine Flüssigkeit oder ein Gas an, welche Fluida im Nerven circuliren und durch Unterbindung zurückgehalten werden sollten. Newton stellt sich das Nervenfluidum als einen unwägbaren Aether vor. Die ersten Aeusserungen über electrische Natur des Nervenprincips rühren von Hausen (1743) und de Sauvages (1744) her. Haller, welcher die angeführten mechanischen Theorien sorgfältig widerlegt und auch die electrischen Theorien wegen der mangelnden Isolation der Nerven und wegen der unterbrechenden Wirkung der Unterbindung unwahrscheinlich findet, schliesst sich der Annahme einer circulirenden Flüssigkeit an.

Die Erkennung der electrischen Natur des Schlages der Zitterfische durch Walsh (1773), ferner die Entdeckung der thierischen Electricität durch Galvani und seine Nachfolger (vgl. p. 288), und die Entdeckung der Gesetzmässigkeiten der electrischen Reizung hielten jedoch die Ueberzeugung von der electrischen Natur der Nervenvorgänge aufrecht. Trotzdem gelang es erst 1843 du Bois-Reymond, eigene galvanische Wirkungen des Nerven nachzuweisen, und durch die Entdeckung der negativen Schwankung des Nervenstroms und des Electrotonus die Aufstellung einer electrischen Theorie anzubahnen.

Die allgemeine Physiologie der Nerven wurde im letzten Jahrhundert durch zahlreiche Entdeckungen gefördert. 1776 entdeckte Cruikshank die Wiedervereinigung durchschnittener Nerven am Menschen, welche Fontana und Michaelis an Thieren bestätigten. Die Degeneration der vom Centrum abgetrennten Nerven entdeckten Joh. Müller und Steinrück 1838, die Beziehung derselben zu den Spinalganglien Waller 1850. Die Gesetzmässigkeiten der Nervenerregung, besonders der electrischen, stellten im Anfang dieses Jahrhunderts namentlich A. von Humboldt, Ritter & Pfaff fest; du Bois-Reymond (1848) und Pflüger (1859) ordneten sie allgemeinen Gesetzen unter. Die Gesetze der Nervenleitung und das Gesetz der specifischen Energie wurden zuerst von Joh. Müller (1838) in voller Schärfe formulirt. Im Jahre 1850 führte Helmholtz die erste Messung der nervösen Leitungsgeschwindigkeit aus, welche J. Müller noch 1844 für unmessbar gross erklärt hatte.

Ueber die Entwickelung der speciellen Nervenphysiologie vgl. Cap. XI.

I. Die Nervenleitung.

Durchschneidung eines Nerven im lebenden Thiere hat stets bestimmte Functionsstörungen zur Folge; ist es ein Muskelnerv, so bleibt willkürliche Anstrengung den Muskel zu contrahiren erfolglos, und überhaupt der Muskel in Ruhe, wenn er nicht direct, oder sein Nerv unterhalb der Schnittstelle gereizt, wird; ist es ein Sinnesnerv, so bleiben alle Eindrücke auf das Sinnesorgan fortan ohne Wirkung auf das Bewusstsein.

Man schliesst hieraus, dass der Nerv gewisse Vorgänge durch seine Continuität fortpflanzt und nennt diese Fortpflanzung Leitung.

1. Die Grundgesetze der Nervenleitung.

Da ausser der Durchschneidung auch Unterbindung oder sonstige Zerquetschung, ferner Aetzung, Verbrennung einer Nervenstelle die Leitung unterbricht, so ist unversehrte Continuität des Nerven die erste Leitungsbedingung. Bis an die verletzte Stelle findet die Leitung statt, denn verzweigte Nervenfasern, denen ein Zweig abgeschnitten wird, leiten noch in den anderen Zweig hinein.

In gemischten Nervenstämmen können die Bewegungsfasern erregt sein, ohne dass zugleich Empfindungen eintreten, und umgekehrt; ferner können im Bereich eines Empfindungsnerven, z. B. des Sehnerven, die feinsten räumlichen Unterscheidungen stattfinden, d. h. einzelne Fasern leiten, während die übrigen ruhen. Hieraus geht hervor, dass die Leitung nie von einer Nervenfaser auf eine andere übergeht, oder dass die neben einander im Nervenstamm verlaufenden Fasern physiologisch von einander isolirt sind. Die Nervenstämme sind also nur gemeinsame anatomische Bahnen von Fasern, und bilden keine physiologischen Einheiten; die Verästelung der Nerven besteht nur in einem Auseinanderweichen der Fasern, ohne Verzweigung der Fasern selbst. Letztere kommt nur in den Endorganen (Muskeln etc.) vor, wo keine physiologische Trennung der Fasereffecte mehr nöthig ist.

Der Leitungsvorgang in den Nervenfasern wird normal immer von einem ihrer natürlichen Enden aus eingeleitet: bei den Bewegungs- und Absonderungsfasern vom centralen, bei den Empfindungsfasern vom peripherischen Ende; während der Erfolg der Leitung am andern Endorgan stattfindet. Man unterscheidet hiernach centrifugale und centripetale Nervenfasern. Die Einleitung des Leitungsvorganges bezeichnet man kurz als Erregung der Nervenfaser.

Aber auch an jeder Stelle ihres Verlaufes kann eine Nervenfaser durch künstliche Reize erregt werden, worauf derselbe Leitungsvorgang wie sonst, und an demselben Ende wie sonst der Erfolg eintritt. Dieser Erfolg ist in jeder Hinsicht der gleiche wie bei der natürlichen Erregung vom anderen Endorgan her, beim motorischen Nerven also Bewegung, beim secretorischen Absonderung, beim Empfindungsnerven Empfindung. Letztere ist ferner ihrer Qualität und Localisation nach genau dieselbe, als wenn vom natürlichen Reiz im Endorgan ein Leitungsvorgang ausgelöst worden wäre, also beim Sehnerven eine im Aussenraum auftretende Lichterscheinung, beim Hörnerven Schall, bei einem Hautnerven Empfin-

dung in seinem Endpunct in der Haut. So erklärt sich leicht, warum Amputirte bei Reizung der Nervenstümpfe noch Schmerzen in dem nicht mehr vorhandenen Gliede haben. Den sonach unabänderlichen Erfolg der Reizung einer Nervenfaser nennt man ihre specifische Energie.

Die scheinbar naheliegende Annahme, dass die centrifugalen Nerven nur in centrifugaler Richtung, die centripetalen nur centripetal leiten können, ist in Wirklichkeit überflüssig, und viel verwickelter als die Annahme, dass jede Nervenfaser in beiden Richtungen leitet, aber nur an einem Ende mit einem solchen Organ verbunden ist, in welchem ein Erfolg der Leitung auftreten kann. Direct aber wird das doppelsinnige Leitungsvermögen bewiesen: 1. durch die bei Reizung in der Mitte nach beiden Richtungen sich erstreckenden galvanischen Erregungswirkungen (du Bois-Reymond; vgl. unten sub IV. 1. b); 2. durch den bei Reizung eines Zweiges verästelter motorischer Fasern im ganzen Bereich der Verzweigung auftretenden Frfolg (Kühne, Babuchin); 3. durch die Versuche an künstlich vereinigten sensiblen und motorischen Nerven, welche also an beiden Enden Erfolgsorgane haben (Bidder, Philipeaux & Vulpian).

Spaltet man einen Frosch-Sartorius an seinem breiten Ende in zwei Zipfel, so treten bei Reizung des einen fibrilläre Zuckungen im andern auf, welche nur von verzweigten Nervenfasern herrühren können, deren Zweige auf beide Zipfel vertheilt sind; die motorischen Zweige im gereizten Zipfel leiten also hierbei centripetal (Kühne). Auf gleiche Weise entstehen bei Reizung einer Abtheilung von Muskeln mit Inscriptio tendinea Zuckungen in der anderen Abtheilung, indem Nervenfasern schon im gemeinsamen Stamme sich verzweigen (Kühne, Mays). Beim Zitterwelse besitzt das electrische Organ nur eine einzige, vielfach verzweigte Nervenfaser; reizt man einen Zweig derselben, so entladet sich das ganze Organ (Babuchin). — Vereinigt man das centrale Ende des sensiblen Lingualis mit dem peripherischen des motorischen Hypoglossus (über solche Verheilungen s. unten sub III.), so hat man einen künstlichen Nerven, der bei irgendwelcher Reizung an beiden Enden Erfolge zeigen kann und zeigt.

2. Die Geschwindigkeit der Nervenleitung.

Die früheren übertriebenen Vorstellungen von der Geschwindigkeit der nervösen Processe wurden zuerst erschüttert durch die bei den Centralorganen zu erwähnenden Fehler, welche die Astronomen bei Bestimmung der Zeit eines Sterndurchganges bemerkten. Die erste genaue Messung geschah 1850 durch Helmholtz an motorischen Froschnerven.

Bestimmt man die Latenzzeit einer indirect erregten Muskelzuckung (durch das Myographion oder die Pouillet'sche Zeitmessung,

p. 262 und 264), einmal bei Reizung einer nahen und einmal bei Reizung einer entfernten Nervenstelle, so ist sie im letzteren Falle grösser. Die Zeitdifferenz ist der Differenz der Reizabstände proportional, und ergiebt eine Leitungsgeschwindigkeit von im Mittel 27,25 m. p. sec. (Helmholtz). Derselbe Betrag ergiebt sich durch Versuche mit dem Actionsstrom (Bernstein, vgl. unten sub. IV. 1. b).

An den motorischen Nerven des Menschen lassen sich nach ähnlicher Methode am Arme Messungen mittels eines Dicken-Myographions (p. 263) anstellen, sie ergeben etwa 34 m. (Helmholtz & Baxt). Versuche mit dem Actionsstrom ergaben 36,9—43,4 m. (Hermann). Die Eingeweidenerven scheinen viel langsamer zu leiten; so wird angegeben: für die Schlundfasern des Vagus 8,2, für die Kehlkopffasern desselben 66,7 m. (Chauveau). Die Nerven des Hummers haben eine Leitungsgeschwindigkeit von 6—12 m. je nach Jahreszeit (Fredericq & Vandevelde).

An den sensiblen Nerven des Menschen sind zahlreiche, sehr bedeutend von einander abweichende Messungen mittels der Reactionszeit angestellt worden (Helmholtz und viele Andere), d. h. es wurde bei Reizung einer dem Gehirn näheren und einer entfernteren Nervenstelle die Empfindung durch eine Reaction signalisirt, und die Zeit zwischen Reiz und Reaction gemessen; die Resultate schwanken zwischen 26 und mehreren Hundert Meter. Die Methode ist wegen anderer, höchst schwankender Einflüsse auf die Reactionszeit unbrauchbar (s. unter Centralorgane). Man darf annehmen, dass die sensiblen Nerven mit derselben Geschwindigkeit leiten wie die motorischen.

Die Leitungsgeschwindigkeit zeigt sich von folgenden Umständen abhängig: 1. Durch Kälte wird sie ausserordentlich verlangsamt (Helmholtz). 2. Einige geben an, dass stärkere Erregungen schneller geleitet werden (Helmholtz & Baxt, Hirsch u. A.), was Andere bestreiten (Lautenbach). 3. Electrotonus (s. unten) verzögert die Leitung (v. Bezold, nach Rutherford nur an der positiven Electrode, während die negative beschleunigt). 4. Die Leitungsgeschwindigkeit ist nach Einigen keine constante, sondern eine beschleunigte (H. Munk; nach Rosenthal im Gegentheil eine verzögerte).

II. Die Erregung des Nerven.

1. Electrische Einwirkungen.

a. Die Wirkungen des Stromes auf die Erregbarkeit. Electrotonus.

Ein constanter Strom, welcher eine Strecke des Nerven der Länge

nach durchfliesst, erhält den ganzen Nerven in einem veränderten Zustande, welcher als Electrotonus bezeichnet wird (du Bois-Reymond). Die Veränderung besteht in besonderen galvanischen Eigenschaften (s. unten sub IV. 1. c) und in Abnormitäten der Erregbarkeit (Ritter, Nobili, Valentin). Die Grunderscheinungen sind folgende (Eckhard, Pflüger):

Am einfachsten sind sie am motorischen Nerven festzustellen. Leitet man durch eine Strecke desselben einen constanten Strom, und bringt man zwischen dieser und dem Muskel einen submaximalen electrischen, mechanischen oder chemischen Reiz an (ein Tropfen gesättigter Kochsalzlösung), so ist der Erfolg, d. h. die Zuckung oder der Tetanus, während der Schliessung des constanten Stromes verstärkt oder bis zur Aufhebung geschwächt; ersteres bei absteigendem, letzteres bei aufsteigendem Strom. Dieser Einfluss ist um so stärker, je näher die Reizstelle der durchflossenen Strecke liegt.

Ueberschreitet man mit der Reizstelle die untere Electrode des constanten Stromes, so dass erstere sich in der durchflossenen („intrapolaren") Strecke befindet, so ist der Einfluss des Stromes der gleiche. Rückt man immer weiter aufwärts, so nimmt der Einfluss ab, und wird an einer gewissen Stelle (bei mittlerer Stromstärke in der Mitte der intrapolaren Strecke) Null. Noch weiter aufwärts rückend findet man das entgegengesetzte Verhalten, und zwar immer stärker, je näher man der oberen Electrode kommt; jenseits derselben, also oberhalb des Stromes, nimmt dieser Einfluss wieder ab. Für die Versuche innerhalb der durchflossenen Strecke darf nur chemische oder mechanische Reizung verwendet werden, weil bei electrischer Reizung der Reizstrom und der constante Strom sich in einander verzweigen würden.

Aus diesen Erscheinungen ergiebt sich folgendes Gesetz (Pflüger): Der Nerv zerfällt durch den constanten („polarisirenden") Strom in eine Strecke erhöhter und eine Strecke verminderter Erregbarkeit, erstere zu beiden Seiten der Cathode, letztere zu beiden Seiten der Anode. Diese Veränderung nennt man Catelectrotonus und Anelectrotonus. An den Electroden selbst ist die Veränderung am stärksten, nimmt nach beiden Seiten ab, und wird in einiger Entfernung unmerklich. In der durchflossenen (intrapolaren) Strecke selbst giebt es einen neutralen Grenzpunct zwischen Cat- und Anelectrotonus, mit unveränderter Erregbarkeit, den Indifferenzpunct.

Fig. 65 stellt das Schema eines electrotonischen Versuches dar. *NN* ist der

Nerv des Muskels *M*. *K* ist die polarisirende Kette, deren Strom im Nerven aufsteigend angenommen ist, so dass die Anode bei *A*, die Cathode bei *C* liegt. *a g* sei ferner die Abscissenaxe, auf welche die Erregbarkeiten längs des Nerven als Ordinaten aufgetragen werden sollen, und *NN* stelle die Höhe der (überall gleichen) Erregbarkeit im Normalzustande dar. Wird der polarisirende Strom durch den Schlüssel *s* geschlossen, so geht die Curve der Erregbarkeiten in die Linie *b c d i e f* über; *i* ist der Indifferenzpunct. In der Strecke *h k* würde also der Nerv ganz unerregbar sein (wenigstens für die angenommene submaximale Reizgrösse). Die Prüfung der Erregbarkeit geschieht in der Figur durch Schliessungs- oder Oeffnungs-Inductionsströme, welche durch den leicht verständlichen Apparat *K' s' p q* erzeugt und den Reizelectroden *r r'* zugeleitet werden.

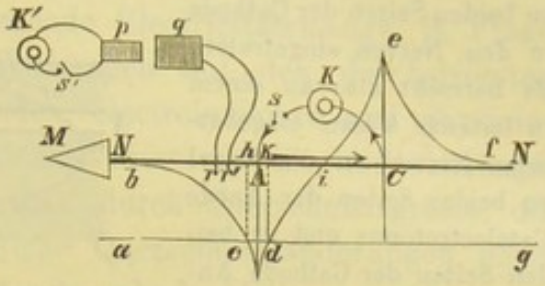


Fig. 65.

Genauere Untersuchung lehrt, dass der Indifferenzpunct nicht immer in der Mitte der intrapolaren Strecke liegt; er ist bei schwachen Strömen nach der Anode hin, bei starken nach der Cathode hin verschoben. Bei suprapolarer Reizung findet ferner eine scheinbare Abweichung vom Grundgesetz insofern statt, als die Reizung über dem aufsteigenden Strom, sobald derselbe eine gewisse (mässige) Stärke überschreitet, verminderte oder gar keine Wirkung hat, obgleich die Reizstelle im Catelectrotonus liegt. Der Grund wird darin gesucht, dass die von der Erregung auf dem Wege zum Muskel zu durchlaufende anelectrotonische Strecke bei starken Strömen nicht allein unerregbar, sondern auch leitungsunfähig wird (Pflüger).

Nach der Oeffnung hinterlässt für kurze Zeit umgekehrt der Catelectrotonus verminderte, der Anelectrotonus erhöhte Erregbarkeit.

Schon bei mässigen Stromstärken ist auch die Cathodenstelle leitungsunfähig (Grünhagen, Hermann), sogar früher als die Anodenstelle. Neuerdings wird angegeben, dass diese Leitungsunfähigkeit erst einige Zeit nach der Schliessung auftrete und auch mit herabgesetzter Erregbarkeit verbunden sei (Werigo).

Bringt man am lebenden Menschen dem Verlauf eines Nerven entsprechend polarisirende und Reizelectroden an, so sind die Erscheinungen scheinbar dem Gesetze nicht entsprechend (Erb). Der Grund hiervon liegt aber darin (Helmholtz), dass der in den Nerven unter der Anode eintretende Strom, wie Fig. 66 andeutet, den Nerven nicht bis zur Cathode verfolgt, sondern schon in der Nähe der Anode, und zwar zu beiden Seiten derselben Austrittsstellen findet, an denen also Catelectrotonus herrscht; ebenso sind die unter der Cathode *C*

austretenden Stromfäden nicht an der Anode, sondern zu beiden Seiten der Cathode in den Nerven eingetreten. Es herrscht also an einem in leitende Masse eingebetteten Nerven in der Regel zu beiden Seiten der Anode Catelectrotonus und zu beiden Seiten der Cathode Anelectrotonus (in der Figur mit c und a bezeichnet). Diese paradoxen Electrotoni werden sich extrapolar leichter ausbilden als intrapolar, so lange die Electroden A und C einander nahe sind; sind sie so weit auseinander gerückt, dass der Nerv als Leiter zwischen ihnen nicht mehr in Betracht kommt, so hat jede Electrode zu ihren beiden Seiten gleich entwickelten Gegenelectrotonus. Am vollständigsten ist dies der Fall, wenn überhaupt nur eine Electrode am Nerven, die andere an einer entfernten Körperstelle liegt. Unter Berücksichtigung dieses Umstandes stimmen die Erscheinungen mit dem Gesetze überein (de Watteville & Waller).

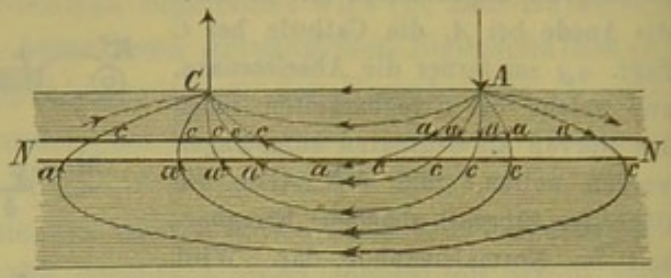


Fig. 66.

Einige weitere electrotonische Wirkungen auf Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit können erst im Folgenden zur Sprache kommen.

An sensiblen Nerven ist die Feststellung der electrotonischen Erscheinungen bei Thieren nur mittels der Reflexzuckungen möglich, und giebt das erwartete Resultat (Hällsten); d. h. wird ein sensibler Nerv oberhalb einer durchströmten Strecke gereizt, so ist der Reflex verstärkt bei aufsteigender, und geschwächt oder aufgehoben bei absteigender Stromrichtung. Am Menschen müssten sich entsprechend (vgl. jedoch auch p. 365) auch die Empfindungen verhalten, indess existiren noch keine zweifellosen Nachweise.

Ueber die Geschwindigkeit der Ausbreitung des Electrotonus s. unten sub IV. 1. c.

b. Die erregenden Wirkungen des Stromes.

1) Das allgemeine Erregungsgesetz.

Im Allgemeinen bewirkt ein durch einen motorischen Nerven geleiteter Strom nur bei der Schliessung und Oeffnung, nicht aber während seines Bestandes Zuckung (Ritter u. A.); ferner wirken Entladungsschläge der Reibungselectricität und Inductionsströme stark erregend. Man kann aus diesen Thatsachen folgendes Gesetz ableiten (du Bois-Reymond): Erregend wirkt nicht die Intensität des den motorischen Nerven durchfliessenden Stromes, sondern nur die Veränderung der Intensität in der Zeit.

Genauer müsste es in diesem Satze statt Intensität heissen: Dichte.

Während nämlich für alle äusseren Wirkungen des Stromes, z. B. die electromagnetischen und inducirenden, nur die Intensität, d. h. die den ganzen Leiterquerschnitt durchströmende Electricitätsmenge, in Frage kommt, handelt es sich bei den Wirkungen auf den durchströmten Leiter selbst, z. B. den erwärmenden, electrolytischen und physiologischen, um die durch jedes Theilchen fliessende Electricitätsmenge, also um den Quotienten aus Intensität durch Querschnittsgrösse, die sog. Stromdichte. Da aber plötzliche Querschnittsänderungen nicht vorkommen, so ist der obige Ausdruck unbedenklich.

Die gewöhnlich zur Reizung benutzte Intensitätsschwankung ist die zwischen Null und dem vollen Werthe des Stromes, d. h. Schliessung und Oeffnung; aber auch andere Schwankungen des Stromes im Nerven, z. B. Herstellung und Wegräumung einer Nebenschliessung, wirken erregend, wenn ihre Curve steil ist. Die Steilheit hängt aber ab: 1. bei gegebenem schliessenden, öffnenden oder sonst Schwankung bewirkenden Vorgang von der absoluten Grösse der Stromesschwankung, z. B. bei gewöhnlicher Schliessung von der Stromintensität; 2. bei gegebener Schwankungsgrösse von der Plötzlichkeit der Schwankung. Besonders langsame und daher nicht erregende Schwankungen lassen sich hervorbringen durch Verschieben eines Rheochordschiebers (s. unten), oder durch das sog. Hineinschleichen in eine Kette (Ritter), d. h. die Aufnahme eines Elementes nach dem andern in den Kreis der thierischen Theile. Inductions- und Entladungsströme haben nur momentane Dauer und bilden daher sehr steile Stromesschwankungen (s. auch unten p. 372f.)

Mathematisch ausgedrückt würde sich hiernach die Erregung als eine Function des ersten Differentialquotienten der Stromstärke nach der Zeit $(\frac{di}{dt})$ darstellen.

Nach dem Ohm'schen Gesetze kann die Intensität eines Stromes im Nerven sowohl durch Variiren der electromotorischen Kraft der Kette, als auch durch Veränderung der Widerstände im Kreise verändert werden. Die erstere Veränderung kann aber nur grob und sprungweise (durch Aenderung der Elementzahl) geschehen, die letztere ist, da neben dem enormen Widerstande des Nerven alle übrigen verschwinden, nicht ausgiebig möglich. Man wendet daher das Princip der Nebenschliessung an, d. h. man lässt den vom Elemente ausgehenden Strom sich in zwei Zweige spalten, deren einer den Nerven enthält. Geschieht die Verzweigung in den Puncten a und b (Fig. 67), und nennt man Intensität und Widerstand im unverzweigten Theil aKb, welcher die Kette K mit der electromotorischen

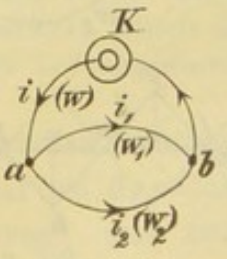


Fig. 67.

Kraft E enthält, i resp. w, und in den beiden Zweigen ai_1b und ai_2b i_1, i_2 resp. w_1, w_2, so ergeben sich aus den KIRCHHOFF'schen Sätzen für verzweigte Leitungen die drei Gleichungen

$$i = i_1 + i_2,$$
$$i_1 w_1 = i_2 w_2,$$
$$iw + i_1 w_1 = E.$$

Aus diesen Gleichungen ergiebt sich

$$1)\ i_1 = \frac{E\,w_2}{W}, \quad 2)\ i_2 = \frac{E\,w_1}{W}, \quad 3)\ i = \frac{E(w_1 + w_2)}{W},$$

worin $$W = ww_1 + ww_2 + w_1w_2.$$

Es ergiebt sich hieraus, dass die Intensität in dem einen Zweige wächst, wenn der Widerstand im anderen Zweige vergrössert wird. Enthält also der eine Zweig den Nerven (aNb in Fig. 68), der andere eine Drahtleitung, deren Widerstand man durch Verlängerung und Verkürzung (mittels des Schiebers c oder mittels der Stöpsel 1, 2, 3, 4 eines Stöpselrheostaten) verändern kann, so hat man ein einfaches und wirksames Mittel, die Stromstärke im Nerven zu verändern. Eine solche Vorrichtung heisst Rheochord. Eine andere Anordnung des Rheochords (eindrähtig) ist aus Fig. 70 (p. 374) ersichtlich. Uebrigens ist die Stromintensität im Nerven (i_2) nicht etwa proportional dem Widerstand der Rheochordleitung w_1, da in Gleichung 2) w_1 auch im Nenner vorkommt. Man kann aber Proportionalität herstellen, indem man die Widerstände w und w_2 so gross nimmt, dass w_1 dagegen verschwindet (bei w_2 ist dies wegen des Nerven ohne Weiteres der Fall). Unter dieser Voraussetzung verschwinden in W die Glieder ww_1 und w_1w_2, so dass

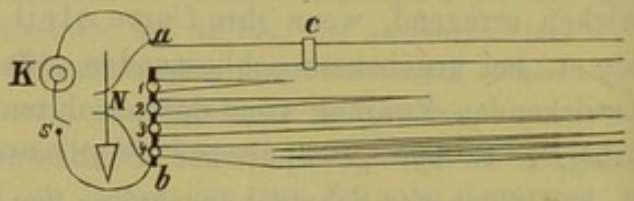


Fig. 68.

$$i_2 = \frac{Ew_1}{ww_2}.$$

Die Rheochordmethode ist mehr geeignet, den Strom, durch dessen Schliessung und Oeffnung man reizen will, abzustufen, als durch Verschiebung des Schiebers c die erregende Schwankung selber herzustellen, denn dazu kann diese Verschiebung nicht schnell genug hergestellt werden. Folgendes Verfahren kann dazu dienen, erregende, und zwar gradlinige Stromesschwankungen herzustellen. Leitet man dem kreisförmigen homogenen Leiter $acbd$ (Fig. 69) an zwei diametral gegenüber liegenden Puncten a und b einen Strom zu und lässt man den diametralen Leiter cd um den Mittelpunct e rotiren, so wechselt der in cd sich ergiessende Stromzweig regelmässig seine Richtung und wird jedesmal Null, so oft cd senkrecht zu ab steht. Es lässt sich leicht zeigen, dass die Intensität des Strom-

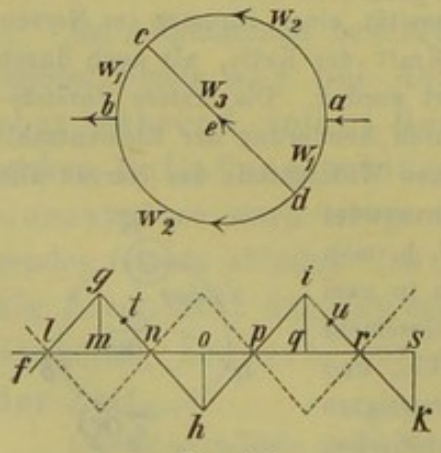


Fig. 69.

zweiges in cd der Differenz der Widerstände in den Abtheilungen ac und cb proportional ist, vorausgesetzt, dass der Widerstand von cd sehr gross ist gegen denjenigen des kreisförmigen Leiters. Rotirt also die Brücke cd mit gleichförmiger Geschwindigkeit, so schwankt in ihr der Strom gradlinig auf und nieder, entsprechend der Curve $fghik$ (die Zeiten m, o, q, s sind diejenigen, in welchen cd in ab fällt, l, n, p, r diejenigen, in welchen cd senkrecht zu ab steht). In diese rotirende Brücke ist demnach mittels zweier Schleifcontacte der Nerv einzuschalten („Ortho-Rheonom", v. Fleischl).

Die Grösse di/dt (vgl. oben) ist bei diesem Versuche im Nerven von constantem Betrage, aber von abwechselndem Vorzeichen, ihre Veränderung ist also an den Wendepuncten der Curve discontinuirlich; hier wird der zweite Differentialquotient di^2/dt_2 unendlich gross, während er in den übrigen Lagen Null ist. Beim Spielen des Apparates treten jedoch an diesen Wendepuncten (welche der Brückenstellung ab entsprechen) keine Zuckungen auf; der zweite Differentialquotient der Stromintensität hat also keinen Einfluss auf die Erregung (v. Fleischl). Ueber die eintretenden Zuckungen s. unten p. 371. Die Angaben anderer Untersucher (Fuhr, v. Kries) weichen von vorstehenden in einzelnen Puncten ab.

Der Nerv mit Muskel ist in Folge des Erregungsgesetzes ein höchst empfindliches Reagens auf unterbrochene oder inducirte Ströme. Jedoch wird er hierin durch das Telephon noch übertroffen, welches z. B. Inductionsströme noch bei so grossem Rollenabstande hören lässt, dass ein im gleichen Kreise befindliches Präparat nicht erregt wird (Hermann).

2) Das Zuckungsgesetz und das polare Erregungsgesetz.

Die Zuckungen treten nicht jedesmal bei Schliessung und Oeffnung, sondern häufig nur in Einem der beiden Fälle auf; massgebend hierfür ist Richtung (Pfaff) und Stärke (Heidenhain) des Stroms; die hier herrschenden Regeln nennt man das Zuckungsgesetz (Pfaff, Nobili u. A.), dessen regelmässigste Form folgende ist (Pflüger):

Stromintensität	Aufsteigender Strom		Absteigender Strom	
	Schliessung	Oeffnung	Schliessung	Oeffnung
Schwächste	Zuckung	Ruhe	Zuckung	Ruhe
Mittlere	Zuckung	Zuckung	Zuckung	Zuckung
Stärkste	Ruhe	Zuckung	Zuckung	Ruhe

Die Grenzen der Intensitätsstufen sind höchst veränderlich.

Zum Nachweise des Zuckungsgesetzes wird der Strom dem Nerven mittels unpolarisirbarer Electroden (p. 288) zugeleitet und die Stromstärke mittels des Rheochords (p. 368) abgestuft. Einige Vervollständigungen des Zuckungsgesetzes werden im Folgenden erwähnt werden.

Der Grund des Zuckungsgesetzes ist darin erkannt worden (Pflüger), dass der Strom den Nerven bei der Schliessung nur an der Cathode, bei der Oeffnung nur an der Anode erregt, und zwar

ist die Schliessungserregung an sich die stärkere. Hieraus erklärt sich zunächst, warum die schwächsten Ströme nur Schliessungszuckung geben. Mittlere Ströme geben alle 4 Zuckungen, weil sowohl die Cathoden- als die Anodenerregung dem Muskel zugeleitet wird. Bei den stärksten Strömen verliert die anelectrotonische Strecke ihr Leitungsvermögen (p. 365), der aufsteigende Strom kann daher bei der Schliessung, weil zwischen Reizstelle und Muskel die Anode liegt, keine Zuckung machen. Bei der Oeffnung ist die catelectrotonische Strecke momentan leitungsunfähig (vgl. p. 370), deshalb bleibt beim absteigenden Strom die Oeffnungszuckung aus.

Das eben angeführte Gesetz lässt sich nun weiter dahin fassen (Pflüger), dass eine Nervenstelle nur durch das Entstehen von Catelectrotonus und durch das Verschwinden von Anelectrotonus erregt wird (also jedesmal nur durch den Uebergang in einen Zustand grösserer Erregbarkeit). Der erstere Vorgang ist der stärker erregende. An ganz unversehrten Nerven, namentlich am lebenden Menschen, sind Oeffnungserregungen oft schwierig zu erhalten (Fick u. A.).

Auch an den herzhemmenden Vagusfasern bewährt sich das sog. Zuckungsgesetz in den kurzen, der Schliessung absteigender und Oeffnung aufsteigender Ströme folgenden Verzögerungen des Herzschlages (Donders). An secretorischen Nerven existiren keine Erfahrungen, ausser dass sie auf constante Ströme nicht reagiren, ebensowenig die vasomotorischen (Grützner).

An sensiblen Nerven bewährt sich das Erregungsgesetz insofern, als hauptsächlich Stromesschwankungen erregend wirken, und zwar entstehen bei starken Strömen am Frosche Reflexe nur bei Schliessung des aufsteigenden und bei Oeffnung des absteigenden Stromes (Pflüger), was leicht aus Obigem erklärlich ist. Ausserdem entstehen mässige Empfindungen während der ganzen Dauer des Stromes, besonders Geschmacksempfindungen bei Durchströmung der Zunge, Schmerzen bei Durchströmung der Haut, besonders wenn diese excoriirt ist, u. s. w. Jedoch lassen sich diese Erscheinungen möglicherweise aus Einwirkungen electrolytischer Producte auf die sensiblen Endorgane erklären (vgl. die Lehre vom electrischen Geschmack im zwölften Capitel). Nur eine Thatsache, nämlich die Schmerzempfindungen in der Hand während starker Durchströmung des Ulnaris am Vorderarm (Volta), würde zur Annahme einer erregenden Wirkung des constanten Stromes auf sensible Nerven zwingen.

Bei den Versuchen mit dem Ortho-Rheonom (p. 368 f.) wechselt jedesmal beim Durchgang der Brücke durch die Querstellung die Richtung des Stromes im Nerven, so dass an jeder Electrode Abnahme des Anelectrotonus unmittelbar in Zunahme des Catelectrotonus, und darauf Abnahme des Catelectrotonus in Zunahme des Anelectrotonus übergeht. Stellt z. B. die ausgezogene Curve $fghik$, Fig. 69, den Electrotonus der einen Electrode dar (positive Ordinaten bedeuten Anelectrotonus), so würde diese Electrode in den Zeiten mo, qs, u. s. w. nach dem Erregungsgesetz beständig erregt, in den Zwischenzeiten oq u. s. w. in Ruhe sein. Die andere Electrode, deren Zustand durch die punctirte Curve dargestellt ist, würde mit der ersten alternirend erregt werden. Der Muskel aber beantwortet den gleichmässigen Vorgang im Nerven während der Zeit mo nicht mit einer dauernden Contraction, sondern mit einer einzigen Zuckung, welche in ein bestimmtes Stadium, z. B. die Puncte t, u hineinfällt (v. Fleischl). Einige Eigenthümlichkeiten dieser Zuckungen sind schon p. 266 und 296 erwähnt. Entweder also ist die Erregung des Nerven nicht einfach eine Function von di/dt, sondern auch von i, oder die Muskelcontraction ist kein adäquater Ausdruck der Nervenerregung.

3) Der Einfluss der Streckenlänge und des Stromwinkels.

Die Länge der durchflossenen Nervenstrecke hat auf die erregenden Wirkungen innerhalb gewisser Grenzen einen begünstigenden Einfluss, wenn der grössere Widerstand der längeren Strecke durch entsprechende Steigerung der electromotorischen Kraft compensirt wird (Pfaff, v. Humboldt u. A.). Der Grund liegt jedenfalls darin, dass der Abstand der Electroden den Electrotonus vermehrt (s. unten sub IV. 1. c.), auf welchem ja die Erregung beruht.

Ferner nimmt die erregende Wirkung ab, wenn der Strom nicht longitudinal, sondern schräg durch den Nerven geleitet wird, und wird bei streng transversaler Stromrichtung Null (Galvani), was sich am besten durch Versenken des Nerven in eine durchströmte Flüssigkeit nachweisen lässt (Hermann mit Albrecht & Meyer). Mit zunehmendem Winkel zwischen Faser- und Stromaxe nimmt die Erregung nach unbekanntem Gesetze ab (annähernd wie der Cosinus, du Bois-Reymond, E. Fick). Der Grund dieses Verhaltens liegt darin, dass bei querer Durchströmung in jeder Faser Anode und Cathode einander gegenüberliegen, so dass ihre Wirkungen auf den Nerven sich aufheben (vgl. auch unten sub IV. 1. c.). Ueberhaupt muss bei jeder Betrachtung eines Falles electrischer Erregung die Lage der physiologischen Anode und Cathode, d. h. der Ein- und Austrittsstellen des Stromes an den einzelnen Fasern, berücksichtigt werden.

Liegt nur Eine Electrode, z. B. die Cathode, am Nerven, die andere an irgend einer Körperstelle, so wird immer zu beiden Seiten der physiologischen Cathode eine Anode liegen (p. 365 f.), aber meist

von geringerer Dichte; es wird also hauptsächlich die Wirkung der am Nerven liegenden äusseren Electrode für den Erfolg massgebend sein.

4) Der Einfluss der Durchströmungsdauer.

a. Sehr kurze Ströme; Inductionsströme.

Einen wesentlichen Einfluss auf die Erregung hat endlich die Dauer des Stromes. Zunächst fällt bei kurzdauernden Strömen die Oeffnungserregung fort; Inductionsströme erregen überhaupt nur an ihrer Cathode (Chauveau, Fick u. A.), d. h. durch ihre Entstehung und nicht durch ihr Verschwinden. Offenbar kann das Verschwinden des Anelectrotonus nur dann erregen, wenn dieser Zeit hatte, sich zu entwickeln. Bei immer kürzerer Schlussdauer wird aber auch die Schliessungserregung (aus ähnlichem Grunde) immer schwächer (Fick, Brücke u. A.), und endlich Null, wenn die Schliessung weniger als 0,0015 sec. dauert, an auf 0° abgekühlten Nerven schon unter 0,02 sec. (Helmholtz & König). An Muschelnerven tritt dies Verschwinden besonders leicht auf; dieselben erinnern in ihrer trägen Reaction an die glatten Muskeln (Biedermann).

Bei allmählicher Verstärkung der Inductionsströme nimmt die Erregung zu, dann aber, wenigstens bei aufsteigenden Strömen, wieder ab, um zu verschwinden und bei weiterer Verstärkung von Neuem aufzutreten (Fick, Tiegel). Die Ursache dieser „Lücke" in den Erregungen scheint darin zu liegen, dass die Anode des Inductionsstroms bei gewissen Stromstärken den Durchgang der Erregung verhindert, bei höheren Stromstärken aber selber eine Art Oeffnungserregung hervorbringt (Fick; Tigerstedt & Willhard).

Von den Inductionsströmen, welche das wirksamste electrische Erregungsmittel sind (p. 366), wirkt der Schliessungsinductionsstrom schwächer alsder Oeffnungsstrom, weil ersterer durch den Extrastrom verzögert und geschwächt wird, während bei der Oeffnung der Extrastrom nicht zu Stande kommt. Sollen beide Inductionsströme annähernd gleiche Wirkung haben, so muss man statt Schliessung und Oeffnung des primären Kreises Wegnahme und Herstellung einer gutleitenden Nebenschliessung zur primären Spirale einführen, so dass diese nie offen ist und daher stets der Extrastrom zu Stande kommt (Helmholtz). Auch den Wagner'schen Hammer, welcher den primären Strom selbstthätig unterbricht (behufs des Tetanisirens) kann man so modificiren (Helmholtz), dass er eine Nebenschliessung herstellt und wegräumt.

Auch der Schliessungs-Extrastrom kann physiologisch auf verschiedene Arten nachgewiesen werden (Hering). Bringt man z. B. eine Inductionsspirale als Nebenschliessung zum Nerven an, und schwächt den Kettenstrom durch Widerstände derart, dass Schliessung und Oeffnung des Nervenkreises keine Zuckung bewirkt, so macht Schliessung und Oeffnung des Kettenstroms noch Zuckungen durch den Schliessungs- und Oeffnungs-Extrastrom. Besteht ferner die Spirale

aus zwei Abtheilungen, welche man gleich- oder gegensinnig schalten kann, so giebt ein sehr schwacher Kettenstrom bei gleichsinniger Schaltung noch Zuckung, während er sie bei gegensinniger nicht giebt, obgleich der Nervenzweig des Kettenstroms in beiden Fällen gleich ist.

Die Wirkung der Selbstinduction, welche in Verzögerung des Inductionsstroms, also Verminderung seiner physiologischen Wirkung besteht, giebt sich auch dadurch zu erkennen, dass zuweilen eine vieldrähtige secundäre Spirale schwächer erregt, als eine von weniger Windungen (Duchenne, Dubois).

Auch bei offenem Inductionskreise treten häufig in einem damit verbundenen Präparate Zuckungen resp. Tetanus durch die Inductionen ein, die sog. unipolaren Inductionszuckungen (du Bois-Reymond), namentlich wenn eins der offenen Enden mit einem grossen Conductor, z. B. der Erde, verbunden ist, oder wenn beide Enden in Form von Condensatorplatten einander nahe gegenüberstehen, kurz also wenn die Enden des Kreises grosse Ladungscapacität haben. Es scheint, dass in diesem Falle durch die Ladung und Entladung ein stromartiger Vorgang entsteht. Das Zuckungsgesetz bewährt sich hier so, als ob ein wirklicher Inductionsstrom vorhanden wäre.

Die unipolaren Wirkungen bilden bei Reizversuchen am lebenden Thiere eine Quelle von Täuschungen durch Ausbreitung der Reizung auf nicht im Kreise befindliche Nerven, zumal auch bei Schliessung des Kreises durch einen Nerven der grosse Widerstand des letzteren die Schliessung so unvollkommen macht, dass noch unipolare Wirkungen möglich sind (du Bois-Reymond). Man verhindert letztere, indem man erstens den Inductionskreis nie offen lässt, sondern die Ströme durch eine gutleitende Nebenschliessung (du Bois-Reymond's Schlüssel) vom Nerven abblendet, welche behufs Reizung geöffnet wird, zweitens die untere Electrode (durch die Gas- oder Wasserleitungsröhren) mit der Erde verbindet (Engelmann & Place).

Auch die inducirten Ströme des Telephons bei Erschütterung oder Hineinsprechen sind zur Nervenerregung geeignet; vgl. auch p. 352.

Da auch auf feuchte Leiter Ströme inducirt werden (Faraday), und zwar mit derselben electromotorischen Kraft wie metallische (Hermann), so muss der Nerv auch durch Induction auf ihn selbst erregt werden können (du Bois-Reymond). Dies gelingt in der That, wenn man das Präparat in Gestalt einer geschlossenen Windung um die primäre Spirale isolirt herumlegt (Hermann).

β. Sehr lange Ströme; Oeffnungstetanus.

Nach sehr langen Schliessungen eines Stromes tritt bei der Oeffnung statt der Zuckung häufig Tetanus ein (Oeffnungstetanus, Ritter), welcher bei Wiederschliessung aufhört, durch Schliessung in entgegengesetzter Richtung dagegen verstärkt wird (Volta'sche Abwechselungen). Der Grund des Oeffnungstetanus liegt in der starken und dauernden Erregung der anelectrotonischen Strecke*), was sich bei absteigenden Strömen dadurch zeigen lässt, dass der Tetanus durch

*) Einen directen Beweis für diese Erregung s. unten p. 386.

einen Schnitt im Indifferenzpunct, welcher die anelectrotonische Strecke vom Muskel trennt, sofort beseitigt wird (Pflüger). Die Verstärkung durch Stromumkehr erklärt sich dadurch, dass die erregte Strecke nunmehr in Catelectrotonus, also in erhöhte Erregbarkeit versetzt wird.

Zuweilen bewirkt, scheinbar abweichend von dem Grundgesetz (p. 366), der Strom, namentlich der absteigende, während seiner ganzen Dauer unregelmässige Zuckungen oderTetanus (Pflüger, Eckhard). Dieser Schliessungstetanus rührt möglicherweise davon her, dass auch dem constanten Strome eine erregende Wirkung zukommt, wofür die Erscheinungen an sensiblen Nerven (p. 370) angeführt werden.

Wahrscheinlicher ist es (Engelmann u. A.), dass sowohl der Schliessungs- wie der Oeffnungstetanus von latenten tetanischen Reizen (Vertrocknung u. dgl.) herrühren, welche für sich nicht zur Erregung ausreichen, wohl aber in solchen Strecken, deren Erregbarkeit electrotonisch erhöht ist, d. h. die cathodische nach der Schliessung und die anodische nach der Oeffnung (p. 365). Hierfür spricht, dass der Schliessungstetanus nur bei gewissen Stromstärken, und stets unsicher auftritt, und dass zum Tetanisiren noch ein discontinuirliches Moment erforderlich ist, welches ohne die letztgenannte Annahme weder beim Schliessungs- noch beim Oeffnungstetanus klar ist. Uebrigens geben diese Tetani keinen secundären Tetanus (Hering & Friedrich, Morat & Toussaint; vgl. p. 296); dagegen sind sie von intermittirenden Actionsströmen begleitet, welche am Capillarelectrometer und am Telephon nachweisbar sind (v. Frey).

5) Superposition von Stromesschwankungen auf bestehende Ströme.

Die Frage nach dem Einfluss der absoluten Stromintensität auf die erregende Wirkung von Stromesschwankungen kann so aufgefasst werden (Pflüger), dass die erregende Stromesschwankung auf einen bestehenden electrotonisirenden Strom superponirt wird, und zwar so, dass die polarisirenden Electroden zugleich als erregende benutzt werden. Der Versuch wird am einfachsten so angestellt, dass ein vom Rheochorddraht ac (Fig. 70) bei ab abgezweigter constanter Strom den Nerven MN in mn durchfliesst, in den Stromzweig des Nerven aber die secundäre Spirale q eines Inductionsapparates eingeschaltet wird, in dessen primärer Spirale p ein Strom geschlossen oder geöffnet wird. Die hier auftretenden Erscheinungen ent-

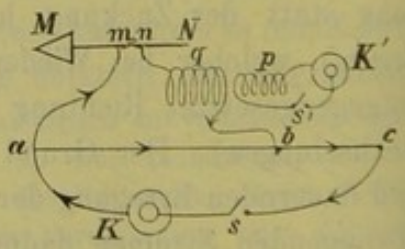


Fig. 70.

sprechen durchaus dem Gesetze des Electrotonus (Hermann). Ist der Inductionsstrom dem polarisirenden gleichgerichtet, so ist die erregende Wirkung des ersteren verstärkt, weil die erregende Cathode (vgl. p. 372) auf den Catelectrotonus des Bestandstromes fällt. Bei entgegengesetzter Richtung beider Ströme ist die Wirkung herabgesetzt, weil die erregende Cathode auf bestehenden Anelectrotonus fällt. Wenn man statt des Inductionsstromes eine plötzliche Verstärkung oder Schwächung des Bestandstromes erregend wirken lässt, so lässt sich erstere wie die Schliessung eines gleichsinnigen oder wie die Oeffnung eines entgegengesetzten, letztere wie die Schliessung eines entgegengesetzten oder wie die Oeffnung eines gleichsinnigen Stromes betrachten, und wiederum das electrotonische Gesetz anwenden. So ergiebt sich, wie man leicht findet, folgender Satz: Eine Stromesschwankung von gegebener Steilheit wirkt stärker erregend, wenn sie eine Verstärkung eines bereits bestehenden Stromes darstellt, schwächer aber, wenn sie eine Verminderung eines bestehenden Stromes ist.

Ist dagegen der Bestandstrom schon sehr stark, so wirken superponirte mässige Stromesschwankungen überhaupt nicht mehr, wahrscheinlich weil der Electrotonus schon so stark ist, dass die Schwankungen ihn nicht mehr verändern, also die Grundbedingung der Erregung fehlt (Hermann).

Aus diesen Sätzen erklären sich zahlreiche Einzelerscheinungen im Gebiete der Nervenreizung, wenn berücksichtigt wird, dass der ausgeschnittene Nerv vermöge der Demarcationsströme (vgl. unten sub IV.) am Querschnitt und an den Querschnitten der abgeschnittenen Aeste Sitz constanter Ströme ist (Hermann, Biedermann, Grützner u. A.). 1. Liegt die eine Electrode am Querschnitt des Nerven, so giebt der abmortuale Strom nur Schliessungszuckung, der admortuale nur Oeffnungszuckung, d. h. die Wirkung der im Todten liegenden Electrode versagt, wie am Muskel (p. 275f.) (Biedermann, Engelmann & van Loon). Der Grund dieses „polaren Versagens“ liegt zum Theil darin, dass der Demarcationsstrom einen abmortualen Bestandstrom darstellt, auf dessen Cathode bei abmortualem Strome die Cathode, bei admortualem die Anode des erregenden Stromes fällt. Jedoch ist es auch möglich, dass das Absterben die locale Erregbarkeit herabsetzt; so versagt z. B. auch die auf eine wasserstarre Muskelstrecke aufgesetzte Electrode (Hermann), obwohl hier kein Demarcationsstrom vorhanden ist (p. 290). 2. Compensirt man den Demarcationsstrom durch einen Rheochordzweig einer Kette, so erhält man eine Zuckung, wenn der

Hauptkreis dieser Kette geöffnet, nicht aber wenn er geschlossen wird (Biedermann). Auch dies erklärt sich leicht: Die Oeffnung stellt eine Verstärkung des Bestandstromes, die Schliessung eine Schwächung desselben dar. 3. Die Erregbarkeit eines Nerven für absteigende constante und Inductionsströme ist am oberen, für aufsteigende am unteren Ende grösser (Hermann, v. Fleischl, Gnezda); das erstere folgt schon aus dem sub 1 Gesagten, das letztere erklärt sich, wie auch eine Anzahl anderer analoger Erscheinungen, aus dem durch die Aststümpfe bedingten Electrotonus (Grützner).

Werden gleichzeitig zwei Strecken desselben Nerven mit Strömen gereizt, so treten ebenfalls Erscheinungen ein, welche sich erklären, wenn man den an der erregenden Electrode jedes Stromes durch den anderen Strom hervorgebrachten Electrotonus berücksichtigt (Sewall). Interferenzerscheinungen beider Erregungswellen, welche sich wegen des doppelsinnigen Leitungsvermögens (p. 362) in der Zwischenstrecke begegnen müssen, sind bisher nicht mit Sicherheit festgestellt.

Anhang zur electrischen Erregung. Der Magnetismus ist ohne jede Wirkung (d. h. abgesehen von Induction durch Bewegung von Leitern im magnetischen Felde) auf den Nerven, den Muskel oder andere Organe (Hermann). Die positiven Angaben der Hypnotiker u. dgl. beruhen auf kritikloser Beobachtung. Die thierischen Theile verhalten sich lebend oder todt, feucht oder trocken, diamagnetisch (Faraday, Kohlrausch).

2. Thermische Einwirkungen.

Die Erregbarkeit der Nerven erhält sich von 0° bis gegen 50° (für Froschnerven), bei den 50° nahen Temperaturen aber nur für kurze Zeit; bis 50° kann der Nerv durch Abkühlung die verlorene Erregbarkeit wiedergewinnen; bei 65° stirbt er sofort ab; die Erwärmung über mittlere Temperatur erhöht ausserdem die Erregbarkeit, während letztere unterhalb 15° herabgesetzt wird (Rosenthal & Afanasieff). Kälte kann vor der Herabsetzung erhöhend wirken (Grützner & Efron). Die Verlangsamung der Leitung durch Kälte ist schon erwähnt.

Temperaturen über 35° bewirken häufig Erregung, Tetanus (Valentin, Eckhard u. A.); jedoch bleibt dieselbe bei reinen Versuchen aus, rührt also wohl von unbekannten Umständen her, welche erst durch die erhöhte Erregbarkeit zur Wirkung gelangen (vgl. p. 374); nur sensible Nerven erregen bei hohen Temperaturen regelmässig Reflexe (Grützner). Auch Kälte kann erregend wirken: taucht man den Ellbogen in Eiswasser, so entsteht im Verbreitungsgebiet des Ulnaris Schmerz und dann „Einschlafen“ und Anästhesie (E. H. Weber). Ferner bewirkt starker Temperaturwechsel oft Tetanus (v. Sobieranski).

3. Mechanische Einwirkungen.

Plötzliche mechanische Läsionen (Schlag, Quetschung, Zerrung) erregen den Nerven, während allmähliche Drucksteigerung unwirksam ist (Fontana). Durch regelmässiges leichtes Hämmern einer Nervenstelle (mechanischer Tetanomotor, Heidenhain) oder durch den oscillirenden Zug einer schwingenden Stimmgabel (Langendorff) kann man tetanisch reizen. Die zur Erregung eines Froschnerven nöthige lebendige Kraft liegt unter 0,007 grm.-mtr., und ist mehrere Hundert mal kleiner als die ausgelöste Muskelarbeit (Tigerstedt).

Allmähliche mechanische Schädigungen verändern nur die Erregbarkeit, und zwar bei mässigen Graden erhöhend, bei höheren herabsetzend bis zur Unerregbarkeit und Leitungsunfähigkeit. Bei Dehnung ist die Erhöhung der Erregbarkeit leicht nachweisbar (Harless u. A.); das Maximum liegt für Froschnerven etwa bei einer Belastung von 20—25 grm. (Tigerstedt). Auch durch Druck tritt Erhöhung der Erregbarkeit ein (Zederbaum). Hohe Drücke, welche das Leitungsvermögen beeinträchtigen, bewirken zuweilen Erregungserscheinungen, namentlich im Entlastungsstadium. Hierher gehört das sog. Einschlafen der Glieder durch Druck auf den Nervenstamm, bei welchem Verminderung des Tastvermögens und gleichzeitiges Kriebeln auftritt. Jedoch kann auch diese Erregung möglicherweise auf latente Reize, welche durch erhöhte Erregbarkeit wirksam werden, zurückgeführt werden.

Ob Druck (Ligatur) die motorischen Fasern leichter, resp. früher schädigt als die sensiblen (Lüderitz), oder umgekehrt (Zederbaum, Efron), bedarf weiterer Versuche. Bei mässiger Compression des Ischiadicus sind die Reflexe vom betr. Bein auf das andere noch erhalten, aber nicht auf das gleiche (Zederbaum); die sensiblen Fasern bleiben also für den in Frage kommenden Reiz länger durchgängig als die motorischen; dies kann jedoch darauf beruhen, dass die ausgelöste Erregung schwächer ist als die auslösende.

Die Fontana'sche Querbänderung der Nerven, welche bei Dehnung verschwindet, beruht nur auf Zickzackbiegung der nicht gedehnten Fasern und hat keine physiologische Bedeutung.

4. Chemische Einwirkungen.

Vertrocknung des Nerven ist mit heftigen Zuckungen und Tetanus des Muskels verbunden, welche durch Befeuchtung wieder beseitigt werden können (Kölliker); eine Erhöhung der Erregbarkeit geht der Erregung voraus (Harless). Auch concentrirte Salz- und Harnstofflösungen und concentrirtes Glycerin erregen durch Wasserentziehung; Auswässern beseitigt häufig die Erregung. Destillirtes

Wasser vernichtet langsam die Erregbarkeit; in verdünnter ($^1/_2$procentiger) Kochsalzlösung (Kölliker), in Oel, Quecksilber hält sie sich sehr lange. Säuren, Alkalien, Salze der Schwermetalle, Alkohol, Chloroform und viele andere Substanzen vernichten die Erregbarkeit, häufig mit vorangehender Erregbarkeitserhöhung und Erregung (Eckhard, Kühne u. A.). Vom Ammoniak ist es streitig, ob letztere eintritt. Die chemischen Schädlichkeiten sollen in gemischten Nerven die sensiblen Fasern zuerst angreifen (Moriggia, bestritten von Negro).

Die erregende Wirkung von Kochsalzlösungen, Glycerin etc. kann auch an sensiblen Nerven, z. B. durch reflectorische Speichelsecretion bei Reizung des centralen Lingualisendes nachgewiesen werden (Wertheimer). Ueber eine Erscheinung beim Vertrocknungstetanus s. p. 278.

5. Die natürliche Nervenerregung

besteht in unverständlichen Einwirkungen der mit den Faserenden verbundenen centralen und Sinnesapparate, von denen die folgenden Capitel handeln.

6. Die Beziehungen zwischen Reiz- und Erregungsgrösse

Nur die electrischen Reize lassen sich einigermassen graduiren; bei stets gleichem Schliessungsvorgang darf im Wesentlichen die erregende Dichtenschwankung (vgl. p 366f.) der Stromintensität proportional gesetzt werden, welche sich mittels des Rheochords abstufen lässt (p. 368). Inductionsströme können auch durch Verschieben der secundären Spirale gegen die primäre abgestuft werden; die Graduirung der Intensitäten muss mittels der Ablenkungen am Galvanometer geschehen (Fick). — Die Reizerfolge lassen sich nur indirect und unvollkommen an der Kraft oder Hubhöhe des Muskels vergleichen.

An einem gegebenen Präparat wachsen die Erfolge von einem gewissen Schwellenwerth des Reizes ab in einer gegen die Abscisse concaven Curve (Hermann, Tigerstedt) bis zu einem Maximum (über die übermaximalen Wirkungen s. p. 279).

Folgen gleiche untermaximale Reize rhythmisch auf einander, so nimmt häufig die Wirkung allmählich zu, d. h. jeder Reiz hinterlässt eine kurze Erhöhung der Erregbarkeit (Wundt; v. Bezold & Engelmann). Die dadurch hervorgebrachte verstärkte Wirkung wird meist als Summation der Erregungen bezeichnet.

Die Frage, ob der Nerv durch anhaltende Reizung ermüdet, kann nur dadurch entschieden werden, dass man den Muskel durch Einschiebung eines electrotonisirenden Stromes oder schwache Curarisirung vor der Mitreizung und Ermüdung bewahrt, und nachher den Strom öffnet, resp. die Ausscheidung des Curare abwartet (Bernstein,

Bowditch). Nach solchen Versuchen soll der Nerv selbst durch mehrstündige Reizung nicht ermüden (Wedensky, Bowditch). Aehnliches ergiebt die Beobachtung der eigenen Erregungsveränderung mittels der negativen Schwankung (Maschek).

Am gleichen Nerven hat die gleich starke Reizung verschiedener Stellen oft ungleichen Erfolg: namentlich ist die Erregbarkeit der dem Querschnittsende näheren Stellen grösser (Budge, Pflüger). Der Grund hiervon könnte darin liegen, dass die Erregung bei ihrer Fortleitung lavinenartig anschwillt (Pflüger), indessen sind bei sensiblen Nerven die Erfolge bei Reizung nahe dem Centrum grösser (Rutherford, Hällsten). Für ganz reine Versuche müssten Querschnitte des Nerven und seiner Aeste vermieden werden, weil diese in Folge der Demarcationsströme, wie schon p. 376 erwähnt, locale Erregbarkeitsveränderungen hervorbringen können; der Querschnitt des Stromes selbst versetzt den angrenzenden Abschnitt in Catelectrotonus, erhöht also dessen Erregbarkeit (Hermann). Ganz unversehrte Nerven sollen in der That für mechanische Reize überall gleich erregbar sein (Tigerstedt). Jedoch zeigt sich die Einwirkung von Chemicalien, Temperaturen u. s. w. an den oberen Nervenstrecken schneller als an den unteren (Grützner & Efron), was auf essentielle Verschiedenheiten der Streckenbeschaffenheit deuten würde.

III. Die Lebensbedingungen des Nerven.

1. Das Absterben ausgeschnittener Nerven.

Ausgeschnittene Nerven verlieren nach einer gewissen, beim Kaltblüter längeren und durch Wärme verkürzten Zeit ihre Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit; genauere Angaben sind nicht möglich, weil der Muskel bei indirecter Reizung schon früh versagt (p. 282), vermuthlich wegen Absterbens der Nervenenden; es scheint aus galvanischen Versuchen, dass der Nervenstamm zu dieser Zeit noch leistungsfähig ist. Im Beginn des Absterbens findet ein erhebliches Ansteigen der Erregbarkeit statt (Rosenthal). Die Stadien des Absterbens treten nicht an allen Stellen des Nerven gleichzeitig auf, sondern um so früher je näher dem Centrum (Valli, Ritter) oder dem Querschnitt (Rosenthal). Eine der Todtenstarre analoge sichtbare Veränderung ist nicht nachweisbar; die Meinung Einiger, dass der Axencylinder nicht präexistire, sondern eine postmortale Eiweissgerinnung darstelle, ist nicht erwiesen. Nur am Querschnitt tritt eine degenerative Veränderung (traumatische Degeneration) der verletzten Fasern ein (Schiff), welche

jedoch nur bis zum nächsten Ranvier'schen Schnürring geht, d. h. sich auf die verletzte Nervenfaserzelle beschränkt (Engelmann).

Die Ursache des Absterbens nach dem Ausschneiden lässt sich nicht so bestimmt wie beim Muskel ermitteln, weil der Stenson'sche Versuch aus dem oben angegebenen Grunde über das Verhalten des Nervenstammes nichts aussagt. Im Vacuum bleibt der Nerv, wie der Muskel, lange erregbar (Pflüger & Ewald); auch seine grosse Gefässarmuth deutet auf grosse Unabhängigkeit von Kreislauf und Athmung, was sich dadurch bestätigt, dass beim Stenson'schen Versuch (p. 282) die Sensibilität noch viele Stunden erhalten bleibt. (Stefani & Cavazzani). (Dies gilt jedoch keineswegs für alle centralen und peripherischen Endorgane.)

2. Der Einfluss der Nervencentra.

Im lebenden Thiere durchschnittene Nerven sterben in ihrem peripherischen Abschnitt ab, genau unter denselben Erscheinungen der Erregbarkeitsveränderungen wie ausgeschnittene (J. Müller & Sticker, Valli, Pfaff u. A.). Gleichzeitig beginnt eine paralytische Degeneration des vom Centrum abgetrennten Stückes (J. Müller, Steinrück u. A.), und zwar in ganzer Länge jeder abgetrennten Faser; der Axencylinder schwindet, das Mark wird trübe und körnig, und verschwindet dann ebenfalls, so dass nur das Neurilemm übrig bleibt, und der Nerv zu einem dünnen grauen Strange wird. Durchschneidet man die sensible Wurzel eines Spinalnerven zwischen Ganglion und Rückenmark, so degenerirt nur der centrale, am Rückenmark bleibende Stumpf, während der ganze mit dem Ganglion noch verbundene Nerv unentartet bleibt; für die sensiblen Nervenfasern liegt also das Ernährungscentrum, von welchem sie nicht getrennt werden dürfen ohne zu degeneriren, nicht im Mark, sondern im Spinalganglion (Waller).

Nach neueren Angaben (Friedländer & F. Krause, Joseph) degenerirt in durchschnittenen sensiblen Nerven ein Theil der Fasern im centralen, und nicht im peripherischen Abschnitt, und andrerseits nach Durchschneidung der sensiblen Wurzel ein Theil des peripherischen Abschnitts, während ein entsprechender Theil des centralen Abschnitts intact bleibt. Hiernach würden nicht alle sensiblen Fasern ihr trophisches Centrum im Spinalganglion haben, sondern ein Theil in der Peripherie (vielleicht in den Tastkörperchen, F. Krause), und ein Theil im Rückenmark. Wie die Spinalganglien verhält sich im Wesentlichen auch das Gangl. jugulare vagi; jedoch giebt es hier Erscheinungen, welche vorläufig nur so gedeutet werden können, dass gewisse Nervenfasern auf ein spinales und ein peripherisches trophisches Centrum angewiesen sind (Gad & Joseph).

Die genannten Vorgänge verlaufen beim Kaltblüter sehr viel lang-

samer als beim Warmblüter. Bei letzterem ist die Erhöhung der Erregbarkeit und der Beginn der Degeneration schon in den ersten Tagen merklich, und der Verlust der Erregbarkeit am 4. Tage vollendet (Longet). Die Degeneration, welche auch innerhalb der Centralorgane eintritt, sobald Fasern von ihrem trophischen Centrum getrennt werden, ist ein ausgezeichnetes Mittel, um den anatomischen Verlauf einzelner Nervenfasern festzustellen, indem man sie, durch Durchschneidung an einer centralen Stelle, gleichsam kennzeichnet (Budge & Waller). Die Angabe, dass bei durchschnittenen sensiblen Nerven auch die centralen Enden wegen Mangel an Erregung degeneriren, ist höchst zweifelhaft.

3. Die Regeneration durchschnittener Nerven.

Die beiden Abschnitte eines durchschnittenen Nerven heilen sehr leicht wieder zusammen, mit voller Wiederherstellung des Leitungsvermögens (Cruikshank, Fontana); ein an zwei Stellen durchschnittener Nerv verheilt nur an der oberen Schnittstelle, d. h. die Verheilung erfolgt nur unter Vermittlung des Centralorgans (Vulpian). Zwei centrale Nervenenden scheinen nicht mit einander verwachsen zu können (Stefani).

Die Regeneration tritt auch dann ein, wenn die beiden Nervenstümpfe ziemlich weit auseinander liegen; jedenfalls kann eine bleibende Trennung eines Nerven nicht sicher durch blosse Durchschneidung, sondern nur durch Excision (Resection) eines möglichst langen Stückes erreicht werden. Bei der Regeneration gemischter Nerven kehrt zuerst die Sensibilität, dann der Willenseinfluss und erst zuletzt die directe Erregbarkeit des peripherischen Stückes wieder (Schiff, Duchenne, Erb, Ziemssen & Weiss).

Der Modus der Regeneration ist noch streitig; die Meisten nehmen an, dass die Fasern des centralen Stumpfes in die Röhren des peripherischen hineinwachsen. Die Wiederherstellung der Function, besonders der Empfindlichkeit, nach Nervendurchschneidungen erfolgt oft so schnell, dass sie unmöglich auf Regeneration beruhen kann. Vielmehr deuten solche Fälle auf die Existenz von Fasern benachbarter Nerven im Verbreitungsbezirk des durchschnittenen („collaterale Innervation"); dass überhaupt vorübergehende Anästhesie auftritt, wird durch Hemmungswirkungen der Verletzung (Cap. XI.) erklärt (Vanlair). Regenerirte Nerven können nach einer zweiten Durchschneidung abermals regeneriren (Vanlair).

Eine schwer erklärbare Beobachtung ist, dass nach Durchschneidung und Degeneration des Hypoglossus der sensible Lingualis motorische Wirkungen auf die Zunge gewinnt, welche mit der Regeneration des ersteren wieder schwinden (Philipeaux & Vulpian); die Erscheinung fehlt aber, wenn die Chorda tympani durchschnitten und degenerirt ist, ist also den dem Lingualis beigemischten Chordafasern zuzuschreiben (Vulpian). Wesentlich ist die Feststellung, dass der gereizte

Lingualis das nach Durchschneidung des Hypoglossus auftretende paralytische Flimmern der Zunge (p. 284) verstärkt (Schiff); diese Verstärkung geht in wirkliche Bewegung („pseudomotorische Wirkung") ähnlich derjenigen durch Hypoglossusreizung über, jedoch mit ungewöhnlich langem Latenzstadium (bis 3 Sec.); sie geht der gefässerweiternden Wirkung parallel, tritt aber auch bei verschlossenen Arterien (sogar an der ausgeschnittenen Zunge, Morat) ein, so dass ein unbekanntes Moment, vielleicht verstärkte Lymphbildung, das Zwischenglied bildet (Heidenhain). Auch andere (aber nicht alle, Wertheimer) gefässerweiternde Nerven haben nach Durchschneidung der motorischen Nerven ihres Bezirkes pseudomotorische Wirkungen (Rogowicz). Die bei Verwachsung des Lingualis und Hypoglossus von ersterem aus hervorgerufenen motorischen Wirkungen (p. 362) sind übrigens nicht etwa pseudomotorisch (Heidenhain).

IV. Die am Nerven selbst auftretenden functionellen Erscheinungen.

Obgleich die Thätigkeit des Nerven hauptsächlich an seinen Endorganen festgestellt wird, hat man doch auch an ihm selber Veränderungen nachgewiesen, und zwar galvanische und weniger sicher chemische. Mechanische Vorgänge (Bewegung) sind an den Nervenfasern auf Reizung nicht zu sehen. Auch eine Erwärmung konnten die sorgfältigsten thermoelectrischen Untersuchungen (Helmholtz, Heidenhain) nicht constatiren, selbst wenn der Apparat noch $^1/_{3000}{}^0$ anzeigte (Rolleston). Die Angabe, dass beim Absterben Erwärmung eintrete (Rolleston), bedarf der Nachprüfung.

1. Galvanische Erscheinungen an den Nerven.

Die galvanischen Erscheinungen am Nerven sind denjenigen des Muskels in jeder Hinsicht analog, und können daher unter Verweisung auf p. 289 ff. sehr kurz behandelt werden. Wegen des grossen Widerstandes des Nerven (longitudinal etwa $2^1/_2$ Millionen mal so gross wie der des Quecksilbers, Hermann) sind alle Ströme schwächer als beim Muskel, und daher empfindlichere Vorrichtungen nöthig.

a. Erscheinungen in der Ruhe.

An ruhenden, ausgeschnittenen Nerven verhält sich der künstliche Querschnitt negativ gegen die Längsoberfläche (du Bois-Reymond); die electromotorische Kraft beträgt 0,02—0,03 Dan. Unsymmetrische Längsschnittspuncte geben schwächere Ströme, nach demselben Gesetz wie am Muskel. Der Strom eines künstlichen Querschnitts (welcher auch caustisch, thermisch etc. angelegt sein kann, vgl. p. 290), nimmt schnell ab, während neue Querschnitte volle Wirkung zeigen; der Grund liegt in der Begrenzung des Absterbeprocesses an den Ranvierschen Schnürringen (p. 380), und in der Stromlosigkeit der unversehrten Zellen (Engelmann; vgl. auch p. 291). Ganz abgestorbene

Nerven sind stromlos. Die natürlichen Enden der Nervenfasern sind tief in andere Gewebe vergraben und können daher nicht untersucht werden; ein Ruhestrom, der ihnen angehörte, ist nirgends nachgewiesen (über Netzhautströme s. d. zwölfte Cap.).

Alle Wirkungen ruhender Nerven sind also auf die Negativität verletzter Faserstellen gegen den lebenden Rest zurückzuführen, und daher als Demarcationsströme zu bezeichnen (Hermann).

Die bei ungleicher Temperatur verschiedener Nervenstellen auftretenden Ströme zeigen dieselben Gesetze wie am Muskel (Grützner; vgl. p. 291).

An manchen Nerven zeigen die beiden Querschnitte verschieden starke Negativität gegen den Längsschnitt, und demgemäss gegen einander einen „Axialstrom"; die Richtung desselben ist bei rein centrifugalen Nerven aufsteigend, bei centripetalen absteigend; jedoch kommen Ausnahmen vor (du Bois-Reymond, Fredericq, Mendelssohn).

b. Erscheinungen bei der Thätigkeit.

Der Demarcationsstrom zeigt bei tetanischer Erregung des Nerven eine negative Schwankung (du Bois-Reymond), welche unter günstigen Umständen (Reizung durch Schliessung abterminaler Ströme am Querschnittsende, vgl. p. 376) secundären Tetanus giebt (Hering). Für Einzelreize ist die negative Schwankung ebenso durch secundäre Zuckung (Hering), sicherer aber mit dem Rheotom (p. 292) nachweisbar (Bernstein), wobei sich zeigt, dass der Nervenstrom rascher abnimmt, als er wieder ansteigt, und sich beim Maximum der Schwankung umkehrt. Ohne Zweifel hat auch die tetanische Schwankung eine Curve wie die ersten Senkungen der Fig. 39 (p. 293) sie andeuten. Die Gesammtdauer einer einzelnen Schwankung wird sehr verschieden angegeben (0,0007 sec. Bernstein, 0,005 Hermann, 0,024 Hering). Ist der Demarcationsstrom eines Nervenquerschnitts verschwunden (p. 382), so ist auch die Schwankung Null (Hemann).

Die negative Schwankung bewährt sich ebensogut wie die Muskelzuckung als Zeichen der am Nervenende anlangenden Erregung; so ist z. B. ihre Latenzzeit bei entfernter Reizung in r (Fig. 71) grösser als bei naher in r', wenn beide Male der Demarcationsstrom in lq abgeleitet wird, und zwar genau um so viel, wie der Leitungszeit in der Nervenstrecke rr' entspricht; ferner nimmt die Schwankung an Grösse zu oder ab, wenn die Reizstelle in Cat- oder Anelectrotonus versetzt wird (Bernstein). Bei Reizung des Ischiadicus zeigen nicht allein die hinteren, sondern auch die vor-

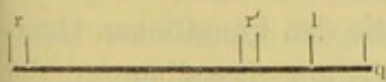


Fig. 71.

deren Spinalwurzeln negative Schwankung, ein sicherer Beweis, dass die motorischen Fasern auch centripetal leiten, und ebenso zeigt ein Querschnitt des Stammes negative Schwankung nicht bloss bei Reizung der vorderen, sondern auch bei solcher der hinteren Wurzeln; die sensiblen Fasern leiten also auch centrifugal; womit das doppelsinnige Leitungsvermögen bewiesen ist (du Bois-Reymond, vgl. p. 362).

Leitet man den Demarcationsstrom so ab, dass die Längsschnittselectrode der Reizstelle r (Fig. 72) einmal näher und einmal entfernter liegt (Ableitung lq und $l'q$), so ergiebt das Rheotom im ersteren Falle früheren Eintritt der Schwankung als im letzteren, und zwar ist wiederum die Zeitdifferenz etwa gleich der Leitungszeit in der Strecke ll'; hieraus ergiebt sich mit grosser Wahrscheinlichkeit, dass die negative Schwankung von einer Veränderung an der Längsschnittsstelle des abgeleiteten Stromes herrührt, dass diese durch die Erregung negativer wird, und diese Negativität mit derselben Geschwindigkeit wie die Erregung über den Nerven abläuft (Bernstein).

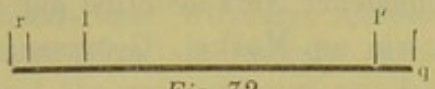


Fig. 72.

Leitet man von zwei Längsschnittspuncten ll' eines Nerven (Fig. 73) so ab, dass kein Ruhestrom vorhanden ist, so gelingt es mit gewöhnlichen Hülfsmitteln nicht, eine Erregungswirkung nachzuweisen. Verzögert man aber die Leitung durch Kälte, so dass die Phasen in l und l' mehr aus einander gezogen werden, und benutzt man ein Bündel mehrerer Nerven, so ist zwischen l und l' ein doppelsinniger Actionsstrom nachweisbar, die erste Phase dem Erregungsablauf gleichläufig, die zweite gegenläufig (Hermann). Unterbindet man den Nerven zwischen l und l', so dass die Erregung nicht nach l' gelangt, so fällt die zweite Phase fort, und der Versuch reducirt sich auf den obigen Fall des künstlichen Querschnitts; der Actionsstrom rührt also davon her, dass erregte Stellen sich gegen unerregte der gleichen Faser negativ verhalten, so dass zuerst l negativ ist gegen l', und dann umgekehrt; und die negative Schwankung rührt nur daher, dass die Erregungswelle den künstlichen Querschnitt nicht erreicht, weil die negative Substanz desselben an der Erregung nicht Theil nimmt (Hermann).

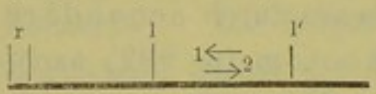


Fig. 73.

Im Tetanus zeigt sich zwischen l und l' kein Actionsstrom, weil die abwechselnden Negativitäten beider Stellen sich in ihrer Wirkung auf das Galvanometer aufheben. Kälte zieht nicht allein die Fortleitung, sondern auch den Ablauf der Erregung an der einzelnen Stelle (den phasischen Actionsstrom) in die Länge (Hermann).

Der negativen Schwankung des Demarcationsstromes folgt häufig eine positive Nachschwankung, welche einer der Thätigkeit entgegengesetzten Veränderung des Nerven (vgl. auch p. 295) zugeschrieben wird (Hering, Biedermann, Head).

c. Der Electrotonus.

Wird eine Nervenstrecke von einem constanten Strome durchflossen, und irgend eine andere Strecke des Nerven mit dem Galvanometer verbunden, so zeigt sich in letzterer ein dem durchgeleiteten (polarisirenden) Strome gleichgerichteter Strom, welcher sich, falls ein Demarcationsstrom in der abgeleiteten Strecke ist, zu diesem algebraisch summirt (du Bois-Reymond).

Diese als Electrotonus bezeichneten Ströme sind um so stärker: 1. je stärker der polarisirende Strom, 2. je länger, bei gleicher Stromstärke, die durchflossene Strecke, 3. je näher der durchflossenen Strecke die abgeleitete liegt; 4. sie fehlen, wenn der polarisirende Strom quer durch den Nerven geleitet wird; 5. sie fehlen, wenn der Nerv zwischen durchflossener und abgeleiteter Strecke unterbunden oder sonstwie physiologisch unterbrochen ist; 6. sie fehlen am abgestorbenen Nerven; 7. sie sind auf der Seite der Anode stärker als auf der der Cathode, und nehmen auf ersterer allmählich zu, auf letzterer ab; 8. ihre Grösse kann die des Demarcationsstromes um das 25fache und mehr übertreffen (du Bois-Reymond). 9. Durch Kälte wird der Electrotonus bis zum Verschwinden vermindert (Hermann & v. Gendre).

Legt man der abzuleitenden Strecke statt der Galvanometerenden den Nerven eines Froschschenkels an, so entsteht bei Schliessung resp. Oeffnung des polarisirenden Stromes eine secundäre Zuckung und bei rascher Wiederholung der Schliessungen secundärer Tetanus; da diese Erscheinung bei nicht electrischen Reizungen ausbleibt, und durchaus von der Nähe der durchflossenen Strecke abhängt, kann sie nicht wie die wahre secundäre Zuckung (p. 383), von dem Actionsstrom oder der negativen Schwankung herrühren, sondern muss von der plötzlichen Entstehung resp. Aufhebung des Electrotonus abgeleitet werden (du Bois-Reymond); sie macht bei oberflächlicher Betrachtung den paradoxen Eindruck, als ob die Leitung von einem Nerven auf den andern übergangen wäre (paradoxe Zuckung). Mittels der secundären Zuckung lässt sich nachweisen, dass der Electrotonus sehr schnell bei der Schliessung des polarisirenden Stromes im ganzen Nerven vorhanden ist, und mindestens mit derselben Geschwindigkeit, wie die Erregung, sich ausbreitet (Helmholtz). Reizt man ferner an

einer Stelle und schliesst in demselben Moment einen starken aufsteigenden Strom oberhalb der Reizstelle, so bleibt die Wirkung des Reizes aus; der Anelectrotonus ist also auch an entfernten Nervenstellen schon im Momente der Schliessung vorhanden (Grünhagen; Hermann mit v. Baranowski & Garré). Eine andere, auf Rheotomversuchen am Galvanometer beruhende Angabe schreibt im Gegentheil dem Electrotonus eine äusserst geringe Ausbreitungsgeschwindigkeit von 8—10 m. zu (Bernstein).

An den Muschelnerven fehlt der Electrotonus auf der Seite der Cathode (Biedermann).

Der Demarcationsstrom des Nerven muss sich längs der Fasern electrotonisch ausbreiten (Hermann). Hierdurch erklären sich die „schwachen Längsschnittsströme" und die vom Catelectrotonus herrührende grössere Erregbarkeit am Querschnitt (p. 379).

Auch der Muskel besitzt electrotonische Ströme, welche jedoch viel schwächer sind als die des Nerven (Hermann).

Bei Tetanisirung eines im Electrotonus befindlichen Nerven zeigen die electrotonischen Ströme eine negative Schwankung (Bernstein); ausserdem zeigt der polarisirende Strom selbst eine positive Schwankung (Grünhagen, Hermann), von welcher sich nachweisen lässt, dass sie nicht etwa auf Widerstandsabnahme im Nerven beruht. Die Untersuchung mit dem Rheotom ergiebt, dass der Actionsstrom an jeder Nervenstelle einen Zuwachs erhält, welcher intrapolar dem polarisirenden Strome gleichsinnig, extrapolar ihm entgegengesetzt ist, dass aber ausserdem die Erregungswelle selbst auf dem Wege zur Anode anschwillt, auf dem Wege zur Cathode abnimmt und selbst erlöschen kann (Hermann).

d. Leitungswiderstand und Polarisation des Nerven.

Der Nerv hat wie der Muskel in der Querrichtung grösseren Widerstand als in der Längsrichtung; das Verhältniss ist etwa 5 : 1; die Ungleichheit schwindet, abweichend vom Muskel, erst durch Siedehitze (Hermann).

Die Polarisirbarkeit des Nerven (Peltier, du Bois-Reymond) zeigt genau dieselben Erscheinungen, wie die des Muskels, auf welchen daher verwiesen wird (p. 297f.), namentlich auch dieselben extrapolaren Nachströme (Hermann) und nach kurzen starken Strömen den positiven intrapolaren Nachstrom (du Bois-Reymond), welcher von der anelectrotonischen Oeffnungserregung herrührt (Hermann), wobei zu beachten ist, dass am Nerven bei starken Strömen fast die ganze intrapolare Strecke im Anelectrotonus ist (p. 365).

An Grösse, und namentlich an Geschwindigkeit des Ent-

stehens und Vergehens, übertrifft die Polarisation des Nerven diejenige des Muskels bedeutend; sie lässt sich daher durch Wechselströme nicht eliminiren (Hermann). Die Einflüsse der Temperatur u.s.w. sind wie beim Muskel.

e. Theorie der galvanischen Nervenphänomene.

Die Erscheinungen des Demarcations- und des Actionsstroms erklären sich genau wie beim Muskel aus einem electromotorischen Gegensatz zwischen unverändertem Faserinhalt einerseits und absterbendem oder erregtem andrerseits, wobei letzterer negativ ist.

Die electrotonischen Ströme sind Zweige des polarisirenden Stromes, welcher durch die eigenthümliche Polarisirbarkeit der Nervenfasern gezwungen ist, sich sehr weit längs des Nerven auszubreiten (Hermann).

Leitet man einem Metalldraht, welcher von einem feuchten Leiter umgeben ist, an einer Strecke mittels des letzteren einen Strom zu, so zeigt die Oberfläche des ganzen Leiters Ströme, welche dem Gesetz des Electrotonus folgen; dieselben bleiben aus, wenn der Kerndraht aus amalgamirtem Zink und die Hülle aus Zinklösung besteht (Matteucci, Hermann). Der Grund hiervon liegt in der Polarisationsconstante zwischen Hülle und Kern; dieselbe stellt einen so grossen Widerstand dar, dass die übrigen, von den Längen der Stromfäden abhängigen Widerstände dagegen sehr klein sind, und deshalb der Eintritt des Stromes in den Kern sich auf lange Leiterstrecken fast gleichmässig ausbreitet. Dies ist, wie die Rechnung ergiebt (H. Weber), auch dann der Fall, wenn der Kern nicht besser leitet als die Hülle. Dass nun die Nervenfasern aus zwei concentrischen Substanzen bestehen, zwischen denen eine Polarisation stattfindet, darauf deutet der grosse Querwiderstand des Nerven im Vergleich zum Längswiderstand. Im polarisirten Nerven sind also die Faserkerne an ihrer Oberfläche polarisirt, und zwar in der anelectrotonischen Strecke positiv, in der catelectrotonischen negativ, am stärksten an den Electroden selbst. Auch erklärt sich aus der Superposition beider Polarisationen der begünstigende Einfluss längerer intrapolarer Strecken auf den Electrotonus. Die Ausbreitung des Stromes kann, wie sich auch am Drahtmodell zeigen lässt, nur soweit gehen, als die Continuität sowohl der Kern- als der Hüllensubstanz reicht; da die Unterbindung die Substanzen in indifferente Leiter verwandelt, muss sie die Ausbreitung unterbrechen. Auf zahlreiche andere Folgerungen aus dieser Theorie,

welche sämmtlich den Thatsachen entsprechen, kann hier nicht eingegangen werden. Ueber die Erklärung der Nachströme s. p. 299.

Die Wirkungen der Erregung auf den Electrotonus lassen sich erklären, wenn man annimmt, dass die Polarisationsconstanten des Nerven durch die Erregung herabgesetzt werden; dies muss den polarisirenden Strom selbst verstärken, seine extrapolare Ausbreitung aber vermindern (Hermann). Ueber die Veränderungen der Erregungswelle selbst s. unten sub V.

Dass der Muskel nur sehr schwachen extrapolaren Electrotonus hat, lässt sich aus der geringeren Polarisirbarkeit (p. 387), möglicherweise aber auch aus den Calibern der Faserkerne erklären.

2. Chemische Erscheinungen am Nerven.

Die chemische Zusammensetzung der Nervensubstanz ist wenig bekannt, und wird meist nur aus der Zusammensetzung des Gehirns entnommen, da die dünnen Nerven kein genügendes Material liefern; es muss daher auf die Lehre vom Gehirn verwiesen werden. Die Reaction des Nerven ist in der Ruhe neutral, und soll wie beim Muskel durch Anstrengung und Absterben sauer werden (Funke), was aber von manchen Autoren bestritten wird. Sonstige Umsetzungen bei der Nerventhätigkeit sind nicht in brauchbarer Weise nachgewiesen. Der Stoffverbrauch des Nerven kann, bei seiner Gefässarmuth und dem Mangel nachweisbarer Ermüdung und Wärmebildung, nur sehr gering sein. Es wäre aber denkbar, dass bei der Erregung trotzdem Zersetzungen stattfinden, welchen aber eine sofortige Regeneration folgt, so dass kein definitiver Verbrauch eintritt. Diejenigen Bestandtheile des Nerven, welche für seine Function ins Spiel treten, sind wahrscheinlich, noch mehr als die des Muskels, so ungemein unbeständig, dass an eine Darstellung schwerlich zu denken ist.

V. Zur Theorie der Nervenfunction.

Die älteren Theorien, welche die Nerventhätigkeit durch Bewegungen eines Fluidums u. dgl. zu erklären versuchten, können gänzlich übergangen werden. Die Idee, dass die Nerventhätigkeit auf Electricität beruhe (Hausen 1743), konnte, selbst als der electrische Telegraph erfunden war, und die in manchen Puncten glückliche Vergleichung des Nervensystems mit einem Telegraphensystem sehr allgemein wurde, zu keiner brauchbaren Theorie entwickelt werden. Gegen jede tiefere Analogie mit dem Telegraphen spricht die Abwesenheit geschlossener Stromkreise, stromgebender batterieartiger Apparate, das Fehlen jeder galvanischen Isolation der Nervenfasern,

die Wirkung der Unterbindung und vor Allem die Langsamkeit der nervösen Leitung. Nach Entdeckung des Nervenstroms ((DU BOIS-REYMOND 1843) waren neue Handhaben für electrische Theorien gegeben; besonders wurde eine Zeit lang vermuthet, dass regelmässig angeordnete electromotorische Molecüle im Nerven, welche man zur Erklärung des Nervenstroms annahm, zugleich durch electrodynamische Aufeinanderwirkung die Leitung besorgen; jedoch ist weder eine solche Theorie näher entwickelt worden, noch hat sich die Annahme solcher Molecüle überhaupt als nothwendig oder zulässig herausgestellt.

Die Nervenleitung wird fast allgemein jetzt so aufgefasst, dass jeder Faserabschnitt durch den angrenzenden Abschnitt grade so wie durch einen äusseren Reiz erregt wird, also als eine Fortpflanzung der Erregung von Theilchen zu Theilchen. Gegen diese einfache Anschauung wird angeführt, dass eine Nervenstrecke mechanisch oder chemisch leiten kann, ohne durch äussere Reize erregbar zu sein (SCHIFF u. A.). Indessen ist es sehr wohl denkbar, dass die Erregung durch den Reiz des Nachbartheilchens günstigere Bedingungen findet als die durch äussere Reizmittel, welche letztere ja im physiologischen Leben gar nicht vorkommt. Wenn es ferner wahr ist, dass erregbarere (z. B. erwärmte) Nervenstrecken die durchgehende Erregung vergrössern (GRÜTZNER & EFRON), so muss Leitung auf Erregung beruhen.

Worin nun aber diejenige Veränderung, welche man Erregung nennt, besteht, und wodurch sie dem Nachbartheilchen sich mittheilt, ist unbekannt. Sicher weiss man nur, dass jene Veränderung mit einer Negativität der erregten Stelle innig verbunden ist. Da nun der electrische Strom zugleich das wirksamste Reizmittel für den Nerven ist, und ausserdem die Erregbarkeit mächtig beeinflusst, ist es allerdings höchst wahrscheinlich, dass galvanische Vorgänge bei der Erregungsleitung die Hauptrolle spielen. Sehr bemerkenswerth ist, dass der Actionsstrom an einer erregten Nervenstelle so verläuft, dass er die erregte Stelle selbst in Anelectrotonus, ihre nächste Nachbarschaft aber in Catelectrotonus versetzt (HERMANN). Fig. 74 verdeutlicht dies: *KK* sei der Kern, *HHHH* die Hülle einer Nervenfaser, und *pqrs* ein erregter Theil des Kerns, so erzeugen die beiden electromotorischen Flächen *ps* und *qr* des Actionsstroms die gezeichneten Strömchen, welche wegen des ge-

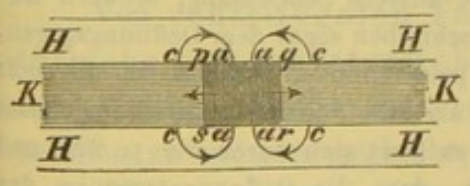


Fig. 74.

ringen Widerstandes bei den microscopischen Dimensionen als äusserst kräftig anzusehen sind; dieselben bilden für den Kern bei *c*, *c* Cathoden, bei *a*, *a* Anoden, wirken folglich auf die erregte Stelle beruhigend, auf die Nachbarschaft erregend.

Dieser Umstand genügt freilich noch nicht zu einer vollständigen Theorie der Nervenleitung. Bemerkenswerth aber ist, dass das p. 387 erwähnte Kernleitermodell bei kurzen localen Stromschliessungen wellenförmig ablaufenden Electrotonus zeigt, d. h. Auftreten electrotonischer Ströme an entfernteren Stellen zu einer Zeit, wo der polarisirende Strom schon geöffnet ist; dass also auch rein galvanische Processe zu wahren Wellenerscheinungen Anlass geben können (Hermann & Samways).

Jedenfalls kann kein Zweifel sein, dass die nervösen Processe mit der ungemein starken Polarisation der Nervenkerne innig zusammenhängen. Das electrotonische Gesetz lässt sich so auszudrücken, dass positive Polarisation einer Nervenstelle ihre Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit herabsetzt, negative sie erhöht. Der Indifferenzpunct ist der neutrale Grenzpunct zwischen positiver und negativer Polarisation. Das polare Erregungsgesetz kann so ausgedrückt werden: Eine Nervenstelle wird durch plötzliche Vermehruug negativer oder Verminderung positiver Polarisation erregt. Endlich das p. 386 erörterte Gesetz des Anschwellens und Abschwellens der Erregungswelle lautet: Die Welle nimmt zu, wenn sie zu positiveren, und ab, wenn sie zu negativeren Stellen übergeht. Der letztere Satz gestattet übrigens, den Einfluss des Electrotonus auf die Nervenerfolge ohne Annahme von Erregbarkeitsveränderungen vollständig zu erklären (Hermann), worauf indess hier nicht eingegangen werden kann.

Wenn die Oeffnungserregung vom Schwinden der positiven Polarisation herrührt, so muss sie, da dasselbe durch den polarisatorischen Nachstrom selber wesentlich geschieht, durch das Zustandekommen des letzteren begünstigt werden. In der That erhält man bei der Rheochordanordnung Fig. 68 (p. 368) leichter Oeffnungszuckung, wenn der Schlüssel *s* im Hauptkreise *aKb*, als wenn er im Nervenzweige *aNb* sich befindet (Hermann, Grützner); im letzteren Falle fände der Polarisationsstrom nach der Oeffnung keine äussere Schliessung, sondern nu die innere durch die Hüllensubstanz. Manche schreiben sogar dem Oeffnungsgegenstrom, dessen Cathode offenbar die Anode des polarisirenden Stromes ist, die Oeffnungserregung selbst zu, und betrachten sie als eine Schliessungswirkung dieses Gegenstromes (Tigerstedt, Grützner). Allein es lässt sich durch die p. 299 und 386 angeführten Erscheinungen direct zeigen, dass die Oeffnungserregung den Gegenstrom lange überdauert und durch ihre eigene Wirkung übercompensirt (Hermann); sie rührt also direct vom Schwinden der positiven Polarisation her.

welches durch den Gegenstrom begünstigt, aber nicht bedingt wird. In den Fällen von Oeffnungstetanus ist die dauernde Erregung der anodischen Strecke durch lange Dauer des Actionsstroms direct nachweisbar (Hermann). Dass frequente Reize nicht tetanisiren, besonders in der Kälte (p. 267), könnte daher rühren (Sewall), dass das Schwinden und Entstehen der Polarisation um so mehr Zeit braucht, je niedriger die Temperatur (p. 297, 387).

Ob die im Nerven wie im Muskel anzunehmende restitutive Synthese etwa eine selbstständige Positivität der Substanz hervorbringt, ist eine noch offene Frage. Im Sinne einer solchen wird die positive Nachschwankung (p. 385) aufgefasst. Ferner ist die Positivität der der Anode näheren gegen entferntere Puncte, welche sich im Electrotonus zeigt, möglicherweise zum Theil diesem Umstande zuzuschreiben (Hermann 1868, Biedermann). Es würde dann neben dem physicalischen (Stromausbreitungs-) auch ein physiologischer Electrotonus existiren; letzterer soll durch Aetherdämpfe beseitigt werden (Biedermann).

Neuerdings wird die restitutive Synthese („Assimilation", vgl. p. 306) in den sensiblen Nerven als Quelle besonderer Empfindungsqualitäten angesehen, welche den mit der Spaltung („Dissimilation") verbundenen entgegengesetzt sein sollen (Hering). Näheres s. bei Temperatursinn, Geschmack, Farbensinn im 12. Capitel. Diese Annahme muss aber auch eine Fortleitung assimilatorischer Veränderung präsumiren, welche schwer begreiflich ist.

VI. Die verschiedenen Arten von Nervenfasern.

Ob den anatomischen Verschiedenheiten der Nervenfasern (doppeltcontourirte oder markhaltige; einfachcontourirte oder marklose; nackte Axencylinder) Verschiedenheiten der Function entsprechen, ist bisher nicht bekannt. Die grauen sympathischen, meist aus marklosen Fasern bestehenden Nerven sind reizbar und leitend gerade wie die übrigen; ihre Leitungsgeschwindigkeit könnte möglicherweise eine andere sein (p. 363).

Nach der Lage des Erfolgsorgans und nach dem Erfolge theilt man die Nervenfasern in centrifugale, centripetale und intercentrale ein, wobei jedoch die eigentliche Function, und wahrscheinlich auch alle anderen Eigenschaften der Faser selbst wahrscheinlich stets die gleichen bleiben. Thatsachen, welche vielleicht auf Verschiedenheiten motorischer und sensibler Fasern deuten, sind p. 370, 376f. und 381 erwähnt.

Centrifugale Fasern.

Von centrifugalen Fasern sind mit Sicherheit bisher nur motorische und secretorische bekannt. Eine zweifelhafte und streitige Gattung bilden die trophischen Fasern; man hat solche annehmen zu müssen geglaubt, um gewisse Ernährungsstörungen, welche nach Nervenläsionen auftreten, zu erklären. Die Entzündung und Vereiterung des Augapfels, welche nach Durchschneidung des Trige-

minus eintritt, ist indess nur dem Wegfall der Sensibilität zuzuschreiben, denn das Auge bleibt beim Kaninchen gesund, wenn man es durch Schutzbrillen oder Vornähung des empfindenden (weil von Cervicalnerven versorgten) Ohres vor Verletzung schützt (Snellen).

Die vorstehende Erklärung der neuroparalytischen Augenentzündung hat man später wieder umzustossen versucht, weil nach Lähmung des Facialis, trotzdem das Thier jetzt sein Auge nicht mehr durch Lidschluss schützen kann, keine Entzündung eintritt (Samuel), und weil nach partieller Durchschneidung des Trigeminusstammes, sobald die innersten Fasern intact sind, trotz vollkommener Empfindungslähmung und ohne dass man das Auge künstlich schützt, keine Entzündung eintreten soll, während umgekehrt das Auge sich sehr leicht entzünde (wenn es nicht geschützt wird), sobald nur die innersten Fasern verletzt, die übrigen erhalten, das Auge also sensibel geblieben ist (Meissner, Schiff). Doch ist letzteres bestritten und ersteres beweist nicht viel, da das Thier sein Auge auch ohne Lidschluss vor vielen Insulten schützen kann. Gegen besondere trophische Nerven spricht auch, dass das Auge nach Trigeminus-Durchschneidung auf Entzündungsreize genau wie ein normales reagirt (Cohnheim & Senftleben).

Die Mundgeschwüre, welche nach derselben Operation auftreten, rühren von Eindrücken der Zähne in die Schleimhaut her, weil der Unterkiefer wegen der einseitigen Kaumuskellähmung sich schief stellt (Rollett).

Die Atrophie gelähmter Glieder erklärt sich aus der paralytischen Atrophie der Muskeln (p. 283), welche der Trennung der gewöhnlichen motorischen Fasern zugeschrieben wird. Dass auch Haut, Haare und andere Theile Veränderungen erleiden, würde erst dann zur Annahme besonderer, die Ernährung beherrschender Nerven nöthigen, wenn der Einfluss der aufgehobenen Gefässinnervation und Sensibilität sicher eliminirt wäre. Dasselbe gilt, wenn man zur Erklärung von Hauterkrankungen, welche der Nervenausbreitung folgen, wie z. B. des Zoster, trophische Nerven annehmen will.

Centripetale Fasern.

Die centripetalen Nerven werden als sensible oder sensuelle und als reflectorische bezeichnet, je nachdem man als ihre Hauptfunction die Erregung von Empfindungen oder von Reflexen betrachtet; wahrscheinlich sind beide Functionen stets vereinigt (vgl. die Lehre von den Centralorganen).

Intercentrale Fasern.

Als intercentrale Fasern hat vorliegendes Werk zuerst solche Fasern bezeichnet, welche zwischen zwei centralen Gebilden verlaufen. Sie bilden die Hauptmasse der Fasern in den Centralorganen (s. d.). Als intercentrale Fasern von peripherischem Verlauf müssen u. A. die regulatorischen Nerven, z. B. des Herzens, bezeichnet werden, wenn dieselben, wie die meisten noch annehmen, in den Ganglienzellen der Organe münden.

Nervenstämme.

Die Nervenstämme enthalten meist Fasern verschiedener Gattung (gemischte Nerven), welche erst in der Nähe ihres Verbreitungsbezirks in rein motorische, rein sensible u. s. w. Aeste sich spalten. Nur bei den kurzen Hirnnerven führen die Nerven grösstentheils von Ursprung ab nur Fasern Einer Art (rein motorische, rein sensuelle Nerven).

Die Physiologie hat für jede Nervenfaser ihre specielle Function festzustellen, oder mit anderen Worten ihr Erregungs- und ihr Erfolgsorgan zu ermitteln. Diese Aufgabe könnte rein anatomisch durch Präparation, oder durch das Hülfsmittel der Degeneration (p. 380) gelöst werden. Meist ist es einfacher, durch Reizung oder durch den Functionsausfall nach der Durchschneidung die Frage zu lösen. Die Ermittelungen dieses Gebietes (die sog. specielle Nervenphysiologie) werden zweckmässiger im Zusammenhang mit den Central- und Sinnesorganen dargestellt.

Anhang zum 10. Capitel.

Die electrischen Fische.

Eine Anzahl Fische, nämlich hauptsächlich: von Flussfischen der Zitteraal (Gymnotus electricus) und Zitterwels (Malopterurus electricus), von Seefischen der Zitterrochen (Torpedo marmorata und ocellata), schwächer auch gewöhnliche Rochen (Raja clavata etc.) haben die merkwürdige Eigenschaft, willkürlich und reflectorisch electrische Schläge durch das Wasser zu senden, welche kräftig genug sind, um als Angriffs- und Vertheidigungswaffe zu dienen. Der Ausgangspunct dieser Schläge ist das electrische Organ, eine säulenartig geschichtete Folge plattgedrückter Fächer, deren jedes eine sogenannte electrische Platte enthält, in welcher ein Zweig des electrischen Nerven endet. Die Axe der Säulen ist bei Gymnotus und Malopterurus der Körperaxe parallel, bei Torpedo senkrecht zu derselben und zur Fläche des platten Thieres. Die electrischen Platten liegen also bei Gymnotus und Malopterurus vertical, und senkrecht zur Thieraxe, bei

Torpedo horizontal und parallel zur Körperfläche. Bei Malopterurus bilden die electrischen Fächer keine Säulen, sondern greifen wie die Ziegel eines Baues in einander. Die electrischen Nerven sind bei Gymnotus zahlreiche Spinalnerven, bei Torpedo jederseits ein Trigeminus- und 4 Vagusäste, bei Malopterurus jederseits eine einzige colossale Nervenfaser spinalen Ursprungs, welche sich vielfach verzweigt.

Der Schlag ist als electrischer durch electromagnetische, electrolytische, inducirende Wirkungen und durch Funken festgestellt (Walsh, Faraday, du Bois-Reymond u. A.), und hat vor Allem starke erregende Wirkung auf thierische Theile. Seine Richtung ist im Fische selbst der Axe des Organs entsprechend: bei Gymnotus tritt der positive Strom am Kopfe, bei Malopterurus am Schwanze, bei Torpedo an der Rückenfläche aus. Diese Richtungen folgen der Regel (Pacini, 1852), dass beim Schlage jede Platte eine zu ihrer Ebene senkrechte electromotorische Kraft gewinnt, welche von derjenigen Fläche, an welcher die Nervenfaser eintritt, durch die Platte zur anderen Fläche gerichtet ist (bei Malopterurus ist die wahre Eintrittsfläche der scheinbaren gegenüber, da jede Nervenfaser ihre Platte erst durchbohrt, ähnlich wie der Opticus die Retina; sollte diese Beobachtung [M. Schultze] irrthümlich sein, wie mehrfach behauptet wird, so wäre die obige Regel nicht allgemein gültig). Diese Kräfte summiren sich kettenartig, so dass die Schlagkraft von der Anzahl der Platten in der Säule, also von der Länge der Säulen abhängt (daher beim Gymnotus am grössten). Die Zahl der Säulen verstärkt den Schlag durch Verminderung des Widerstandes, wie bei neben einander geschalteten Elementen.

Der Schlag kann ausser durch Willen und Reflex auch durch Reizung des electrischen Nerven (dessen Durchschneidung ihn aufhebt) oder des Organs selbst hervorgerufen werden, verhält sich also analog der Muskelcontraction. Untersuchung mit dem Capillarelectrometer oder dem Telephon zeigt, dass der Schlag nicht einen einfachen, sondern einen oscillirenden Strom darstellt (Marey).

Ruheströme des electrischen Organs sind anscheinend normal nicht vorhanden. Ströme, welche senkrecht zu den Platten durch das electrische Organ geleitet werden, hinterlassen einen zuerst negativen Nachstrom, welchem, wenn der Strom der Schlagrichtung gleichsinnig („homodrom") ist, ein positiver Nachstrom folgt (du Bois-Reymond). Offenbar rührt wie bei den Nerven ersterer von einer Polarisation der Plattenflächen her; letzterer beruht vermuthlich auf der Oeffnungs-

erregung, welche vielleicht bei der heterodromen Stromrichtung fehlt. Gegen heterodrome Ströme ist der Widerstand des Organs scheinbar grösser als gegen homodrome (du Bois-Reymond), doch rührt dies nur von der Einmischung der Erregung her (Gotch).

Die Reaction des electrischen Organs ist im Leben alkalisch, nach dem Absterben sauer, endlich durch Fäulniss wieder alkalisch (Boll, Weyl u. A.)

Der electrische Schlag ist offenbar eine Art Actionsstrom der zu dieser Wirkung möglichst günstig angeordneten Nervensubstanz. Betrachtet man die Platte als eine enorm verbreiterte Endigung der Nervenfaser, so wäre der Schlag, die Richtigkeit der Pacini'schen Regel vorausgesetzt, erklärlich, wenn die Platte an ihrer Sohle eine Substanz hätte, auf welche die Erregungswelle nicht oder nur unvollkommen übergeht, welche aber doch noch zur Continuität der irritablen Substanz gehört (möglicherweise nimmt die Welle beim Ablauf durch die Plattendicke wegen der raschen Zunahme des Querschnitts rapide ab). Die Sohle würde hiernach im Augenblick der Erregung positiv gegen die Eintrittsseite, etwa wie das Faserende ermüdeter Muskeln gegen die Nerveneintrittsgegend (atterminaler Actionsstrom, p. 293 f.). Die gleichzeitige Erregung aller Platten und die kettenartige Anordnung derselben erklärt die Kraft des Schlages.

Da die electrischen Organe bei den verschiedenen electrischen Fischen ganz verschiedene Körperregionen einnehmen, und auch sehr verschieden innervirt werden (vgl. oben), so muss angenommen werden, dass sie sich aus einer allgemein verbreiteten Structurformation entwickelt haben. Am nächsten liegt die Annahme, dass dies der Muskel sei, wofür auch positive anatomische Thatsachen vorliegen (Babuchin, Fritsch). In der That könnte man sich vielleicht auch physiologisch das Organ wie einen Muskel vorstellen, von welchem nur die Nerven und deren Endplatten, säulenartig angeordnet, übrig geblieben sind, und die contractile Substanz bis auf eine Sohlenschicht an jeder Platte (welche die Erregungswelle vermindert aufnimmt) geschwunden ist.

Da der Körper des Fisches den Schlag ebenfalls und in grösster Dichte erhält, der Fisch aber beim Schlag nicht einmal zuckt, so muss eine Immunität dieser Thiere gegen erregende Stromesschwankungen angenommen werden, welche sich auch beim Durchleiten von Inductionsströmen durch das Wasser bestätigt (du Bois-Reymond). Das Wesen dieser Immunität ist aber noch völlig unaufgeklärt.

Elftes Capitel.

Die nervösen Centralorgane mit Einschluss der speciellen Nervenphysiologie.

Geschichtliches. Schon früher (p. 138) ist erwähnt, dass die Bedeutung des Gehirns als nervöses Centralorgan und Sitz der seelischen Functionen im Alterthum keineswegs allgemein bekannt war, obwohl Einzelne, wie Alcmaeon (im 6. Jahrh. v. Chr.) und Plato, diese Lehre aussprachen, und der Alexandriner Herophilus sie durch die Beziehung des Gehirns zu den Nerven begründete. Versuche mit Exstirpation des Grosshirns, und somit die Beweisführung für dessen seelische Bedeutung, wurden erst in den zwanziger Jahren unseres Jahrhunderts von Desmoulins, Calmeil, Bouillaud und später namentlich von Flourens ausgeführt, nachdem schon die vergleichend anatomische Betrachtung, besonders durch Blumenbach, Rudolphi und Carus, zu demselben Resultate geführt hatte.

Hinsichtlich des specielleren Sitzes der Functionen hatte die Physiologie bis in dies Jahrhundert hinein fast nur Irrlehren zu überwinden, namentlich die Gall'sche Schädellehre (1796). Die ersten positiven Thatsachen für eine Localisationslehre erbrachte die pathologische Beobachtung der Aphasie durch Bouillaud (1825), Dax Vater (1836) und Sohn (1864) und Broca (1861). Die Grundthatsachen für die experimentelle Ermittelung lieferten Fritsch & Hitzig 1870 durch Reizversuche, denen sich eine grosse Anzahl von Exstirpationsversuchen und pathologischen Beobachtungen anschlossen. Für die Physiologie der Seelenorgane wurden ferner entscheidend die Zeitmessungen von Helmholtz (1854), Donders (1866) u. A., und die psychophysischen Ermittelungen von Fechner (1859).

Die specielle Physiologie der Hirnnerven und ihrer Ursprungsgebiete, sowie des Mittel- und Kleinhirns basirt auf zahllosen experimentellen Arbeiten, deren Urheber hier nicht einzeln aufgeführt werden können. In diesem Jahrhundert sind besonders Magendie, Longet, Flourens, Schiff und Bernard als Bearbeiter dieses Gebietes zu nennen. Die Wichtigkeit der Centra des Kopfmarks erschloss sich durch die Untersuchungen über das Athmungscentrum von Lorry (1760), Legallois (1812) und namentlich Flourens (1824). Das Herzhemmungscentrum ergab sich aus Weber's und Budge's Entdeckung der Vagushemmung (p. 94). Die medullären Krämpfe und deren Zusammenhang mit Kreislauf und Athmung enthüllte die folgenreiche Arbeit von Kussmaul & Tenner (1857), das medulläre Gefässcentrum besonders die Untersuchung von Ludwig & Thiry (1864). Ein nicht geringer Theil der physiologischen Anschauungen über die Hirnfunctionen basirt auf den anatomischen Studien über den Hirnbau, besonders durch Stilling und Meynert.

Das Rückenmark wurde sehr lange Zeit als ein blosser Nervenstamm für Rumpf und Extremitäten aufgefasst. Eine richtigere Anschauung wurde durch das Studium der Reflexbewegungen angebahnt. Descartes († 1650), Swammerdam, Willis und andere Forscher des 17. Jahrhunderts hoben die unbewussten Reactionen als eine wesentliche Einrichtung des Organismus hervor. Jedoch schrieb man dieselben meistens dem Gehirn zu. Die von Redi und Boyle beobachteten

Reflexe enthaupteter Thiere wurden meist von Nervenanastomosen hergeleitet, besonders durch Virussens, bis Hales und Whytt nachwiesen, dass dieselben durch Zerstörung des Rückenmarks beseitigt werden. Erst in unserem Jahrhundert aber wurde der Reflex, besonders durch Marshall Hall's, Grainger's, Volkmann's u. A. Arbeiten als eine wesentliche Function aller Centralorgane erkannt. Grainger verlegte ihn zuerst 1837 in die graue Substanz. Die falsche Theorie Marshall Hall's von dem excito-motorischen Nervensystem wurde namentlich durch R. Wagner's Schema des Reflexorganes (1846) verdrängt, welches sich in seinem wesentlichen Theile bis heute erhalten hat. Weitere wesentliche Fortschritte in der Reflexlehre führten herbei: Helmholtz 1854 durch die Messung der Reflexzeit, Pflüger 1854 durch Aufstellung der Reflexgesetze, Setschenow 1863 durch die Uebertragung der Weber'schen Lehre von den Hemmungsnerven auf die Reflexbeherrschung durch das Gehirn. Allgemeiner wurde die functionelle Selbstständigkeit des Rückenmarks namentlich durch Legallois (1812) hervorgehoben, dessen Richtung in neuester Zeit namentlich von Goltz weiter entwickelt worden ist; von Bedeutung war besonders auch der Nachweis bestimmter functioneller Spinalcentra durch Budge (1853). Das Verständniss der Leitungsfunction des Rückenmarks wurde mächtig gefördert durch das von Charles Bell 1811 zuerst aufgestellte, besonders durch Magendie (1822) und J. Müller (1831) bestätigte Gesetz der Nervenursprünge, welches durch die Deiters'sche Entdeckung des Axencylinderursprungs in den Ganglienzellen (1865) eine wichtige Ergänzung fand. Die Lage der cerebralen Leitungsbahnen in den Seitensträngen wurde durch Ludwig und seine Schüler, namentlich aber von Türck und Flechsig, festgestellt. Von Wichtigkeit sind ferner die Arbeiten van Deen's und Schiff's über die directe Rückenmarkreizung, sowie die Durchschneidungsversuche von Schiff, Brown-Séquard u. A.

Das Wenige, was über das sympathische Nervensystem bekannt ist, basirt, nachdem die älteren Ansichten über die centralen Functionen der sympathischen Ganglien grösstentheils als irrthümlich erkannt sind, hauptsächlich auf der Arbeit von Bidder & Volkmann (1842), welche die selbstständige Function der vom Sympathicus versorgten Organe nachwies, und auf den Arbeiten von Pourfour du Petit, Bernard u. A. über die Functionen des Halssympathicus, sowie auf der schon erwähnten Zurückführung der betr. Fasern auf spinalen Ursprung durch Budge.

I. Das Rückenmark und seine Nerven.

1. Der Bau des Rückenmarks in physiologischer Hinsicht.

In der Physiologie der nervösen Centralorgane sind die Resultate der gewöhnlichen experimentellen Methoden, Durchschneidung und Reizung, wegen ihrer im Vergleich zur Feinheit des Baues groben Eingriffe, zur Erlangung sicherer Resultate oft nicht ausreichend, und werden jedenfalls durch die rein anatomische Untersuchung in sehr wesentlichen Puncten ergänzt. Andererseits beruht auch die anatomische Untersuchung zum Theil auf dem Gebrauch physiologischer Methoden. So kommt es, dass in diesem Gebiete die Hineinziehung des Anatomischen in die physiologische Darstellung unentbehrlicher

ist als auf anderen; jedoch wird sie sich hier auf das physiologisch Verwerthbare zu beschränken haben.

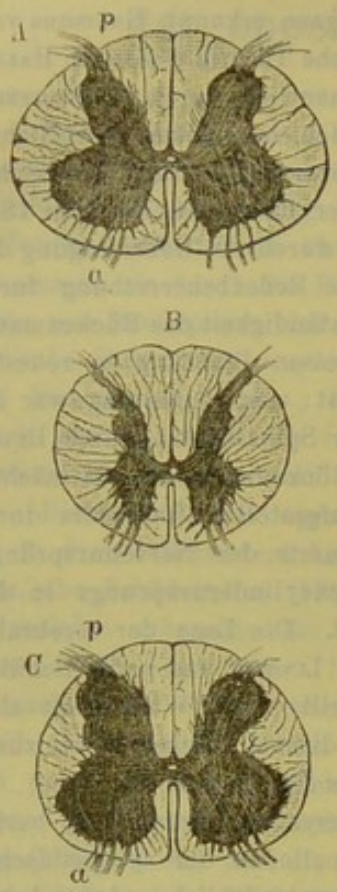


Fig. 75.

Querschnitte des Rückenmarks, 2 mal vergrössert, nach Schwalbe: *A* durch die Mitte der Halsanschwellung (6. Cervicalnerv), *B* Mitte des Brustmarks, *C* Mitte der Lendenanschwellung, *a* vordere, *p* hintere Spinalwurzeln.

Ausser den gewöhnlichen anatomischen Methoden (Zerfaserung, Untersuchung von Schnittserien verschiedener Richtungen) und der vergleichenden Anatomie sind im Gebiete der Centralorgane besonders von Erfolg gewesen: 1. die Beobachtung der Degenerationen nach Durchschneidungen und pathologischen Zerstörungen (Türck, vgl. p. 381); 2. die Beobachtung der embryonalen Ausbildung der verschiedenen Fasersysteme, welche namentlich hinsichtlich der Entwicklung der Markscheiden zu verschiedenen Zeiten erfolgt (Flechsig); 3. die Beobachtung der Entwicklungshemmung centraler Theile nach frühzeitigen Exstirpationen einzelner Nervengegebiete (Gudden).

Das Rückenmark besteht aus grauer und weisser Substanz.

Die graue Substanz bildet den um den engen Centralcanal angeordneten Kern des Organs, welcher auf dem Querschnitt (Fig. 75) eine H-förmige Figur bildet. Die Brücke dieses H ist die den Centralcanal einschliessende graue Commissur, die Seitentheile bestehen aus je einem Vorder- und Hinterhorn, das erstere kürzer und dicker, als das letztere; das Vorderhorn zeigt, besonders im Dorsaltheil, noch einen lateralen Vorsprung etwa in der Frontalebene des Centralcanals, das sog. Seitenhorn. Die Mächtigkeit der grauen Substanz bleibt im Verlauf des Marks im Allgemeinen dieselbe, ist aber in der Cervical- und Lumbalanschwellung vergrössert. In Fig. 75 gehört Querschnitt *A* der Cervicalanschwellung, *B* der Mitte des Brustmarks, *C* der Lumbalanschwellung an. Man kann also sagen, dass die graue Substanz etwa der Mächtigkeit der dem Niveau zugehörigen Nervenursprünge entspricht.

Abgesehen von der vielleicht nicht nervösen Substantia gelatinosa, welche den Centralcanal umgiebt (Subst. gelat. centralis

s. g. c., Fig. 76) und die Spitze des Hinterhorns kappenförmig umhüllt (Subst. gelat. Rolandi, *s. g. R.*), besteht die graue Substanz aus Ganglienzellen, sowie aus einem Geflecht markhaltiger und markloser Fasern, endlich aus feinsten Fibrillen. Die graue Commissur besteht ausschliesslich aus queren, wahrscheinlich sich kreuzenden, Fasern; der vordere Theil (vordere graue Commissur, in der Figur nicht bezeichnet) ist viel schwächer als der hintere (*c. p.*); der Haupttheil der vorderen Commissur (*c. a.*) gehört der weissen Substanz an (s. unten). Die Ganglienzellen treten in folgenden Gruppirungen auf: a) Gruppen des Vorderhorns, hauptsächlich in dessen vorderstem Theil, oft in eine laterale und eine mediale Gruppe (*a* und *b* in Fig. 76) geschieden. Dieselben sind gross, multipolar, und ihre Zahl in den Anschwellungen vermehrt, also offenbar in Beziehung zur Zahl der entspringenden Wurzelfasern. b) Gruppe des Seitenhorns (*c*), besonders da gesondert, wo das Seitenhorn deutlich ent-

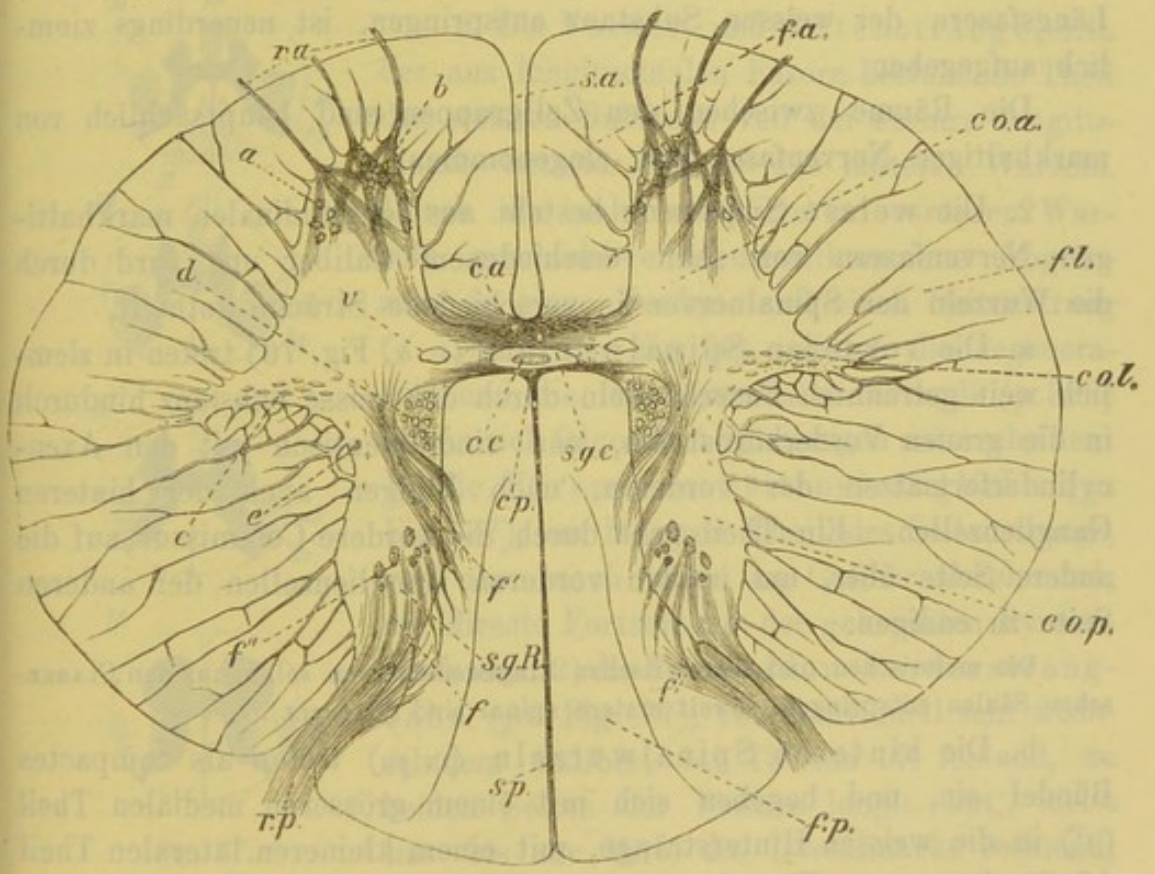


Fig. 76.

Querschnitt des Rückenmarks in der Höhe des 8. Brustnerven, 10mal vergrössert, nach Schwalbe.

s. a. fissura longitudinalis anterior. *s. p.* septum posterius. *c. a.* vordere weisse, *c. p.* hintere graue Commissur. *c. c.* Centralcanal. *s. g. c.* subst. gelatinosa centralis. *co. a.* Vorderhorn. *co. l.* Seitenhorn. *co. p.* Hinterhorn. *a* laterale, *b* mediale Ganglieugruppe des Vorderhorns. *c* Zellen des Seitenhorns. *d* Zellen der Clarke'schen Säulen. *e* solitäre Zellen des Hinterhorns. *r. a.* vordere, *r. p.* hintere Wurzeln. *f* Bündel der letzteren zum Hinterhorn, *f'* desgl. zum Hinterstrang. *f''* longitudinale Fasern des Hinterhorns, *s. g. R.* subst. gelatinosa Rolandi. *f. a.* Vorderstrang, *f. l.* Seitenstrang, *f. p.* Hinterstrang der weissen Substanz. *v.* Vene.

wickelt ist; kleiner als die vorigen, mehr spindelförmig. c) Zellen der Clarke'schen Säulen, scharf abgegrenzte Felder an der medialen Seite der Insertion des Hinterhorns (*d*), welche besonders im unteren Dorsal- und oberen Lendenmark entwickelt sind; multipolar, klein; d) Zellen der Hinterhörner (*e*), gleichmässig zerstreut, am kleinsten, spindelförmig. Die Vertheilung der Ganglienzellen in Nestern ist auch in der Längsrichtung merklich, und erinnert hier an die Segmentirung bei Wirbellosen in Gestalt einer Ganglienkette; bei niederen Wirbelthieren ist diese Längs-Segmentirung ausgeprägter als bei höheren.

Alle Ganglienzellen des Rückenmarks haben ausser einer grossen Zahl verzweigter, sog. Protoplasmafortsätze einen unverzweigten Fortsatz (Axencylinderfortsatz oder Deiters'scher Fortsatz), welcher in eine Spinalwurzelfaser übergeht (s. unten). Die Ansicht, dass die Protoplasmafortsätze in ein feines Netzwerk übergehen, aus welchem die Längsfasern der weissen Substanz entspringen, ist neuerdings ziemlich aufgegeben.

Die Räume zwischen den Zellgruppen sind hauptsächlich von markhaltigen Nervenfaserzügen eingenommen.

2. Die weisse Substanz besteht aus longitudinalen markhaltigen Nervenfasern von sehr verschiedenem Caliber und wird durch die Wurzeln der Spinalnerven in verschiedene Stränge getheilt.

a. Die vorderen Spinalwurzeln (*v. a.* Fig. 76) treten in ziemlich weit getrennten Faserbündeln durch die weisse Substanz hindurch in die grauen Vorderhörner ein, und sind identisch mit den Axencylinderfortsätzen der vorderen, nach Einigen auch der hinteren Ganglienzellen. Ein Theil geht durch die vordere Commissur auf die andere Seite über, um in den vorderen Ganglienzellen der anderen Seite zu endigen.

Die motorischen und secretorischen Eingeweidenerven sollen aus den Clarke-schen Säulen entspringen, soweit erstere spinal sind (Gaskell).

b. Die hinteren Spinalwurzeln (*v. p.*) treten als compactes Bündel ein, und begeben sich mit einem grösseren medialen Theil (*f'*) in die weissen Hinterstränge, mit einem kleineren lateralen Theil (*f*) in das graue Hinterhorn. Die ersteren steigen eine Strecke im Hinterstrang aufwärts (manche vielleicht bis zum Gehirn), biegen dabei nach vorn um, und treten in einem höheren Niveau in der Nähe der Clarke'schen Säulen in die graue Substanz und zum Theil in die Clarke'schen Säulen ein, wo ihr weiteres Schicksal unbekannt ist (in

Fig. 76 ist der Buchstabe *f'* in der rechten Hälfte bei den eben eingetretenen, in der linken Hälfte dagegen bei schon aufgestiegenen und nach vorn umgebogenen, grade in die graue Substanz einstrahlenden Fasern dieser Gattung angebracht). Der direct in das Hinterhorn übergehende Theil der Wurzelfasern betritt dasselbe theils direct, theils gekreuzt durch die hintere Commissur. Sie bleiben theils im Eintrittsniveau, theils steigen sie im Hinterhorn selbst eine Strecke longitudinal auf- und abwärts (*f''*), um endlich ebenfalls unbekannt, zum Theil in den Vorderhörnern, zu endigen. Eine directe Verbindung mit Ganglienzellen, etwa mit denjenigen der Hinterhörner, wird vielfach behauptet, ist aber durchaus nicht sicher erwiesen. Der Modus ihrer Verbindung mit den vorderen Ganglienzellen, wie sie der Reflex postulirt, ist noch gänzlich unbekannt.

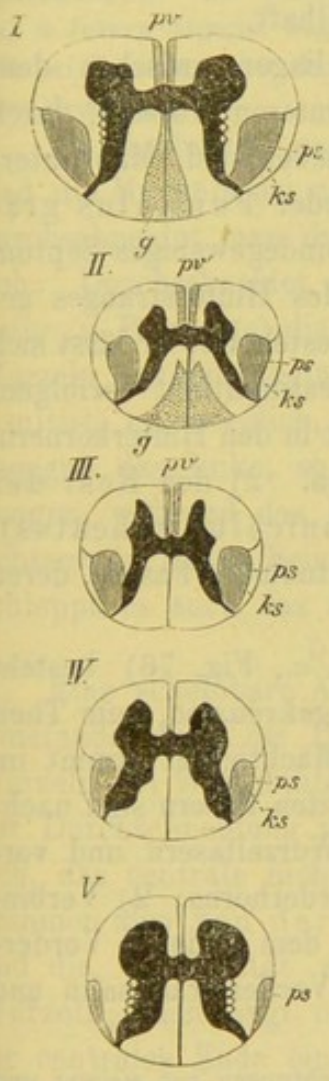


Fig. 77.

Abtheilungen der weissen Substanz, nach Flechsing.

Die Querschnitte entsprechen I. dem 6. Cervicalnerv, II. 3., III. 6., IV. 12. Dorsalnerv, V. 4. Lumbalnerv. *pv* Pyramiden-Vorderstrangbahn. *ps* Pyramiden-Seitenstrangbahn. *ks* Kleinhirn-Seitenstrangbahn. *g* Goll'sche Stränge.

c. Die Vorder- und Seitenstränge, d.h. der aus longitudinalen Fasern bestehende Theil der weissen Substanz von der Fissura longitudinalis anterior bis zu den hinteren Wurzeln. Durch die sehr zersplitterten vorderen Wurzeln geschieht eine unvollkommene Abgrenzung in einen Vorder- und einen Seitenstrang (*f. a.* und *f. l.* Fig. 76). Durch die degenerative und die myelogenetische Methode (p. 398) lassen sich folgende Abtheilungen unterscheiden: 1) die Pyramiden-Seitenstrangbahn (*ps* Fig. 77), im hinteren Theil des Seitenstrangs, von oben nach unten an Caliber abnehmend; die directe Fortsetzung der gekreuzten Pyramidenfasern. 2) die Pyramiden-Vorderstrangbahn (*pv* Fig. 77), von individuell sehr wechselndem Caliber, bei Thieren oft fehlend, zu beiden Seiten der Fissura longit. ant., meist nur bis zur Mitte des Dorsalmarks reichend; die Fortsetzung ungekreuzter Pyramidenfasern, welche sich wahrscheinlich an ihrem unteren Ende in der vorderen Commissur nachträglich kreuzen, so dass die individuelle Variation nur eine Variation des Kreuzungsortes bedeutet.

3) die Kleinhirn-Seitenstrangbahn (*ks*) bildet hauptsächlich eine lateral von der Pyramiden-Seitenstrangbahn an der Oberfläche des Seitenstranges verlaufende Lage, welche nach unten zu an Caliber abnimmt, und bis zur Mitte des Lendenmarks reicht. Die Abnahme ist am stärksten, wo die Clarke'schen Säulen beginnen, in deren Zellen die Fasern als Axencylinderfortsätze endigen. 4) die Reste des Vorderseitenstranges haben eine gleichmässige und in den Anschwellungen verstärkte, also der Anzahl der Wurzelfasern proportionale Mächtigkeit. Ueber ihren Zusammenhang mit anderen Gebilden sind die anatomischen Angaben zweifelhaft.

d. Die Hinterstränge (*f. p.*, Fig. 76) liegen zwischen dem hinteren Septum und dem Hinterhorn mit den hinteren Wurzeln, durch welche sie von den Seitensträngen scharf geschieden sind. Man unterscheidet in ihnen: 1) den Goll'schen Strang oder Funiculus gracilis (*g*, Fig. 77), eine keilförmige, durch ein bindegewebiges Septum (Fig. 76) auch grob anatomisch vom Reste des Hinterstranges geschiedene Abtheilung, aus feinen Längsfasern bestehend; er lässt sich abwärts nur bis zur Mitte des Brusttheils mit Bestimmtheit verfolgen, nimmt nach unten an Mächtigkeit ab, und scheint in den Hinterhörnern, besonders den Clarke'schen Säulen zu endigen. 2) den Rest des Hinterstrangs (Burdach'schen Keilstrang, Funiculus cuneatus), anscheinend den Wurzelfasern proportional, longitudinale Fasern, deren Verbindungen noch streitig sind.

e. Die vordere weisse Commissur (*c. a.*, Fig. 76) besteht grösstentheils aus transversalen, wahrscheinlich gekreuzten, zum Theil aber auch aus longitudinalen Faserzügen; ihre Mächtigkeit nimmt im Wesentlichen nach unten ab. Unter den gekreuzten Fasern sind nachgewiesen: 1) Verbindungen zwischen vorderen Wurzelfasern und vorderen medialen Ganglienzellen des anderen Vorderhorns; 2) Verbindungen zwischen dem einen Vorderhorn und dem anderen Vorderstrang; 3) Verbindungen zwischen Pyramiden-Vorderstrangbahn und dem anderen Seitenstrang (s. oben sub c. 2).

Als Reticulär-Formation bezeichnet man Durchflechtungen von weisser und grauer Substanz; im Rückenmark kommt dieselbe besonders in dem Winkel zwischen Seiten- und Hinterhorn vor. — Die die Fasern und Zellen verbindende Neurokeratin enthaltende Stützsubstanz der Centralorgane wird als Nervenkitt (Neuroglia) bezeichnet.

2. Die Rückenmarksnerven und der Bell'sche Lehrsatz.

Die vom Rückenmark entspringenden Nerven sind sämmtlich in einem grossen Theil ihres Verlaufes gemischt; jedoch sind sie es nicht

von Anfang an, sondern ein jeder entspringt mit zwei Wurzeln, einer vorderen, welche die centrifugalen, und einer hinteren, welche die centripetalen Fasern enthält (Charles Bell, Magendie, J. Müller); jene heisst daher auch die motorische, diese die sensible Wurzel. Letztere besitzt das Spinalganglion, dessen Function, abgesehen von der p. 380 erwähnten trophischen Wirkung, völlig unbekannt ist.

In den Spinalganglien sind die Zellen theils als Unterbrechungen der Nervenfasern, also bipolar, angebracht (Fische), theils durch T-förmige Seitenzweige mit denselben verbunden, also unipolar (Ranvier, Retzius). Ob die Nervenleitung im Spinalganglion eine Verzögerung erleidet, ist streitig. (Exner fand keine solche, Gad & Joseph dagegen wohl, wenigstens im Gangl. jugulare vagi; der Athemreflex soll bei Reizung unter dem Ganglion 0,036 sec. später eintreten als bei Reizung über demselben.

Durchschneidet man sämmtliche vordere Wurzeln einer Seite, so sind die Muskeln der entsprechenden Körperhälfte vollständig gelähmt; durchschneidet man die hinteren, so ist die Hörperhälfte unempfindlich. Durchschneidet man bei einem Thiere (Frosch) auf der einen Seite (z. B. rechts) die hinteren, auf der anderen (links) die vorderen Wurzeln der Schenkelnerven, so bleibt es, wenn man das rechte Bein insultirt, unbeweglich, weil es den Schmerz nicht fühlt; verletzt man dagegen das linke, so macht es mit dem rechten abwehrende Bewegungen, während das linke unbewegt bleibt, denn das Thier fühlt den Schmerz im linken Bein, kann aber nur das rechte bewegen. Beim Hüpfen schleppt es auch das rechte Bein nach, weil es dasselbe nicht fühlt.

Die Sensibilité récurrente.

Eine scheinbare Abweichung vom Bell'schen Gesetze liegt in dem Umstande, dass die Durchschneidung und Quetschung der vorderen Wurzeln bei Warmblütern schmerzhaft ist (Longet). Indess ist nach der Durchschneidung nur das peripherische Ende der Wurzel empfindlich, das centrale nicht (Magendie); die beigemischten sensiblen Fasern kommen also von der Peripherie her (sensibilité récurrente), und die Sensibilität schwindet nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln; auch zeigt nach der Durchschneidung der vorderen Wurzeln ihr centrales Ende eine Anzahl degenerirter und ihr peripherisches eine Anzahl undegenerirter Fasern (Schiff, Vulpian). Die Umbiegung der sensiblen Fasern in die motorische Bahn findet grossentheils in der Nähe der peripherischen Endausbreitung statt; auch in sensible Bahnen biegen sensible Fasern rückwärts um, so dass das peripherische Ende eines durchschnittenen sensiblen Nerven meist empfindlich ist (Arloing & Tripier). Am Kopfe kommt ebenfalls recurrirende Sensibilität vor, welche vom Trigeminus herrührt.

Durchschneidet man die hinteren Wurzeln der Rückenmarksnerven, so sinkt plötzlich die Erregbarkeit der vorderen (Ludwig & Cyon). Es müssen also die ersteren durch einen reflectorischen Vorgang beständig die Erregbarkeit der letzteren steigern, oder was verständlicher wäre, sie beständig schwach erregen (vgl. unten beim Muskeltonus), so dass bei Reizung der vorderen sich der Reiz zu dieser beständigen Erregung addirt.

Functionen der Spinalnerven.

Die centrifugalen Fasern der Rückenmarksnerven (in den vorderen Wurzeln enthalten) sind: 1. motorische für sämmtliche quergestreifte Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten und, zum Theil durch Vermittlung des Sympathicus, für gewisse glatte Muskeln der Eingeweide, z. B. den Detrusor urinae, Uterus; 2. vasomotorische und gefässerweiternde Fasern für die Arterien des Körpers; diese gehen jedoch theilweise zunächst in den Sympathicus über und treten dann in andere Spinalwurzeln ein (p. 98 f.); 3. secretorische (Schweissnerven) und möglicherweise auch trophische Fasern. — Die centripetalen Fasern sind die sensiblen Nervenfasern für die Empfindung der ganzen Körperoberfläche mit Ausnahme des Gesichts und Vorderkopfes.

Die Vertheilung der verschiedenen motorischen und sensiblen Nerven der einzelnen Muskeln, Hautstellen etc. auf die 31 Wurzelpaare ist aus den Angaben der Anatomie zu entnehmen.

3. Das Rückenmark als Leiter zum Gehirn.

Das Rückenmark bildet die einzige nervöse Verbindung zwischen dem Gehirn und den Rückenmarksnerven, wenn man von einigen schwachen anastomotischen Verbindungen zwischen Hirn- und Spinalnerven durch den Sympathicus absieht. Das Rückenmark muss also alle Einwirkungen des Willens und der Hirncentra auf die Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten, und andrerseits alle Empfindungen der letzteren Theile, durch Leitung vermitteln.

a. Durchschneidungsversuche.

Das eben Gesagte bestätigt sich sofort durch die Wirkungen zufälliger oder experimenteller Durchtrennungen des Markes: alle Theile, welche ihre Nerven aus Markniveau's unterhalb der Durchschneidung beziehen, sind fortan dem Bewusstsein völlig entzogen, können weder willkürlich bewegt werden noch empfinden. Liegt die Durchschneidung hoch oben im Halsmark, so hört auch die Athmung auf, und die Gefässe (auch die des Kopfes, wegen des spinalen Ursprungs des Kopfsympathicus) verlieren ihren Tonus.

Die Anatomie weist longitudinale Faserstränge in der weissen Substanz des Rückenmarks nach, und das Experiment und pathologische Erfahrungen bestätigen, dass diese die Leitung zum Gehirn besorgen, wenn auch keineswegs in ihrer ganzen Masse. Durchschneidungen der ganzen weissen Substanz mit Schonung der grauen wirken wie totale Rückenmarksdurchschneidung, während Durchschneidung der grauen Substanz um so wirkungsloser ist, je mehr es gelingt die umgebende weisse zu schonen (Brown-Séquard, Schiff).

Halbseitige Durchschneidungen der weissen Substanz lähmen die willkürliche Bewegung nur auf der Seite der Verletzung; die Sensibilität ist auf der verletzten Seite abnorm erhöht („Hyperästhesie", die Thiere schreien auf blosse Berührung, Fodera, Schiff u. A.), auf der gesunden Seite herabgesetzt. Nach einiger Zeit schwindet die Hyperästhesie und die Sensibilität ist nun auch auf der verletzten Seite vermindert. Hieraus ist zu schliessen, dass die motorischen Bahnen im Rückenmark keine Kreuzung erleiden, die sensiblen eine theilweise Kreuzung. Die Ursache der vorübergehenden Hyperästhesie ist unklar (s. unten).

Macht man in verschiedenen Niveau's einen rechts- und einen linksseitigen Halbschnitt, so tritt weder vollständige sensible, noch vollständige motorische Lähmung ein; auch bei zwei vorn und hinten gelegten Halbschnitten verschiedener Niveau's bleibt wenigstens die Motilität ziemlich intact (Schiff u. A.). Ein Theil der Fasern müsste hiernach geschlängelt verlaufen, sowohl in frontalem wie in sagittalem Sinne; Andre nehmen an, dass überhaupt jede kleinste Brücke zwischen oberem und unterem Abschnitt dieLeitung vermitteln kann (etwa wie im Herzmuskel, p. 90), was aber nur für diffuse Empfindungen und Bewegungen genügen würde.

Zahlreiche Untersuchungen sind über den specielleren Verlauf der motorischen und sensiblen Leitungsbahnen in der weissen Substanz angestellt worden; Vieles schien dafür zu sprechen, dass, im Anschluss an das Bell'sche Gesetz, der ganze vordere Abschnitt der weissen Substanz die motorische, der ganze hintere die sensible Leitung vermittle. Neuere Untersuchungen aber haben festgestellt, dass, zunächst am Kaninchen, besonders am unteren Dorsaltheil, Durchschneidungen der weissen Vorder- und Hinterstränge die Leitung zum Gehirn nicht stören. Dagegen wirkt Durchschneidung der weissen Seitenstränge wie totale Durchschneidung, d. h. unterbricht die motorische und vasomotorische und die sensible Leitung; eine Sonderung der Lage

beider Fasergattungen, etwa nach vorn und hinten, ist auf experimentellem Wege nicht nachweisbar. Die Leitung zum Gehirn besorgen also, wenigsten in gewissen Niveau's, ausschliesslich die Seitenstränge (Ludwig mit Dittmar und Woroschiloff; Ott; Stricker & Weiss). Nach anderen Durchschneidungsversuchen (Schiff, Osawa, Kusmin, Wood Field) ist dies nicht in aller Strenge der Fall, sondern an der motorischen Leitung nehmen auch die Vorderstränge, an der sensiblen auch die Hinterstränge einen gewissen Antheil.

In diesem Sinne sprechen auch die anatomischen Ermittelungen (p. 401f.). Die Pyramiden-Vorder- und -Seitenstrangbahnen characterisiren sich durch Degenerativversuche als motorische; d. h. die motorischen Bahnen verlaufen, soweit sie ihre Kreuzung nicht schon in den Pyramiden vollzogen haben, in den Vordersträngen bis zu ihrer Kreuzung. Als sensible Leitungsbahnen characterisiren sich einmal die Kleinhirn-Seitenstrangbahnen, welche nach Durchschneidung im oberen Abschnitt degeneriren (Schiefferdecker), ausserdem aber sehr wahrscheinlich die Goll'schen Stränge, deren aufsteigende Degeneration jedoch streitig ist. In den Seitensträngen wäre also der hintere Theil hauptsächlich der zum Gehirn leitende, und zwar lägen die sensiblen Bahnen lateral von den motorischen. Der Rest der Vorderseiten- und der Hinterstränge, welcher keine Mächtigkeitsabnahme nach unten zeigt, muss eine andere Bedeutung haben (vgl. unten).

b Reizversuche.

Merkwürdigerweise sind die directen electrischen und mechanischen Reizungen des Rückenmarks grossentheils unwirksam, sobald sie nicht die vorderen oder hinteren Wurzelfasern treffen (Brown-Séquard, Schiff, van Deen u. A.). Eine Ausnahme machen die vom vasomotorischen Centrum durch das Rückenmark verlaufenden Fasern, da jede Rückenmarkreizung alle Arterien des Körperbezirks unterhalb der Reizstelle verengt (Ludwig & Thiry). Sie verlaufen in den Seitensträngen, und durch Reizung des Halsmarks nach halbseitiger Durchschneidung im Brusttheil kann man in der Wirkung auf die Nierengefässe feststellen, dass sie eine Kreuzung vollziehen (Nicolaides). Ebenso bewirkt Reizung der Rückenmarkssubstanz reflectorische Erregung des Gefässcentrums, wirkt also pressorisch (Ludwig & Dittmar); überhaupt wird den sensiblen Bahnen Erregbarkeit meist zugeschrieben (Schiff).

Ob die Wirkungslosigkeit der Rückenmarkreizungen auf wirklicher Unerregbarkeit der longitudinalen Bahnen beruht, d. h. ob man die an sich wenig wahrscheinliche Annahme (vgl. p. 389) einer leitungs-

fähigen, aber nicht erregbaren Nervensubstanz („kinesodische" und „ästhesodische" Substanz) machen muss, ist bis in die neueste Zeit lebhaft discutirt worden. Vor Allem sind von vielen Beobachtern am Frosch positive Resultate der Reizung erhalten worden (Fick & Engelken, Luchsinger u. A.), und zwar Bewegung der Hinterbeine bei Anbringung des Reizes an den obersten Rückenmarkstheilen, an welchen ausserdem, um den Verdacht des Reflexes auszuschliessen, die graue Substanz und die weissen Hinterstränge weggenommen waren. Dass die Latenzzeit der Reizerfolge von den Vordersträngen aus kürzer sei, als diejenigen von den Hintersträngen aus, woraus zu schliessen wäre, dass nur letztere, aber nicht erstere auf Reflex beruhen (Mendelssohn), wird bestritten. Der sicherste Beweis für die Erregbarkeit des Rückenmarks liegt darin, dass es sich dem Zuckungsgesetz gegenüber genau wie ein Nerv verhält, indem ein am Querschnitt eben wirksamer abterminaler Inductionsstrom weiter unten seine Wirksamkeit verliert (vgl. p. 375), obgleich er den Wurzeln und den Reflexcentren näher kommt (Biedermann). Auch mechanische Reize sind wirksam, anscheinend aber nur auf die Ganglienzellen der Vorderhörner (Birge). Die Erregbarkeit der grauen Substanz ist auch durch electrische Reize nachweisbar (Biedermann). Da sonach an der Erregbarkeit auch der motorischen Längsfasern kein Zweifel sein kann, so bleiben die Bedingungen des offenbar häufigen Ausbleibens der Erfolge noch aufzuklären; möglicherweise handelt es sich um Mitreizung von Hemmungsfasern.

Die motorische Wirkung der Rückenmarkreizung hat gewisse Eigenthümlichkeiten. Beim Tetanisiren des Rückenmarks hört man einen tiefen Muskelton (p. 268), welcher von der Reizfrequenz unabhängig ist (du Bois-Reymond). Ferner zeigen sich Einzelreize oft unwirksam, werden aber bei Wiederholung durch Summation wirksam (Kronecker & Nicolaides, Biedermann). Die Latenzzeit der Contractionen ist sehr lang (Joseph & Langendorff, Gad). Alle diese Erscheinungen erklären sich durch den Umstand, dass die Längsfasern nicht direct in die Nervenwurzeln übergehen, sondern ein Stück graue Substanz und motorische Ganglienzellen in die Leitung eingeschaltet sind. Diese centralen Apparate (s. unten) reagiren auf die Reizung, ähnlich wie beim Reflex, mit selbstständiger Erregung und eigener Periodik. Erregt man sie reflectorisch durch Reizung der dem motorischen Gebiet entsprechenden sensiblen Nerven, so spricht in der That die gleichzeitige motorische Längsreizung leichter an (Biedermann).

Was die durch die Rückenmarkreizung angesprochenen Muskeln betrifft, so überwiegt am Frosche bei Reizung höher oben Contraction der Beuger des Hinterbeins, bei Reizung unten Contraction der Strecker (Engelhardt). Punctförmige Reizungen bringen meist mehrere Muskeln, aber weder gleichzeitig noch gleich stark, zur Contraction (Sirotinin).

Zu den Reizversuchen am Rückenmark ist folgende Erscheinung zu rechnen. Froschlarven der ersten Wochen, junge Fische u. dgl. stellen sich in galvanisch durchströmtem Wasser mit dem Kopf gegen die Anode ein, und gerathen, wenn sie daran verhindert werden, in lebhafte Unruhe (Hermann). Die Ursache liegt höchstwahrscheinlich darin, dass das Rückenmark dieser Thiere durch aufsteigende Ströme stärker erregt wird als durch absteigende, und die Thiere sich der Erregung möglichst entziehen.

Ueber Reizung der grauen Substanz durch specifische Reize s. unten sub 5.

4. Die Reflexfunction des Rückenmarks.

Dass das Rückenmark mehr ist als ein blosser vom Gehirn entspringender Nervenstamm für Rumpf und Extremitäten, lehrt schon die anatomische Betrachtung, vor Allem die Existenz der grauen Substanz, deren Bau durchaus auf centrale Functionen deutet, ferner das Fehlen des Gehirns beim Amphioxus lanceolatus, endlich der Umstand, dass das Rückenmark nicht, wie ein Nervenstamm beim Abgang seiner Aeste, mit der Abgabe der Spinalnerven an Dicke abnimmt, sondern seinen Querschnitt annähernd bis fast an sein Ende beibehält, und in der Hals- und Lendengegend sogar Anschwellungen besitzt. Eine Abnahme nach unten zeigen nur die in der anatomischen Darstellung als cerebrale Leitungsbahnen bezeichneten Strangabtheilungen.

Noch mehr aber beweisen zahlreiche physiologische Thatsachen (Legallois, Marshall Hall, Goltz), dass das Rückenmark ein selbstständig fungirendes Centralorgan ist. Vor Allem zeigt das Thier nach Abtrennung oder Lähmung des Gehirns noch die mannigfaltigsten Reflexerscheinungen.

a. Die geordneten Reflexe.

Geköpfte Frösche machen auf Reizungen regelmässige und zweckmässige Abwehrbewegungen, welche von willkürlichen Bewegungen sich so wenig unterscheiden, dass man sie als die Wirkungen von im Rückenmark vorhandenen Seelenorganen betrachtet hat (Pflüger). Da aber ganz ähnliche Bewegungen auch am unversehrten Menschen, und zwar hier nachweisbar unbewusst, in grosser Zahl vorkommen, z. B. der Lidschluss auf Berührung der Conjunctiva, die Bewegungen Schlafender, wenn sie gekitzelt werden, da ferner die Mitwirkung eines Bewusstseins bei den Bewegungen geköpfter Thiere nicht nachweisbar

ist, betrachten die Meisten jene Bewegungen, sowie die zuletzt genannten, als maschinenmässige nervöse Reactionen, und bezeichnen sie, sowie überhaupt jede unwillkürliche Erregung centrifugaler Nerven, wenn sie unmittelbare Folge der Erregung centripetaler Nerven ist, als Reflexe. Zum Unterschiede von den unten zu besprechenden abnormen Reflexerscheinungen hat dieses Werk die normalen Reflexe von erkennbarer Zweckmässigkeit als geordnete Reflexe bezeichnet. Ueber die Frage, ob diese Erscheinungen mit Bewusstsein verbunden sind, s. auch unten beim Gehirn.

Der geköpfte Frosch zeigt schon durch seine sitzende Stellung centrale Functionen, denn ein ganz gelähmter nimmt jede beliebige ihm ertheilte Stellung ein. Die erwähnten Abwehrreflexe bestehen beispielsweise in Befreiungsversuchen bei schmerzhaftem Festhalten, Abwischen von Säure, welche auf die Haut aufgetragen ist. Diese Abwehrbewegungen sind zwar sehr regelmässig, aber es ist doch eine Abwechselung derselben möglich; schneidet man z. B. das Glied ab, welches zum Abwischen der Säure von einer Hautstelle benutzt wurde, so wird, nach vergeblichen Bewegungen des Stumpfes, ein anderes Glied zu demselben Zwecke verwendet; indess hat in diesem Falle die Reizung durch längere Dauer (während der vergeblichen Stumpfbewegungen) eine grössere Intensität erreicht, so dass eine rein mechanische Erklärung dieser Erscheinung wohl möglich ist.

Auch über die Abwehr hinaus kommen zahlreiche geordnete Reflexe des Froschrückenmarks vor, welche jedoch durch den Willen unterdrückt werden können, und daher erst nach Abtrennung des Grosshirn regelmässig auftreten. So beobachtet man (Goltz) an grosshirnlosen Fröschen regelmässig ein Quaken, sobald man die Haut der Rückengegend sanft streicht, oder deren Nerven mechanisch reizt (der laryngeale Theil dieses Reflexes geht natürlich vom Kopfmark aus); ferner, zur Zeit der Begattung, beim Männchen ein festes und dauerndes Umarmen des Weibchens, wenn man dasselbe mit dem Rücken gegen die Brust des Männchens legt; auch andere ähnlich geformte Gegenstände (Männchen, der Finger des Untersuchenden) werden in gleicher Weise umklammert.

Auch an Säugethieren kann man die geordneten Reflexfunctionen des isolirten Rückenmarks beobachten, z. B. indem man das Gehirn durch Unterbindung seiner vier Hauptarterien tödtet (S. Mayer, Luchsinger) oder indem man das Rückenmark im mittleren Theil durchschneidet und die vom Lendenmark abhängigen Theile des Thieres

beobachtet (Goltz). Sehr junge Thiere zeigen auch wie Frösche die Reflexe nach dem Köpfen, nur muss das Vorübergehen des „Shock“ abgewartet werden, d. h. eines lähmungsartigen Zustandes, welcher den abgetrennten Markabschnitt für einige Zeit befällt. Von geordneten Reflexen im Bereich des Lendenmarks sind namentlich zu erwähnen (Goltz mit Freusberg und Gergens): Kratzen gekitzelter Hautstellen, Harnentleerung bei gefüllter Blase, besonders auf Kitzeln am After, ebenso Kothentleerung, Erection des Penis bei sensibler Reizung desselben, ja alle zum Begattungsact sowie zur Gestation und zur Geburt erforderlichen Reflexe, endlich die das Gefässsystem betreffenden.

Am Menschen endlich stellen die geordneten Abwehrbewegungen im Schlafe grossentheils reine Markreflexe dar, da wenigstens das Seelenorgan eliminirt ist; ebenso zahlreiche unbewusste zweckmässige Bewegungen im wachen Zustande (vgl. auch unter Gehirn).

b. Die Reflexkrämpfe.

Unter abnormen Bedingungen können ungeordnete Reflexe oder Reflexkrämpfe auftreten, nämlich bei sehr heftiger Reizung, nach Einwirkung gewisser Gifte (Strychnin), und in pathologischen Zuständen (traumatischer und rheumatischer Tetanus, Hydrophobie). Sie bestehen in vorübergehenden tetanischen Contractionen einzelner Muskelgruppen oder sämmtlicher Körpermuskeln, auf die Einwirkung sensibler Reize. Bei Strychninvergiftung genügt die leiseste Berührung oder Erschütterung um einen Krampf sämmtlicher Muskeln auszulösen, bei welchem durch das Uebergewicht der Strecker die Schenkel extendirt, der Rumpf nach hinten concav gespannt und der Kopf in den Nacken gezogen wird (Opisthotonus). Verhindert werden diese Reflexkrämpfe durch starke Abkühlung des Rückenmarks (Kunde), ferner durch lebhafte Lufteinblasung bis zur Apnoe (Rosenthal & Leube). Ueber sog. Sehnenreflexe s. p. 282.

c. Gesetzmässigkeiten der Reflexe.

Durch Reizung verschiedener Hautbezirke hirnloser Thiere, sowie durch pathologische Beobachtung lassen sich gewisse Gesetzmässigkeiten der Reflexausbreitung erkennen (Pflüger). Vor Allem beschränkt sich der Reflex zunächst auf die gereizte Seite und das gereizte Glied, allgemeiner auf solche Muskelgruppen, deren Nerven aus gleichem Markniveau wie die erregten sensiblen Nerven entspringen. Doppelseitige Reflexe pflegen symmetrisch zu sein, und nie auf der nicht gereizten Seite stärker. Die Ausbreitung der Reflexe auf andere Niveau's als das gereizte geschieht meist continuirlich, d. h. es werden

keine Muskelgruppen übersprungen; nur die Bewegungsgebiete des Kopfmarks nehmen häufig an Reflexen Theil ohne Miterregung der zwischenliegenden Niveau's. Reflexe in fremden Niveau's, z. B. von den Vorderbeinen auf die Hinterbeine oder umgekehrt, treten am isolirten Rückenmark viel weniger leicht ein, als wenn das Kopfmark erhalten ist; dieses letztere enthält also Reflexcentra höherer Ordnung welche mit allen Rückenmarksniveau's in Verbindung stehen (Owsjannikow u. A.); ähnlich scheinen sich auch die oberen Rückenmarksabschnitte zu verhalten (Rosenthal, Mendelssohn). — Indess gelten alle vorher genannten Regeln nur ungefähr. Auch am isolirten Rückenmark werden zuweilen Reflexe auf entfernte Niveau's, und sogar, was den obigen Sätzen ganz widerspricht, gekreuzte Reflexe (Gergens, Luchsinger, Langendorff), z. B. vom linken Hinterbein auf das rechte Vorderbein, beobachtet, namentlich bei solchen Thieren, deren normale Locomotion mit gekreuztem Zusammenwirken beider Beine (trabartig) geschieht; sie kommen aber auch beim Frosch vor, dessen Bewegungen nicht trabartig sind. Viele geordnete Reflexe sind der normalen Locomotion ganz entsprechend, z. B. bei Schlangen schlängelnd (Tiegel). Die für den gekreuzten Reflex erforderliche Ueberschreitung der Mittelebene gehört den sensiblen Bahnen an, und erfolgt in der Regel nahe dem Eintrittsniveau, wie sich durch Halbschnitte nachweisen lässt (Guillebeau & Luchsinger).

d. Die Reflexauslösung und die Reflexzeit.

Geordnete Reflexe können durch mechanische, chemische, thermische und electrische Reizung der Haut ausgelöst werden, und sind meist nach der Reizart verschieden. Reizung der sensiblen Nervenstämme selbst hat nur selten und schwierig geordnete Reflexe zur Folge, wohl aber, namentlich bei Strychninvergiftung, Reflexkrämpfe. Die Ursache liegt zum Theil darin, dass starke Reizungen die Reflexe hemmen können (s. unten), grösstentheils aber wohl darin, dass der geordnete Reflex auch ein geordnetes Zusammenwirken vieler sensibler Fasern erfordert, wie es dem Tastbilde entspricht, dem der Reflex als Abwehr oder dgl. zugehört.

Jeder Hautreiz muss, um Reflex zu erzeugen, einen gewissen Schwellenwerth überschreiten. Manche Reize sind ihrer Natur nach so beschaffen, dass sie allmählich anwachsen müssen, z. B. die thermischen und chemischen; bei ersteren, z. B. Eintauchen der Haut in warmes Wasser, nimmt die Haut immer höhere Temperaturen an, bei letzteren, z. B. Eintauchen in verdünnte Säure, wird die chemische

Veränderung immer grösser. In diesen Fällen tritt der Erfolg erst nach längerer Zeit ein, obgleich offenbar die zur Erregung der Hautnerven erforderliche Einwirkung längst erreicht ist. Entweder also muss ihre Erregung erst eine gewisse Grösse erreichen, um im Marke den Reflex auszulösen, oder es ist eine gewisse Dauer der Einwirkung auf das Mark für den Reflex erforderlich. Die chemischen Reize werden häufig benutzt, um durch die Zeit, welche vom Beginn des Eintauchens bis zum Eintritt des Reflexes vergeht (nach Metronomschlägen gemessen), die Reflexerregbarkeit des Rückenmarks zu bestimmen (Türck'sche Methode), was zulässig ist, wenn in den zu vergleichenden Fällen ausserhalb des Rückenmarks Alles gleich bleibt.

Bei electrischen Hautreizen zeigt sich die wichtige Thatsache, dass ein einzelner Inductionsschlag keinen Reflex auslöst, sondern erst eine Reihe von Schlägen, und zwar tritt der Erfolg nach um so weniger Schlägen ein, je stärker dieselben sind; dagegen ist das Intervall der Reize innerhalb gewisser Grenzen ohne Einfluss (Ludwig mit Stirling und Ward). Es findet also eine Summation der Wirkungen auf das Mark statt, und erst diese führt endlich zum Reflexe. Auch bei mechanischen Hautreizen findet Summation statt; so tritt beim Coitus die Ejaculation erst nach längerer mechanischer Reizung des erigirten Penis ein. Bei permanenten sensiblen Einwirkungen, wie thermischen und chemischen, beruht wahrscheinlich die Länge der erforderlichen Einwirkung (s. oben) ebenfalls auf Summation der Erregung im Mark.

Was für die Hautreize ermittelt ist, gilt ohne Zweifel auch für viele innere reflexauslösende Reize, z. B. die Spannung der Blase und des Mastdarms bei der Auslösung der entleerenden Acte, die die Geburt einleitenden unbekannten Reize u. s. w.

Als Reflexzeit (nicht zu verwechseln mit der oben besprochenen Zeit bei der Türck'schen Methode, deren Haupttheil die Zeit der reflexauslösenden Hautveränderung ist) bezeichnet man das Intervall zwischen dem Anlangen der auslösenden centripetalen Erregung im Mark und dem Abgang der ausgelösten centrifugalen. Diese Zeit kann man messen, indem man bei enthirnten Thieren die Zeit zwischen Reiz und Bewegung nach einer der bei der Reactionszeit (s. unter Gehirn) anzugebenden Methoden bestimmt, und die Zeit der Leitung in den Nerven, sowie die Latenzzeit der Muskelzuckung in Abzug bringt. Solche Messungen (Helmholtz, Rosenthal, Exner, Wundt u. A.) ergaben Werthe von etwa $^1/_{20}$ Secunde, und weniger; die Reflexzeit wird durch Kälte

verlängert, durch Reizverstärkung verkürzt, ebenso durch Strychnin (jedoch giebt Wundt umgekehrt für schwache Reize Verlängerung durch Strychnin an); sie ist ferner grösser, wenn der Reflex auf ein anderes Markniveau, und ganz besonders wenn er auf die andere Seite übergeht. Für die einzelnen beim geordneten Reflex betheiligten Muskeln ist die Reflexzeit verschieden und auch die Differenzen durchaus wechselnd (Lombard).

e. Die Einwirkung des Gehirns auf die Reflexe, und die Reflexhemmung.

Schon oben ist erwähnt, dass die regelmässigen geordneten Reflexe des isolirten Rückenmarks bei Thieren mit erhaltenem Gehirn nicht unfehlbar auftreten. Der Grund liegt vor Allemin Einwirkungen des Willens, welcher die meisten Reflexe unterdrücken kann. So geschieht das Kratzen einer juckenden Hautstelle nur im Schlafe regelmässig und wird im Wachen häufig unterdrückt; die Berührung des Augapfels, des Gaumensegels, kann durch Willensanstrengung ohne Lidschluss, resp. Schluckreflex ertragen werden. Jedoch kann der Wille nur solche Bewegungen unterdrücken, welche er auch umgekehrt selbstständig hervorrufen kann, z. B. nicht die Pupillenverengerung durch Licht, die Ejaculatio seminis auf der Höhe des Coitus.

Die Rückenmarksreflexe werden aber nach Abtragung des Gehirns nicht allein unfehlbar (vgl. auch p. 409), sondern auch stärker, oder es genügt zu ihrer Auslösung ein schwächerer Reiz, resp. bei der Türck'schen Methode (p. 412) eine kürzere Einwirkungszeit. Zur Erklärung nimmt man an, dass Hemmungsfasern vom Gehirn zu den Reflexapparaten des Markes gehen, welche jedoch von den willkürlichen Hemmungsfasern verschieden zu sein scheinen, da sie nur quantitativ und nicht exclusiv auf die Reflexe einwirken. Beim Frosche gelingt es, ihren Ursprung im Gehirn einigermassen nachzuweisen; fällt nämlich der hirnabtrennende Schnitt unterhalb der Lobi optici (welche den Seh- und Vierhügeln höherer Thiere entsprechen), so werden die Reflexe verstärkt, dagegen nicht verändert, wenn er oberhalb der Lobi fällt; Reizung der Lobi optici mit Kochsalzpulver, Galle oder Blut hemmt die Reflexe sehr bedeutend; die Lobi optici enthalten also ein reflexhemmendes Centralorgan, welchem man beständige Erregung zuschreiben muss (Setschenow). Bei Kröten wird die Umklammerung (p. 409) durch Berührung der Lobi optici sofort unterbrochen (Albertoni). Den Ursprung dieses Tonus suchen Einige

in der Erregung der höheren Sinnesnerven, besonders des Opticus, welcher in den Lobi mündet; nach Zerstörung des Opticus und Acusticus fällt indess der Tonus des Hemmungscentrums nach Andern nicht fort, sondern es werden nur die geordneten Markreflexe regelmässiger, etwa wie nach Abtrennung des Grosshirns (Langendorff).

Endlich ist anzuführen, dass jede starke Reizung sensibler Nerven die Rückenmarksreflexe vermindert und unterdrücken kann, auch wenn sie den reflexauslösenden Nerven selbst betrifft (Goltz, Setschenow u. A.). Starke Hautreize können auf diesem Wege die umfangreichsten lähmungsartigen Functionsstörungen hervorbringen (Brown-Séquard).

5. Automatische Functionen des Rückenmarks. Centrale Reize.

Ob unter normalen Umständen das Rückenmark auch automatisch thätig ist, wird bezweifelt. Die nach Abtrennung des Gehirns auftretende spinale Athmung (p. 132), und der analoge spinale Gefässtonus (p. 101f.) könnten von der Wirkung besonderer Reize hergeleitet werden, welche sich durch den Wegfall des Gehirns erst entwickeln. Der in der Absonderungs- und Verdauungslehre erwähnte Tonus der Sphincteren kann Reflex sein, zumal er sich durch zunehmenden Druck des Inhaltes verstärkt. Auch der den gewöhnlichen Skelettmuskeln zugeschriebene Muskeltonus beruht, soweit er wirklich vorhanden ist, auf Reflex. Als Muskeltonus beschrieb man früher eine beständige schwache automatische, vom Nervensystem abhängige Contraction sämmtlicher Muskeln. Alle gewöhnlich als Beweise für dieses Verhalten angeführten Erscheinungen sind indess auf andere Weise zu erklären, z. B. die Retraction durchschnittener oder tenotomirter Muskeln (sie tritt auch ein, nachdem vorher der Nerv durchschnitten ist, und beruht einfach auf der Ausspannung der Muskeln über ihre natürliche Länge, p. 260); ferner die Gesichtsverzerrung nach einseitiger Facialislähmung (erklärt sich ohne Annahme eines Muskeltonus aus dem Verkürzungsrückstand der Muskeln der gesunden Seite, p. 264, später auch Degeneration der gelähmten). Dass ferner ein wirklicher automatischer Muskeltonus nicht existirt, wird dadurch bewiesen, dass an einem aus Centralnervensystem, motorischem Nerven und gespanntem Muskel bestehenden Präparate der Muskel sich nicht im geringsten dadurch verlängert, dass man den Nerven durchschneidet (Auerbach, Heidenhain). Indessen zeigt ein senkrecht aufgehängter Frosch, dessen Gehirn vom Rückenmark getrennt ist, wenn die Nerven des einen Hinterbeins durchschnitten sind, ein schlafferes Herabhängen desselben im Vergleich mit dem unverletzten;

dieselbe Erscheinung tritt auch ein, wenn statt des ganzen Plexus ischiadicus nur die hinteren Wurzeln desselben durchschnitten sind; dies beweist, dass die schwache Beugung des unverletzten Beins nicht automatischer, sondern reflectorischer Natur ist, und dass die sensiblen Fasern des Beins den Reflex auslösen (Brondgeest). Diese Contraction ist jedoch nachweisbar nur eine solche der Flexoren (Hermann), die ganze Erscheinung also nur eine andere Form der bekannteren, dass ein hirnloser Frosch in allen Stellungen die Beine anzuziehen strebt (p. 409), sobald sie überhaupt gefühlt werden (p. 403); im Hängen kann diese Anziehung der Schwere wegen nur in geringem Grade dauernd eingehalten werden (Hermann). Im Sitzen erschlaffen ohne Zweifel auch die Beuger, sobald die Anziehung der Beine erfolgt ist.

Eine analoge Erscheinung am Kopfe ist die Aufrechthaltung der Ohren beim Kaninchen: nach Durchschneidung eines Trigeminus sinkt das gleichseitige Ohr zurück (Filehne).

Als Ausgangspunct des Brondgeest'schen Reflexes wird die Haut angegeben (Cohnstein); jedoch bleibt er auch bei Anästhesie der Haut und nach Enthäutung bestehen (Mommsen); es giebt also zum mindesten noch andere Ausgangspuncte, z. B. die Muskeln oder die Sehnen (vgl. auch p. 282). Wahrscheinlich steht die Haltung der Glieder unter beständiger reflectorischer Regulation seitens der beweglichen Theile selbst, und auch der Anstrengungsgrad der Muskeln bei Bewegungen könnte von diesen regulirt werden.

Der p. 404 erwähnte Einfluss der hinteren Wurzeln auf die Erregbarkeit der vorderen lässt sich auf das Brondgeest'sche Phänomen zurückführen (Steinmann & Cyon).

Unter abnormen Umständen geräth das Rückenmark leicht in selbstständige Erregung, d. h. es wird durch gewisse Reize erregt, welche man, da sie auf Nerven nicht einwirken, als centrale Reize bezeichnen kann. Hierhin gehören Hitze, der dypnoische Zustand (local am Rückenmark erzeugbar durch Absperrung der arteriellen Zufuhr, z. B. Abklemmung der Aorta), endlich gewisse Gifte, z. B. das Picrotoxin. Die Wirkungen äussern sich als allgemeine Convulsionen, Gefässkrämpfe, Schweisssecretion, Pupillenerweiterung (der Sympathicus hat spinalen Ursprung). Sie bleiben aus, wenn die Reize zu schnell nach Abtrennung des Gehirns einwirken (p. 410).

Der dypnoische Zustand, z. B. durch Arterienverschluss, wirkt natürlich zuletzt lähmend. Die Centra der Skelettmuskeln werden bei Anämie des Lendenmarks früher gereizt, ja sogar früher gelähmt, als sich die Reizung der sensiblen Theile (durch Athmungs- und Gefässreflexe im Vorderkörper) zu erkennen giebt;

noch später werden die Gefässcentra des Marks afficirt; bei Wiederzulassung des Blutes kehren diejenigen Functionen zuerst wieder, welche zuletzt geschwunden sind (Fredericq & Colson). Die Chloroform-Anästhesie beruht zum Theil auf Lähmung der grauen Substanz des Rückenmarks, denn sie bleibt im Hintertheil von Fröschen aus, wenn die Gefässe des Lendenmarks zerrissen sind (Bernstein).

6. Theorie der Rückenmarksfunctionen.

Die hauptsächlichste Rückenmarksfunction, der Reflex, wurde anfangs von besonderen Nervenfasern hergeleitet, welche, von sensiblen Endorganen ausgehend, das Centralorgan nur aufsuchen, um daselbst in centrifugale Richtung umzubiegen. Diese Vorstellung, welche die Annahme eines besonderen, ausschliesslich für Reflexe bestimmten („excitomotorischen") Nervensystems involvirt, und es unverständlich erscheinen lässt, warum die Umbiegung nicht an beliebiger Stelle auch ausserhalb des Centralorgans geschehen sollte, scheitert an der Thatsache, dass eine centripetale Faser nicht immer den gleichen, sondern die verschiedensten Reflexe auslöst, und selbst alle centrifugalen Fasern reflectorisch erregen kann. Ebenso musste die Vorstellung, dass die Reflexe auf mangelhafter Isolation der centripetalen und centrifugalen Leitungsbahnen im Centralorgane beruhen, wegen der Regelmässigkeit und functionellen Wichtigkeit der Reflexe aufgegeben werden.

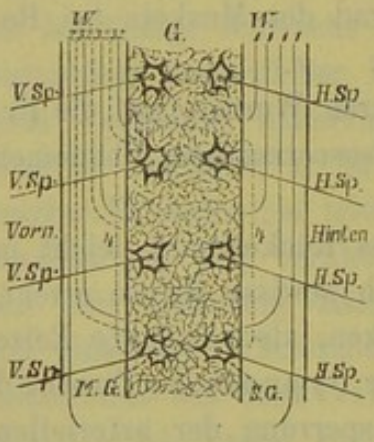


Fig. 78.

G. graue Substanz. W. weisse Substanz (und zwar mit Einschluss der Seitenstränge). M. G. Motorische Ganglienzelle. S G. sogenannte sensible Ganglienzelle. V. Sp. Vordere Spinalwurzelfaser. H. Sp. Hintere Spinalwurzelfaser. Die Bedeutung der Ziffern s. im Text, p. 418 f.

Die Anatomie des Rückenmarks führt zu einer viel befriedigenderen Vorstellung vom Wesen des Reflexes. Sie lehrt, dass sowohl die sensiblen als die motorischen Wurzelfasern grösstentheils, wenn nicht alle, aus der grauen Substanz entspringen, die letzteren aus Ganglienzellen (in dem schematischen Sagittalschnitt Fig. 78 ist die frühere Ansicht, dass auch die sensiblen Fasern aus Zellen entspringen, dargestellt). Stellt die graue Substanz eine physiologisch leitende Verbindung dar, so hat es keine Schwierigkeit, den Reflex im Grossen und Ganzen zu erklären.

Dennoch ist der Reflex keineswegs als eine blosse Ueberleitung durch die graue Substanz hindurch zu betrachten. Denn es gelingt niemals, durch Reizung der centralen Enden motorischer Fasern andere motorische Fasern zu erregen

oder in sensiblen Fasern negative Stromesschwankung zu erzeugen, weder am normalen, noch am strychninisirten Thiere (J. Müller, Volkmann u. A.). Der Reflex muss also in einem selbstständigen Erregungsprocess der grauen Substanz, vermuthlich in den motorischen Ganglienzellen bestehen, auf welchen die von den sensiblen Fasern einstrahlende Erregung nur auslösend wirkt. Hierfür spricht ausserdem die Länge der Reflexzeit, welche wahrscheinlich die Latenzzeit der Ganglienerregung ist, und die Variabilität der Reflexzeit der einzelnen Muskeln (p. 413); weiter die Erscheinungen der Reizsummation, ferner der Umstand, dass die motorische Erregung, wie die Erscheinungen des Muskeltons zeigen, ein selbstständiges, und von der Erregungsart ganz unabhängiges Tempo innehält, für welches übrigens noch keine genügende Erklärung existirt.

Dieselben sensiblen Fasern der peripherischen Nerven, welche den Reflex auslösen, dienen offenbar auch zur Vermittelung der Empfindung, und dieselben motorischen Fasern, welche reflectorisch erregt werden, werden auch durch den Willen in Action gesetzt. Wenn dies richtig ist, so muss jede zum Hirn gehende und vom Hirn kommende Erregung durch ein Stück der grauen Substanz geleitet werden, und dies bestätigt auch die Anatomie, welche nirgends mit Sicherheit einen directen Uebergang der Wurzelfasern in Längsfasern der weissen Substanz aufweist (vgl. p. 400).

Da aber die graue Substanz ein Continuum durch die ganze Länge des Markes darstellt, so sind zur Erklärung der isolirten Empfindung und Bewegung, sowie der Beschränktheit der Reflexe besondere Annahmen nöthig. Als die einfachste erscheint die, dass die Leitung in der grauen Substanz einen sehr grossen Widerstand findet, so dass sie immer nur auf geringe Entfernungen sich erstrecken kann (Hermann). Dass in der That die graue Substanz nicht etwa selbst vom und zum Gehirn leiten kann, beweisen die p. 405 mitgetheilten Erfahrungen. Bei grossem Widerstand wird es fast so sein, als ob die Wurzelfasern mit den in unmittelbarer Nähe ihres Ursprungs in die graue Substanz eintretenden Längsfasern in directer und isolirter Verbindung ständen. Auch stimmen einige Erfahrungen im Gebiete der Hautempfindungen sehr gut zu dieser Annahme. Starke Erregungen haben eine grössere scheinbare Ausbreitung in der Haut als schwache, der Schmerz strahlt aus; die in die graue Substanz ein-

tretende Erregung muss um so weiter sich ausbreiten können, also um so mehr benachbarte Längsfasern mit erregen, je stärker sie ist. Diese stärkere Ausbreitung zeigen denn auch die Reflexe bei stärkerer Reizung. Strychnin endlich würde jenen Widerstand vermindern oder beseitigen, und müsste eigentlich, wenn die Theorie richtig ist, die Localisationsschärfe der Empfindung herabsetzen.

Zur Erklärung der geordneten Reflexe reicht das bisher Gesagte schwerlich aus, denn es ist kaum anzunehmen, dass die mannigfachen zu einem solchen zusammenwirkenden motorischen Fasern in demselben Niveau entspringen und in unmittelbarer Nähe der reflexauslösenden Faser; denn oft wirken sehr verschiedene Muskeln und selbst Gliedmassen zusammen (p. 411), deren Nerven gewiss nicht aus gleichen Markniveau's stammen. Auch sind die Reflexe weit vollkommener, wenn ausser dem Markniveau des gereizten Bezirks noch andere Marktheile, namentlich die nach oben gelegenen, erhalten sind (Rosenthal, Gad u. A.). Man muss also annehmen, dass im Rückenmark gutleitende Verbindungen zwischen verschiedenen Niveau's existiren, durch welche motorische Zusammengehörigkeiten gebildet und coordinirte Bewegungen vorgesehen sind. Diese Coordinationsvorrichtungen könnten entweder durch besserleitende Stränge der grauen Substanz selbst, oder, was wahrscheinlicher ist, durch Fasern der weissen Substanz hergestellt sein, welche verschiedene Puncte der grauen Substanz unter einander in gutleitende Verbindung setzen. Solche coordinirenden oder Commissuren-Fasern werden auch dadurch höchst wahrscheinlich, dass nur ein relativ kleiner Theil der weissen Substanz von oben nach unten beständig an Dicke abnimmt; während der Haupttheil, nämlich die Vorderseitenstrang- und die Hinterstrangreste, sich durch seine gleichmässige und in der Cervical- und Lumbalanschwellung verstärkte Mächtigkeit als selbstständige Formation des Rückenmarks, also fast unzweifelhaft als Commissurenfaserung, characterisirt. Zu dem Commissurensystem müssen auch transversale und gekreuzte Verbindungen gehören, wahrscheinlich hauptsächlich in der weissen Commissur der Anatomie, welche freilich grossentheils cerebrospinale Kreuzungen enthält. In Fig. 78 sind die Längscommissuren durch die mit 4 bezeichneten Fasern schematisirt.

Für die willkürlichen und sonstige vom Hirn aus erregte Bewegungen wird ohne Zweifel derselbe coordinirte motorische Complex in Thätigkeit versetzt, wie durch die sensiblen Fasern beim Reflex, und zwar durch die hauptsächlich in den Seitensträngen verlaufenden (im

Schema Fig. 78 mit 2 bezeichneten) Fasern. Der Wille innervirt also keinesfalls jeden einzelnen zur geordneten Bewegung nöthigen Muskel für sich, ja er kann dies nicht einmal.

Am schwierigsten verständlich ist die Hemmung der Reflexe vom Gehirn aus und durch die anderen oben angeführten Umstände. Zunächst ist es zweifelhaft, ob die Hemmung durch den Willen und diejenige durch die Setschenow'schen Hemmungscentra wirklich so verschiedene Vorgänge sind, als es nach den Versuchen scheint. Die Abtrennungs- und Reizversuche sind so roh, dass sie von den wirklichen Vorgängen nur eine höchst ungenaue Vorstellung geben. Möglicherweise sind auch die von den sogenannten Hemmungscentren ausgehenden Hemmungen im Grunde Unterdrückungen einzelner Reflexe, wie die durch den Willen, und nur ihr summarischer Wegfall oder ihre summarische Erregung durch unnatürliche Reizung bewirkt jene allgemeine und graduelle Erhöhung und Depression der Reflexthätigkeit. Ob der oben p. 410 erwähnte Shock nach Markdurchschneidungen von Reizung von Hemmungsfasern oder sonstiger Schädigung herrührt, weiss man nicht.

Die nächstliegende Annahme zur Erklärung der cerebralen Reflexhemmung wäre diejenige reflexhemmender Fasern, welche in alle Niveau's der grauen Substanz eintreten (in Fig. 78 punctirt und mit 3 bezeichnet). Die Art ihrer Einwirkung auf die graue Substanz und die Ganglienzellen bleibt aber unverständlich. Eine andere Annahme (Goltz u. A.) meint, dass jede reflectorische Wirkung eines Centralorgans durch gleichzeitige andere centripetale Einwirkungen vermindert werde, wegen grösserer Inanspruchnahme der vorräthigen Kräfte des Organs, welche bis zur Erschöpfung, d. h. zum Versagen des Reflexes, gehen könne. Diese Vorstellung ist hergenommen von der reflexhemmenden Wirkung starker sensibler Reizungen, und mittels derselben erklären manche die Reflexsteigerung nach Abtrennung der Lobi optici aus dem Wegfall der durch diese Orgaue vermittelten Einwirkungen des Opticus und andrer Sinnesnerven auf das Rückenmark. Es ist sogar der Versuch gemacht worden, die Reflexhemmung ganz in Abrede zu stellen und auf Innervation antagonistischer Muskeln zurückzuführen (Schlösser).

Die p. 405 erwähnte Hyperästhesie könnte auf dem Wegfall der vom Gehirn kommenden Hemmungsfasern beruhen, welcher den Uebergang der sensiblen Erregung von den Wurzeln durch die graue Snbstanz auf die Längsfasern begünstigen könnte. Auch andere noch weniger wahrscheinliche Erklärungsversuche sind

gemacht werden. Bemerkenswerth ist, dass nach halbseitigen Markdurchschneidungen auch im Hirngebiete Hyperästhesien auftreten (Nickell).

Eine andere, noch nicht in Angriff genommene Frage ist die, wovon es abhängt, ob eine sensible Erregung zum Reflex führt, oder lediglich dem Gehirn zugeleitet wird; möglicherweise hängen beide Fragen innig zusammen.

7. Die Localisirung der spinalen Centra.

Nach dem oben Gesagten enthält das Rückenmark die nächsten Centra für sämmtliche Organe des Rumpfes und der Extremitäten, und diese Centra sind theils zu reflectorischer, theils zu cerebraler Reizung bestimmt, lassen sich aber auch direct durch die p. 415 genannten Reize in Action setzen. Im Allgemeinen liegen dieselben im Niveau des Ursprungs der betreffenden Nerven oder etwas höher; so dass z. B. Bewegungs-, Gefässverengerungs-, Gefässerweiterungs- und Schweisssecretionscentra einer Extremität nahe an gleicher Stelle sich finden. Directe oder reflectorische Reizung des isolirten Rückenmarks setzt alle diese Thätigkeiten in Gang. Aus der speciellen Topographie der Niveaucentra kann angeführt werden, dass die Halsregion hauptsächlich für die Brustorgane, Athemmuskeln und obere Extremität bestimmt ist; an der Grenze zwischen Hals- und Brustmark liegen Centra für den Halssympathicus, dessen Bewegungs-, Gefäss- und Secretionsfasern hauptsächlich zum Kopfe gehen (Centrum ciliospinale, Budge; vgl. auch unten beim Sympathicus); der Brusttheil scheint hauptsächlich ausser der Rippenmusculatur die Baucheingeweide motorisch und vasomotorisch zu beherrschen (Ursprung des Splanchnicus); der Lendentheil die unteren Extremitäten und die Beckenorgane. Für den Sphincter ani ist das Centrum beim Hunde am untern Drittel des 5. Lendenwirbels, beim Kaninchen zwischen 6. und 7. Lendenwirbel gefunden worden (Budge, Giannuzzi, Masius); für den Blasenverschluss unmittelbar darunter (Masius). Mit isolirtem Lendenmark können Hündinnen concipiren und gebären (Goltz). Beim Menschen scheint das Centrum ano-vesicale am Ende des Sacralmarks im Stilling'schen Sacralkern, welcher den Clarke'schen Säulen analog ist, zu liegen (Quincke & Kirchhoff).

II. Das Gehirn und seine Nerven.

1. Anatomische Vorbemerkungen.

Das Gehirn ist als eine obere Fortsetzung des Rückenmarks zu betrachten, welche jedoch im Bau mannigfach modificirt ist. Diese Modificationen führen zur Entstehung besonderer Organe, welche dem

Rückenmark gegenüber in den oberen Wirbelthierclassen immer mächtiger hervortreten, bis beim Menschen das Rückenmark nur noch wie ein an Masse zurücktretender Anhang des Gehirns erscheint.

a. Allgemeines über die Fortsetzung der Rückenmarksbestandtheile

Im Kopfmark oder verlängerten Mark*) ist, wie schon sein Name andeutet, die Rückenmarksformation noch ziemlich deutlich erhalten. Weiter nach oben kann diese Formation nur noch an der Hand der Nervenursprünge verfolgt werden, da die Hirnnerven, mit Ausnahme des Olfactorius und des Opticus, eine Fortsetzung der Spinalnerven darstellen. Soweit die Rückenmarksformation verfolgt werden kann, pflegt man die Theile als Hirnstamm zu bezeichnen. Derselbe besteht aus gewissen Abschnitten des Kopfmarks und der Brücke.

Beim Uebergang des Rückenmarks in das Kopfmark bricht der Centralcanal im Calamus scriptorius nach hinten durch und bildet an der hinteren Oberfläche eine flache Grube, die Rautengrube. Die den Centralcanal umgebende graue Substanz des Rückenmarks begiebt sich gleichfalls zur hinteren Oberfläche und liegt nunmehr am Boden der Rautengrube, die bisherigen Hinterhörner nach aussen von der Fortsetzung der Vorderhörner. Die Auseinanderdrängung der Hinterhörner, welche dabei ein gestieltes Aussehen annehmen (Fig. 79), wird dadurch eingeleitet, dass in den stark zunehmenden Funiculi gracilis und cuneati (p. 402) ebenfalls graue Kerne auftreten (Nucleus graciles und cuneatus, Fig. 79), welche nach Vollendung der Bodenlagerung zwischen Vorder- und Hinterhornrest zu liegen kommen (Fig. 80 und 81). Weiter nach oben werden die grauen Massen der Vorder- und Hinterhörner durch zerstreuter liegende sog. Kerne der Hirnnerven ersetzt. Dieselben erstrecken sich auch noch längs der vorderen, wiederum geschlossenen Fortsetzung des Centralcanals, nämlich des Aquaeductus Sylvii. Entsprechend der nunmehrigen Anordnung der grauen Substanz liegen die Ursprünge der motorischen Hirnnerven oder Hirnnervenwurzeln median von den sensiblen. Ein Theil des Vorderhorns wird durch die Pyramidenkreuzung vom Reste abgeschnürt (Fig. 79), und löst sich allmählich in Reticulärformation auf, mit Ausnahme eines als Seitenstrangkern (*n. l.* Fig. 80, 81) bezeichneten compacteren Restes.

Ausser den Fortsetzungen der grauen Substanz des Rückenmarks treten nun aber neue selbstständige graue Formationen auf, namentlich die Oliven, das Kleinhirn, die Vierhügel und die Sehhügel. Zu

*) Vgl. p. 96, Anmerkung.

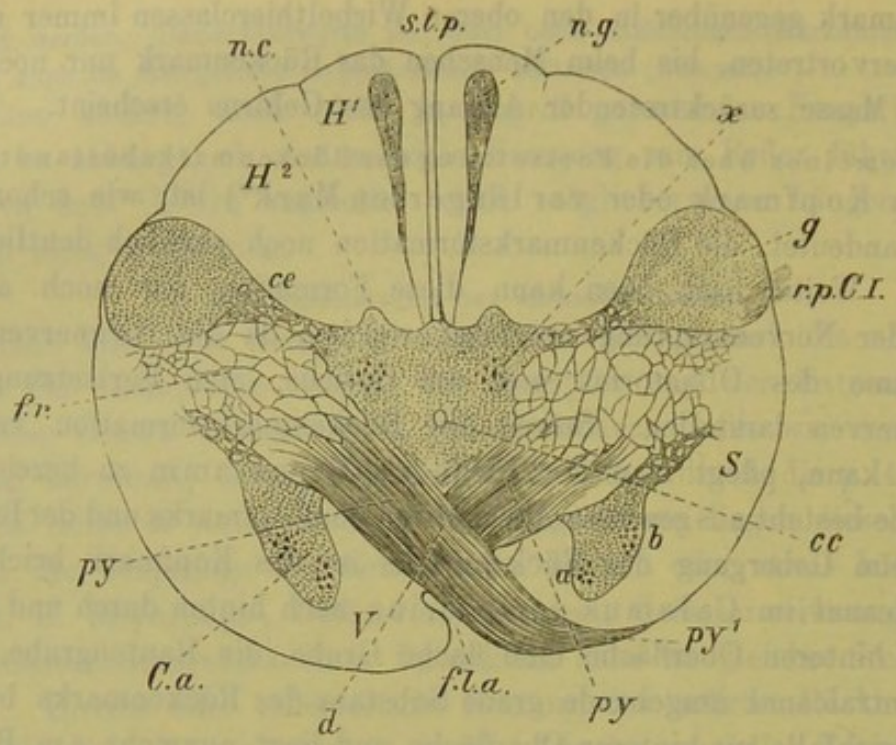


Fig. 79.

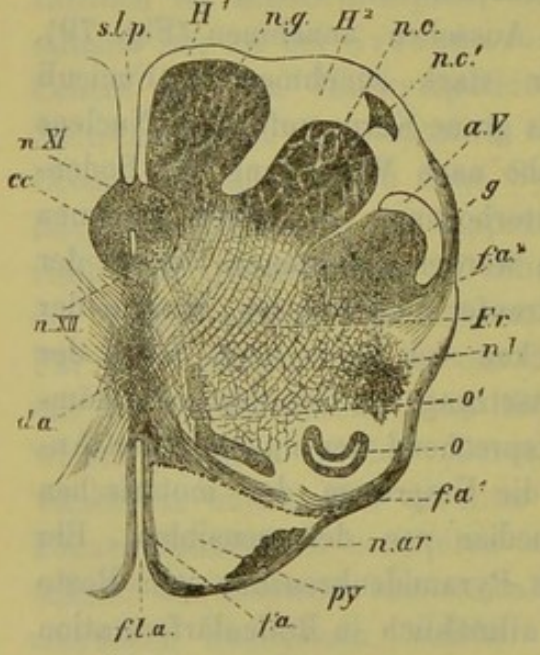


Fig. 80.

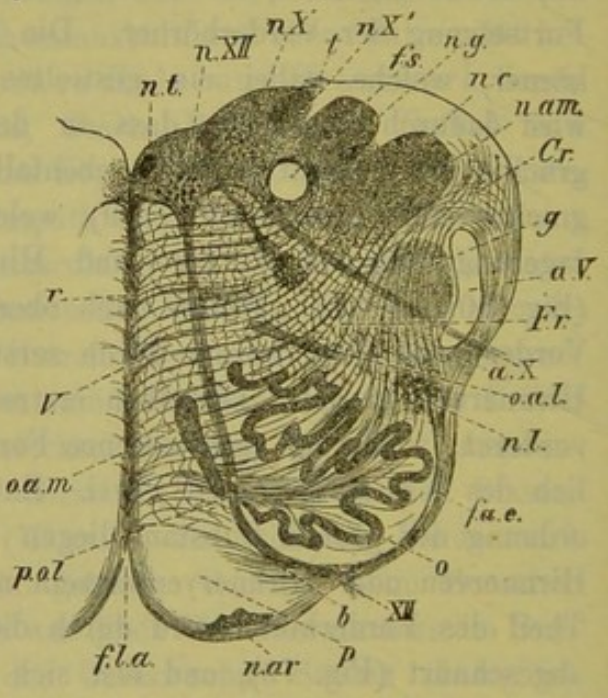


Fig. 81.

c c Centralcanal. f. l. a. Fissura longitudinalis anterior. s. l. p. Sulcus longit. post. g Kopf und ce Hals des Hinterhorns. n. g., n. t. Nucleus funiculi gracilis. n. c. Nucleus funiculi cuneati. n. c'. Nucl. ext. funic. cuneati. C. a. Vorderhorn. n. l. Nucleus funiculi lateralis. n. ar. Nucleus funiculi anterioris. o. Olive (in Fig. 80 beginnend). o¹ und o. a. m. innere Nebenolive. o. a. l. äussere Nebenolive. H¹ Funiculus gracilis. H² Funiculus cuneatus. S Seitenstrang. V Vorderstrang. d Decussatio pyramidum. p, py, py¹ Pyramidenstrang und Pyramidenbündel. X, XI, XII N. vagus, accessorius und hypoglossus. n. X, n. XI, n. XII deren Kerne. a. V. aufsteigende Trigeminuswurzel. C. r. Corpus restiforme. f. s. Solitäres oder sog. Respirationsbündel des N. vagus. r. Raphe. f. a., f. a. c., f. a¹, f. a³ Fibrae arciformes. F. r. Formatio reticularis.

ihnen begeben sich zum Theil die weissen Longitudinalstränge des Rückenmarks, ausserdem aber tritt ein Theil der Hirnnerven, besonders der Opticus und Acusticus, zu ihnen in directe Beziehungen, und weicht insofern von dem Schema der Spinalnerven wesentlich ab.

Die Figuren 79, 80, 81 (nach Schwalbe) erläutern das Verhalten der grauen Substanz im Kopfmark. Fig. 79 ist ein 6mal vergrösserter Querschnitt durch die untere Pyramidenkreuzung am Uebergang zwischen Med. spinalis und oblongata; Fig. 80 und 81 4mal vergrösserte Schnitte höher oben, im Gebiete der oberen Pyramidenkreuzung und durch die Mitte der Oliven.

Von den weissen Rückenmarkssträngen gehen zunächst die Pyramiden-Vorder- und Seitenstrangbahnen in die vorn (unten, ventral) gelegenen Pyramiden des Kopfmarks über, nachdem letztere sich bündelweise gekreuzt haben (Fig. 79), wobei sie steil nach vorn umbiegen („untere" Pyramidenkreuzung). Die Pyramidenkreuzung stellt gleichsam eine mächtige Entwicklung des Systems der vorderen Commissur dar, und es ist individuell sehr verschieden, wieviel Pyramidenfasern hier oben schon sich kreuzen und in die Seitenstränge übergehen, und wieviel zunächst in den Vorderströngen bleiben und erst weiter unten in der vorderen Commissur Kreuzung und Uebergang in die Seitenstränge vollziehen (vgl. p. 401). Weiter aufwärts gehen die Pyramidenfasern durch die Brücke in die Grosshirnstiele über; während des Verlaufs durch die Brücke werden sie durch die Einschiebung transversaler, vom Kleinhirn stammender Fasern immer mehr zerklüftet (Reticulärformation), und zugleich durch Umbiegung und Beimischung eines Theiles dieser Fasern bedeutend verstärkt. Die Pyramidenfasern sind also Bahnen zum (resp. vom) Grosshirn, und die Mächtigkeit der Pyramiden, sowie der entsprechenden ventralen Hirnstielabtheilung (Hirnschenkelfuss, Basis pedunculi) geht in der Thierreihe ungefähr der Entwickelung des Grosshirns parallel.

Die Kleinhirn-Seitenstrangbahnen gehen durch das Corpus restiforme in den Pedunculus cerebelli über und endigen wahrscheinlich grösstentheils in der Kleinhirnrinde.

Die Funiculi graciles und cuneati mit ihren grauen Kernen (s. oben) nehmen äusserlich, median von den vorigen, denselben Verlauf in die Pedunculi cerebelli, scheinen aber nicht wirklich mit ihren Fasern in das Kleinhirn überzugehen, sondern in ihren eigenen Kernen zu endigen, deren weitere Verbindungen unklar sind.

Die Reste des Vorderseitenstranges lassen sich im Kopfmark über den Pyramiden, medial von den Oliven, in die Brücke, und weiter in

die Haube des Hirnstiels (Tegmentum pedunculi) verfolgen, durch welche sie in den Sehhügel eintreten; ein Theil communicirt durch die sog. untere Schleife mit den hinteren Vierhügeln.

Als Haubenregion bezeichnet man, im Gegensatz zur ventralen oder Pyramidenregion, die dorsale Abtheilung des Hirnstammes, d. h. des Kopfmarks, der Brücke, der Pedunculi (Haube im engeren Sinne) und die Regio subthalamica. Sie enthält demnach die Fortsetzungen des Rückenmarksgraus am Boden der Rautengrube und um den Aquaeduct, und verschiedene andere graue Massen, wie die Oliven, die grauen Massen der Formatio reticularis der Brücke, die sog. oberen Oliven, den Haubenkern, das Corpus subthalamicum und die graue Bodencommissur (Corpora mamillaria, Tuber cinereum). Bau und Verbindungen dieser Theile, über welche noch wenig Uebersichtliches gesagt werden kann, müssen hier übergangen werden.

b. Speciellerer Ursprung der Hirnnerven.

Von den grauen Kernen der Hirnnerven (s. oben) liegen die des 12., 11., 10., 9. und theilweise des 8. im Bereich des Kopfmarks, die des 8. zum Theil, ferner des 7., 6. und 5. im Bereich der Brücke, die des 4., 3. und zum Theil des 2. im Mittelhirn (Vierhügel, Aquaeduct). Die erstgenannten Kerne sind, soweit der Centralcanal noch geschlossen ist, noch als vordere (Hypoglossus) und hintere (Accessorius vagi), oberhalb des Calamus dagegen (vgl. oben) als mediale (Hypoglossus) und laterale (Accessorius, Vagus, Glossopharyngeus, Acusticus) angeordnet.

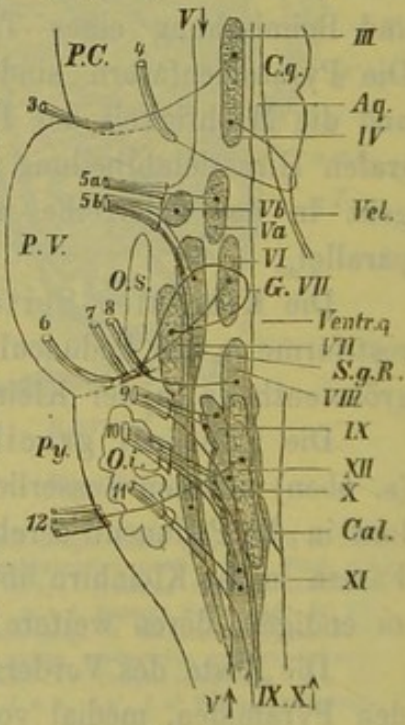


Fig. 82.

Fig. 82 stellt schematisch die Lage dieser Kerne im durchsichtig gedachten Centralorgan, von der Seite gesehen, dar; die medialen motorischen sind punctirt, die lateralen sensiblen schraffirt dargestellt. Die Kerne sind mit den Nummern ihrer Nerven (römisch) bezeichnet, ebenso die Nerven selbst (arabisch), in denen jede Fasergattung nur durch Eine Linie bezeichnet ist. Ferner bedeutet P. C. Pedunculus cerebri, C. q. Corpora quadrigemina, Vel. Velum medullare, P. V. Pons Varolii, Ventr. q. Ventriculus quartus, Aq. Aquaeductus Sylvii, Cal. Calamus scriptorius, Py. Pyramide, O. s., O. i. Oliva sup. und inf.

1. Hypoglossus (XII.). Er entspringt aus einem langgestreckten Kern mit Zellen nach Art derjenigen der Vorderhörner, welcher anfangs vor dem Centralcanal (Fig. 80).

vom Calamus ab median dicht unter dem Boden der Rautengrube liegt (Fig. 81, 82). Andere behauptete Ursprünge von Hypoglossusfasern sowie theilweise Kreuzung sind noch streitig. Beim Frosche ist der Hypoglossus erster Cervicalnerv.

2. Accessorius (XI.). Die spinale Abtheilung (Accessorius spinalis entspringt aus dem Vorderhorn und Seitenhorn des ganzen Halsmarks, die Fasern verlaufen eine Strecke im Seitenstrang aufwärts und treten in einer Anzahl von Fäden zwischen den vorderen und hinteren Cervicalwurzeln aus. Die obere Abtheilung (Accessorius vagi entspringt zuerst aus der grauen Substanz hinter dem Centralcanal (Fig. 80), dann aus dem gemeinsamen Kern der folgenden Nerven in der Ala cinerea.

3. Vagus (X.) entspringt (zu einem kleinen Theil gekreuzt) aus einem lateralen, unter der Ala cinerea liegenden sensiblen Kern (*N. X*, Fig. 81, *X* Fig. 82), dessen Zellen denjenigen der Hinterhörner analog sind; ventral von diesem liegen vereinzelte grössere Zellen, von denen ein Theil der Fasern entspringt und welche Einige als motorischen Vaguskern auffassen.

4. Glossopharyngeus (IX.), beim Frosche ein Ast des Vagus, entspringt, ebenfalls zum Theil gekreuzt, aus einer unmittelbar an die sensiblen und motorischen Vaguskerne sich anschliessenden oberen Fortsetzung derselben. Ein Theil der Fasern entspringt aus einem aus dem Halsmark aufsteigenden, bis an den Phrenicusursprung verfolgbaren Bündel (Funiculus respiratorius s. solitarius, f. s. Fig. 81, IX↑ Fig. 82), welches auch an den Vagus Fasern abgiebt.

5. Acusticus (VIII.), entspringt mit einer hinteren, feinfaserigen und einer vorderen Wurzel mit stärkeren Fasern. Erstere setzt sich aus zwei Bündeln zusammen, welche den Pedunculus cerebelli zwischen sich nehmen; das äussere derselben ist im Wesentlichen die Fortsetzung der sog. Striae acusticae, welche quer über den Boden der Rautengrube laufen, und deren centraler Ursprung unbekannt ist; das innere entspringt aus dem in der Gegend des Tuberculum acusticum liegenden Hauptkern des Acusticus. Die vordere Wurzel empfängt einen Theil ihrer Fasern durch den Pedunculus cerebelli (Corpus restiforme) aus dem Kleinhirn, die übrigen aus einem zweiten, lateralen Acusticuskern, mit grösseren Zellen als der Hauptkern; wahrscheinlich aber stammen diese Fasern gekreuzt aus dem Lateralkern der gegenüberliegenden Seite. Der Nervus intermedius Wrisbergii, welcher wesentlich dem Facialis zugehört (er enthält dessen secretorische

und Geschmacksfasern, besonders also die Fasern der Chorda tympani, Vulpian), entspringt wahrscheinlich aus einem dritten sog. Acusticuskern, lateral von der vorderen Wurzel gelegen, dessen Ganglienzellen, ähnlich den Spinalganglienzellen, eine kernhaltige Hülle besitzen.

6. Facialis (VII.) und

7. Abducens (VI.) entspringen aus grosszelligen Kernen vor den Striae acusticae; der Facialiskern liegt mehr in der Tiefe, als der Acusticuskern, welcher letztere nach vielen Autoren auch dem Facialis Fasern abgiebt. Die Angabe, dass der Facialis auch absteigende Fasern durch den Pedunculus cerebri aus dem Grosshirn empfängt, wird bestritten. Der Facialis steigt zuerst dorsalwärts und bildet dann, ventral umbiegend, das sog. innere Knie (*G. VII*, Fig. 82); sein Austritt erfolgt zum Theil gekreuzt, der Abducens kreuzt sich dagegen nicht, wie Exstirpationsversuche bestätigen (Gudden).

8. Trigeminus (V.). In der Austrittsebene des Trigeminus liegen, unter dem vorderen Theil des Bodens der Rautengrube, entsprechend der sog. Substantia ferruginea (deren pigmentirte Ganglienzellen übrigens mit dem Trigeminusursprung Nichts zu thun haben), zwei Trigeminuskerne, ein mehr medialer motorischer (*Va*, Fig. 82) mit grossen Ganglienzellen, und ein mehr lateraler sensibler (*Vb*) mit kleinen Zellen. Die kleinere motorische Wurzel 5a des Trigeminus entspringt zum Theil aus dem motorischen Kern (von diesen Fasern scheint ein Theil gekreuzt zu sein), zum Theil aber aus dem sog. absteigenden Trigeminusbündel (*V*↓ Fig. 82); sein Ursprung reicht längs des Aquaeducts bis an die oberen Vierhügel hinauf, und besteht aus vereinzelten blasenförmigen Ganglienzellen. Die grössere sensible Wurzel 5b hat 3 Ursprünge: a) grösstentheils aus der sog. aufsteigenden Trigeminuswurzel (*a. V.* Fig. 80, 81, *V*↑ Fig. 82), welche sich längs der Hinterhörner bis in die Mitte des Halsmarks verfolgen lässt, mit unbekanntem Ursprung, vielleicht aus der Subst. gelatinosa Rolandi (p. 399), welche ihr dicht anliegt (*S. g. R.*, Fig. 82), b) aus demselben Kern, c) aus dem Kleinhirn durch den Bindearm (Proc. cerebelli ad corpora quadrigemina). Die sensible Wurzel hat ein Spinalganglion (G. Gasseri).

9. Trochlearis (IV.) und

10. Oculomotorius (III.) entspringen aus grosszelligen Kernen der hinteren und mittleren Vierhügelgegend am Aquaeduct (III, IV Fig. 82). Während der Oculomotorius, den Pedunculus durchbohrend, an dessen unterer Fläche dicht an der Brücke austritt, geht der Trochlearis nach oben, durchbohrt das Dach des Aquaeductus, sich dabei

kreuzend, und schlingt sich, ähnlich dem Tractus opticus, um den Pedunculus herum nach unten. Nach Reizversuchen (Exner) soll aber diese äussere Kreuzung, welche in ihrer Vollständigkeit fast ohne Analogie ist, nur scheinbar sein; dagegen wird sie auf Grund von Exstirpationsversuchen aufrecht erhalten (Gudden).

11. Opticus (II.). Der Tractus opticus entspringt theils vom äusseren Kniehöcker und dem Sehhügel, theils vom inneren Kniehöcker und dem vorderen Vierhügelganglion. Um die Pedunculi cerebri herumbiegend, bilden die Tractus das Chiasma, in welchem beim Menschen eine halbe, bei Thieren eine halbe bis totale Kreuzung stattfindet. Ein Theil der Tractusfasern geht am hinteren Rande des Chiasma von einer Seite auf die andere über, bildet also eine blosse Commissur beider Seiten, wahrscheinlich der inneren Kniehöcker.

12. Olfactorius (I.). Der Tractus olfactorius des Menschen stellt ein sehr reducirtes Analogon des Riechlappens der Thiere dar, ist also ein besonderer Grosshirntheil, von welchem die Nervi olfactorii (jederseits etwa 20) entspringen, und auf dessen complicirten Bau hier nicht eingegangen werden kann. Zusammenhänge sind nachgewiesen: mit der Rinde des Gyrus uncinatus und Gyrus cinguli, mit dem Mark des Stirnlappens und mit der vorderen Grosshirncommissur.

c. Selbstständige graue Massen des Hirnstamms.

Die p. 421 erwähnten grauen Massen, welche nicht als Fortsetzungen des Rückenmarksgraus betrachtet werden können, sind in ihrem Bau und ihren Verbindungen so verwickelt und zum Theil noch dunkel, dass hier nur einige Andeutungen, und nur über die hauptsächlichsten dieser Körper, gegeben werden können.

1. Die Oliven und Nebenoliven (Fig. 80 und 81) sind graue Massen des Kopfmarks, welche hauptsächlich durch die Corpora restiformia mit dem Kleinhirn in Verbindung stehen.

2. Die grauen Massen des Kleinhirns bilden theils die Rinde desselben, theils eine Anzahl centraler Kerne (Nucleus dentatus, Embolus, Kugelkern, Dachkern). Die Rinde besteht hauptsächlich aus einer inneren Körnerschicht, an welche nach aussen sich eine einfache Lage grosser keulenförmiger Ganglienzellen (Purkinje'sche Zellen) anschliesst, welche einen Axencylinderfortsatz in die Tiefe, einen verzweigten Protoplasmafortsatz nach der Oberfläche aussenden; die oberflächlichste graue Schicht ist feinkörnig und enthält ausser den eben genannten Fortsätzen eine Lage feiner Nervenfasern und vereinzelte kleine Zellen. Die centralen Kerne enthalten ebenfalls multipolare

Ganglienzellen, die grössten im Kugel- und Dachkern. In das Kleinhirn sind hauptsächlich verfolgt: die Brückenschenkel und die Corpora restiformia zur Rinde, die Bindearme und die mit ihnen gehende Trigeminuswurzel zum Nucleus dentatus und (zweifelhaft) zur Rinde, die innere Abtheilung der Kleinhirnstiele und die Kleinhirnwurzel des Acusticus zum Dachkern.

3. Die Vierhügel enthalten graue Massen: a) in der Umhüllung des Aquaeducts (Kerne verschiedener Hirnnerven, s. oben); b) die hinteren Vierhügelganglien; sie stehen in Verbindung: durch die untere Schleife mit Vorderseitenstrangfasern (p. 423f.), ferner durch die sog. Seitenarme mit der zur Vierhügelformation zu rechnenden grauen Substanz des inneren Kniehöckers; weitere Verbindungen sind zweifelhaft; c) die complicirter gebauten vorderen Vierhügelganglien, welche hauptsächlich mit dem Tractus opticus, wahrscheinlich auch mit den Kernen der motorischen Augennerven, ferner durch die obere Schleife mit der Haubenregion, endlich wahrscheinlich mit der Grosshirnrinde in Verbindung stehen.

4. Die Sehhügel enthalten folgende graue Massen: a) die graue Umgebung des dritten Ventrikels mit der Commissura mollis, b) die grauen Kerne des eigentlichen Sehhügels, c) die graue Substanz des äusseren Kniehöckers. Verbindungen sind nachgewiesen: zur Haubenregion, zum Sehnerven und zu zahlreichen Theilen der ganzen Grosshirnrinde.

d. Das Grosshirn.

Die Grosshirnrinde bildet einen in Gestalt der Sulci und Gyri gefalteten äusseren Mantel, welcher wiederum verschiedene Schichten unterscheiden lässt. Auf eine äussere zellenarme Schicht, welche zu äusserst aus einem dichten Plexus feiner markhaltiger Nervenfasern besteht, folgt eine Schicht kleiner, und dann eine solche grosser Pyramidenzellen, d. h. keulenförmiger, senkrecht zur Oberfläche gestellter multipolarer Ganglienzellen (die grössten bis $^1/_8$ mm. Länge), welche einen Axencylinderfortsatz in die Tiefe, und Protoplasmafortsätze nach den Seiten aussenden. Zu innerst folgt, an das Mark grenzend, eine Schicht kleiner körnerartiger Zellen. Die Ausbildung und Anordnung dieser Schichten zeigt in den einzelnen Rindenregionen locale Verschiedenheiten. Die sog. Vormauer (Claustrum, *V* in Fig. 83) ist nur ein abgeschnürter Rindentheil.

Dis Markmassen des Grosshirns lassen sich in folgende Formationen eintheilen:

1. Die im Allgemeinen radialen Verbindungen zwischen der Rinde und den tieferen Gebilden, das sog. Stabkranzsystem. Die Fasern des Hirnschenkelfusses treten zwischen Sehhügel und Linsenkern, durch die sog. innere Kapsel (*c. i.*, Fig. 83) in das Hemisphärenmark ein, und bilden den Stabkranz; sie enthalten hauptsächlich die Pyramidenfasern und die ihnen beigemischten Fasern aus dem Kleinhirn.

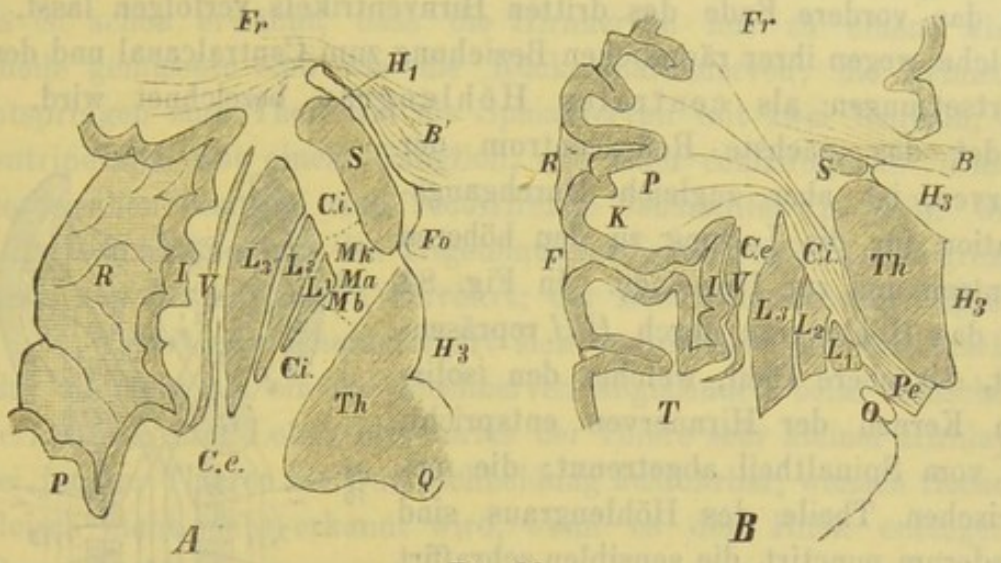


Fig. 83.

Fig. 83. *A* Horizontalschnitt, *B* Frontalschnitt durch die linke Hemisphäre in der Gegend der Grosshirnganglien. *R* von der Oberfläche gesehene, nicht durchschnittene Hirntheile. *F* Fossa Sylvii, *I* Insula Reilii. *K* Klappdeckel. *V* Vormauer. *Fr* Mark des Stirnlappens, *P* des Scheitellappens, *T* des Schläfenlappens. *C. e.* äussere Kapsel, *C. i.* innere Kapsel. *Pe* Fuss des Pedunculus. H_1 Seitenventrikel, H_3 mittlerer Ventrikel. *B* Balken, *B'* Balkenknie. *Fo* Fornix. *S* Streifenhügel. $L_{1, 2, 3}$ die 3 Glieder des Linsenkerns. *Th* Thalamus. *Q* Vierhügel. *O* Tractus opt. *Mk*, *a*, *b* motorische Bahnen für Kopf, Arm und Bein im Knie der inneren Kapsel.

Ferner ist die Grosshirnrinde mit dem Sehhügel sowohl durch Fasern der inneren wie durch solche der äusseren Kapsel verbunden (letztere zur Insel gehend). Auch zur Haube sind Verbindungen nachgewiesen. Endlich sind wahrscheinlich, aber nicht sicher, Verbindungen zwischen Rinde und Grosshirnganglien (Linsenkern und Streifenhügel) vorhanden. Diese letzteren communiciren ihrerseits mit dem Hirnschenkelfuss, und zwar der Linsenkern direct, der Streifenhügel wahrscheinlich durch Vermittelung des Linsenkerns, und zwar der beiden inneren, auch als Globus pallidus bezeichneten Glieder desselben. Seitdem ihre Verbindungen mit der Rinde zweifelhaft geworden sind, werden die Grosshirnganglien, etwa mit Ausnahme des Globus pallidus, meist als isolirte Homologa der Rinde selbst aufgefasst.

2. Die Verbindungen von Rindenbezirken unter einander. Man unterscheidet: a) unilaterale Verbindungen verschiedener Rindengebiete, sog. Associationssysteme (Fig. 84, 5); b) bilaterale Verbindungen symmetrisch gelegener, vielleicht auch unsymmetrischer Rindengebiete,

sog. Commissurenfasern (Fig. 84, 6) durch den Balken und die Commissura anterior verlaufend.

e. Allgemeines Schema der Centralorgane.

Aus den vorstehenden Angaben ergiebt sich, dass mit Ausnahme einiger höheren Sinnesnerven sämmtliche Nerven aus einer grauen Substanz entspringen, welche sich vom unteren Rückenmarksende bis an das vordere Ende des dritten Hirnventrikels verfolgen lässt, und welche wegen ihrer räumlichen Beziehung zum Centralcanal und dessen Fortsetzungen als centrales Höhlengrau bezeichnet wird. Sie bildet das nächste Reflexcentrum der Nerven, ist aber zugleich Durchgangsstation für die Leitung zu den höheren Centren und zur Hirnrinde. In Fig. 84 ist das Höhlengrau durch *H H* repräsentirt, der obere Theil, welcher den isolirten Kernen der Hirnnerven entspricht, ist vom Spinaltheil abgetrennt; die motorischen Theile des Höhlengraus sind wiederum punctirt, die sensiblen schraffirt dargestellt, und erstere medial, letztere lateral gelegt, obgleich sie im Rückenmark ventral und dorsal liegen. Die Verbindung des Höhlengraus mit der Hirnrinde (*R*) geschieht für die motorischen Bahnen hauptsächlich direct durch die Pyramidenbahnen (*2*), für die sensiblen anscheinend grösstentheils durch Vermittlung des sog. Gangliengraus (Thalami, Theile des Kleinhirns etc., *G* in der Fig.), welches seinerseits hauptsächlich mit dem hinteren Theile der Rinde verbunden ist (*4*), während die Pyramidenbahnen mehr vorn entspringen. Die Verbindung zwischen Röhren- und Gangliengrau (*3*) ist zum Theil gekreuzt, die Pyramidenbahnen (*2*) dagegen vollständig, zum Theil (*2'*) erst im Bereich des Rückenmarks. Die äusseren Nerven (motorische *1a*, sensible *1b*) erleiden zum Theil peripherisch von Röhrengrau Kreuzungen (p. 400f., 425f.), durch welche sich innere Kreuzungen wieder aufheben können. Die direct aus dem Gangliengrau entspringenden Nerven (als deren Repräsentant der theilweise gekreuzte Opticus dargestellt ist, *1c*) haben entweder kein Röhrengrau oder dasselbe wird durch peripherische Ganglienzellen repräsentirt; jedoch wird die Ganglienschicht der Netzhaut von Einigen als Spinalganglion aufgefasst.

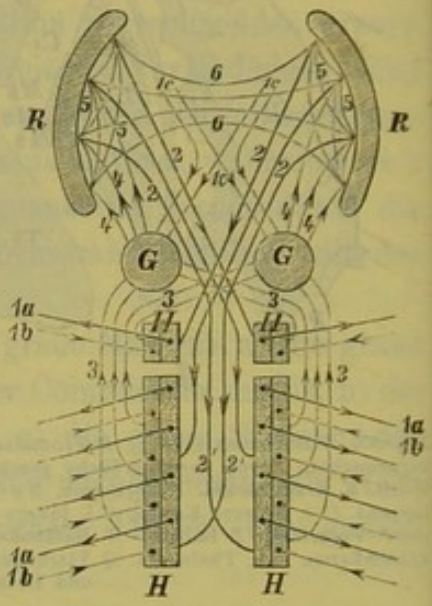


Fig. 84.

Die vorstehende Schematisirung ist natürlich äusserst unvollständig, und beschränkt sich auf einige Hauptpuncte.

2. Die Functionen der Hirnnerven.

Die Physiologie der Hirnnerven ist schon grossentheils in anderen Capiteln erörtert, oder kommt bei den Sinnesorganen zur Sprache, so dass es sich hier nur um eine übersichtliche Zusammenstellung handelt. Es ist schon erwähnt, dass die Hirnnerven nur zu einem kleinen Theile gemischte sind wie die Rückenmarksnerven; die gemischten entspringen zum Theil wie die Spinalnerven mit zwei Wurzeln, einer centripetalen mit einem Ganglion, und einer centrifugalen. Die rein motorischen besitzen eine recurrirende Sensibilität (p. 403), welche nach Durchschneidung des Trigeminus fast ganz wegfällt, also grösstentheils von dessen Fasern herrührt; der Rest stammt vom Vagus her.

1. *Olfactorius*, characterisirt sich anatomisch als der Riechnerv oder vielmehr als ein die Riechnerven abgebender, beim Menschen im Verhältniss zum Lobus olfactorius der Thiere sehr kleiner Hirnlappen. Bei jungen Thieren ist Durchschneidung ausführbar, wonach riechendes Fleisch nicht mehr erkannt wird, wenn es dem Blick entzogen ist (Biffi, Schiff).

2. *Opticus*. Seine Durchschneidung macht Blindheit und Pupillenerweiterung und setzt ferner den Gaswechsel herab (p. 226). Seine Reizung macht nie Schmerz, sondern nur Lichtempfindung. Näheres über seine Functionen, unter welchen auch eine centrifugale, s. Cap. XII.

3. *Oculomotorius*, ferner

4. *Trochlearis*, und

6. *Abducens*, die motorischen Nerven der äusseren und inneren Augapfelmuskeln, ersterer auch für den Levator palpebrae superioris, werden beim Sehorgan besprochen; die Fasern für die inneren Augenmuskeln verlaufen vom Oculomotorius durch das Ganglion ciliare und die Nervi ciliares, welche auch die sympathischen Fasern für den Augapfel enthalten. Der Abducens bezieht durch seine Anastomose mit dem Sympathicus auch aus der Regio ciliospinalis des Rückenmarks (p. 420) Fasern.

5. *Trigeminus*, ein gemischter Nerv. Seine sensiblen Fasern vermitteln die Empfindung fast am ganzen Kopf und eine sehr grosse Zahl von Reflexen. Die nicht vom Trigeminus innervirten Kopfgebiete sind die vom Vagus und Glossopharyngeus versorgten Theile des Pharynx Gaumens und der Zungenwurzel, ferner Tuba Eustachii, Paukenhöhle und ein Theil des äusseren Gehörgangs und der Ohrmuschel, die vom

R. auricularis vagi innervirt werden, endlich ein Theil des Hinterhaupts, welcher von Cervicalnerven des Rückenmarks versorgt wird. Ein Theil der Trigeminusfasern scheint zu den Geschmacksnerven zu gehören (s. Cap. XII.). — Seine motorischen Fasern versorgen die Kaumuskeln (Temporalis, Masseter, Mylohyoideus und beide Pterygoidei), den Tensor tympani und Tensor palati mollis; über die Beziehung zur Iris s. Cap. XII.; endlich verlaufen in ihm vasomotorische Fasern für Conjunctiva und Iris (sympathischen Ursprungs; sie treten durch das G. Gasseri ein). — Ferner enthält er secretorische Fasern für die Schweissdrüsen des Gesichts (Luchsinger), die Thränendrüse und die Speicheldrüsen (über den Ursprung s. p. 144). — Ueber die angeblichen trophischen Fasern vgl. p. 391f., über das Motorischwerden des sensiblen R. lingualis p. 381, über einen tonischen Reflex p. 415. Die Durchschneidung des Trigeminus kann in der Schädelhöhle ohne erhebliche andere Verletzungen des Thieres erfolgen (Magendie).

7. *Facialis*, ein wahrscheinlich rein centrifugaler Nerv, da die ihm zugeschriebene Geschmacksfunction vielleicht nur beigemischten Fasern zukommt (vgl. Cap. XII.). Seine recurrirende Sensibilität rührt nicht bloss vom Trigeminus, sondern auch vom Vagus her. Die motorischen Fasern versorgen vor Allem die Gesichtsmuskeln (Orbicularis palpebrarum und oris, Zygomatici, Levator alae nasi, Corrugator supercilii, Platysma, äussere Ohrmuskeln, etc.), so dass er der mimische Nerv ist. Seine Lähmung macht das Lachen, Pfeifen, den Lidschluss, die respiratorische Nasenflügelbewegung unmöglich (letztere ist für manche Thiere unentbehrlich); halbseitige Lähmung verzerrt das Gesicht nach der gesunden Seite (vgl. p. 414); Ausreissen aus dem Foramen stylomastoideum bei jungen Thieren zieht eine Verkrümmung des Schädels nach der verletzten Seite nach sich (Brown-Séquard, Schauta), welche vermuthlich von Zurückbleiben des Wachsthums wegen Muskelatrophie herrührt. Ausserdem enthält der Nerv motorische Fasern für einige Gaumenmuskeln (neuerdings bestritten, Horsley, Turner), den Stylohyoideus und den hinteren Bauch des Digastricus, endlich für den Stapedius (diesen wird die zuweilen bei Facialislähmungen beobachtete Hyperästhesie des Hörapparates zugeschrieben). — Die Chorda tympani führt secretorische Fasern für die unteren Speicheldrüsen (p. 144) und gefässerweiternde für dieselben und den vorderen Zungentheil, der Facialisstamm auch solche für das Gaumensegel (Vulpian).

8. *Acusticus*; über seine Function s. das Gehörorgan.

9. *Glossopharyngeus*, ein gemischter Nerv, der indess nur wenige motorische Fasern für den Levator palati mollis, Azygos uvulae, Constrictor faucium medius und Stylopharyngeus enthält. Die übrigen Fasern sind centripetal und vermitteln theils die Tastempfindungen, zum grössten Theil aber die Geschmacksempfindungen, des weichen Gaumens und der Zungenwurzel; für letztere wirkt er auch gefässerweiternd.

10. und 11. *Vagus* und *Accessorius Willisii* bilden zusammen einen gemischten Nerven. Der äussere Ast des Accessorius ist rein motorisch und versorgt den Sternocleidomastoideus und Cucullaris, der innere, mit dem Vagus sich vereinigende bildet die centrifugale Wurzel des Vago-Accessorius, während der Vagus selbst die centripetale Wurzel darstellt (Bischoff, Longet u. A.). Ausziehen des Accessorius aus dem Gehirn lähmt sämmtliche centrifugale Wirkungen des Vagus (für die Kehlkopfäste neuerdings bestritten, Grabower).

Die meist schon besprochenen Wirkungen des Vagus erstrecken sich auf sehr zahlreiche Organe, und sind hier kurz zusammengestellt.

a. Circulationsapparat: Hemmungs- und nach Einigen auch Beschleunigungsfasern für das Herz; angegeben werden auch vasomotorische Fasern für die Bauchgefässe (Rossbach & Quellhorst) und für die Lungengefässe (von O. Frey u. A. widerlegt, für den Frosch anscheinend richtig, Couvreur) und gefässerweiternde Fasern für die Nieren (Bernard). Auch eine trophische Wirkung auf das Herz (fettige Entartung nach Durchschneidung, Eichhorst) wird behauptet, von Andern aber auf die Inanition wegen der Schlucklähmung zurückgeführt (Knoll). Auch die sensiblen Fasern des Herzens werden dem Vagus zugeschrieben. Regulatorische (pressorische und depressorische) Fasern für das Gefässcentrum und das Herzhemmungscentrum.

b. Athmungsapparat: Motorische Fasern für den Kehlkopf im Recurrens und für den Cricothyreoideus im Laryngeus superior, ferner für die Bronchialmuskeln. Sensible Fasern für Kehlkopf, Luftröhre, Lungen. Diese Fasern haben zugleich die bei der Athmung erörterte regulatorische Wirkung auf das Athmungscentrum. Die Lähmung der Kehlkopfinnervation in Verbindung mit der Schlucklähmung ist die Ursache der Lungenentzündung nach Durchschneidung beider Vagi.

c. Verdauungsapparat und Baucheingeweide: Motorische

Fasern für Gaumen (Lavator palati), Schluckapparat (zum Theil im Recurrens) und Magen, nach Einigen auch für Darm und Uterus. Hemmungsfasern für die erstgenannten Apparate. Secretorische Fasern (zweifelhaft) für Magen und Nieren. Sensible Fasern für Schlundkopf, Schlund und Magen. Reflectorische Fasern (wahrscheinlich mit den vorigen identisch) für die Speichelsecretion; ferner reflectorisch hemmende Fasern für die Pancreassecretion, und die angeblich zur Zuckerbildung in der Leber in Beziehung stehenden. Zu erwähnen ist, dass centrale Reizung der Vagi zuweilen Erbrechen macht.

Die Erregbarkeit der einzelnen Vagusfasern, oder wohl richtiger ihrer Endorgane, ist verschieden; bei Reizung des peripherischen Endes tritt die Contraction der Kehlkopfmuskeln schon bei schwächerer Erregung ein, als die verlangsamende Wirkung auf das Herz (Rutherford); über die antagonistischen Kehlkopffasern s. p. 279f.; bei Reizung des centralen Endes ermüden die athmungsbeschleunigenden Fasern schneller als die verlangsamenden (Burkart). Die Hemmungsfasern sind zuweilen sehr ungleich auf beide Vagi vertheilt (p. 94).

12. *Hypoglossus*, der motorische Nerv für sämmtliche Zungenmuskeln, also auch für die Sprache; ferner versorgt er die meisten zum Zungenbein gehenden Muskeln. Durch seinen Ramus descendens empfängt er auch sensible Fasern aus dem 1. Cervicalnerven (Ansa hypoglossi), so dass die Zunge nach Durchschneidung des Trigeminus und Glossopharyngeus noch einen Rest von Empfindlichkeit behält.

3. Die Functionen des Kopfmarks (verlängerten Marks).

Lässt man bei einem Thiere das Kopfmark noch in Verbindung mit dem Rückenmark, trennt es aber vom übrigen Gehirn ab, so zeigen sich eine Reihe von Functionen, welche über die rein spinalen hinausgehen. Theils sind dies Functionen der hinteren Hirnnerven, welche im Kopfmark ihr nächstes Centrum haben, theils neue Functionen der vom Rückenmark abhängigen Theile.

a. Beziehungen des Kopfmarks zu seinen eigenen Nerven.

Das Kopfmark enthält in seinem Höhlengrau die den spinalen völlig analogen Niveau- und Coordinationscentra für die von ihm selbst abgehenden hinteren Kopfnerven, also die Centra für das Kauen, Schlucken, Speichelabsondern, Stimmgeben, Husten, Niesen, Würgen, Erbrechen (vgl. jedoch p. 188), die herzhemmenden Vagusfasern, möglicherweise auch die Beschleunigungsfasern. Auch für diese gilt durchweg das beim Rückenmark Gesagte, z. B. die Erregbarkeit durch Dyspnoe und andere directe Reize (dyspnoische Puls-

verlangsamung); ferner ist ein Zusammenhang der natürlichen Erregung des Herzhemmungscentrums mit der des Athmungscentrums nachgewiesen (vgl. p. 96). Das Kopfmark stellt sich also zunächst als ein Markabschnitt dar, welcher wegen der wichtigen Functionen der hinteren Hirnnerven eine relativ hohe Bedeutung hat.

b. Beziehungen des Kopfmarks zu Rückenmarkscentren.

1) Das Athmungscentrum.

Die selbstständige Athmung wird durch das Kopfmark unterhalten. Nach Abtrennung desselben lassen sich zwar unter günstigen Umständen noch Athembewegungen beobachten (p. 132); aber für gewöhnlich haben die spinalen Athmungscentra keine Automatie, sondern empfangen einen Antrieb von einem sehr kleinen Bezirk des Kopfmarks. Verletzung einer beschränkten Stelle am Boden des vierten Ventrikels, dicht am Calamus sciptorius, zu beiden Seiten der Mittellinie hebt die Athmung sofort auf, und zwar nur auf der entsprechenden Seite des Thorax, wenn die Verletzung einseitig erfolgt (Flourens, Schiff u. A.). Ein medianer Schnitt ist ohne störende Wirkung (Longet), macht aber beide Hälften insofern von einander unabhängig, als nunmehr Durchschneidung und Reizung eines Vagus nur auf die gleichseitige Brusthälfte die p. 135f. erörterten Wirkungen hat (Langendorff); beschränkt sich der Medianschnitt auf das Halsmark, so sind die Reflexe noch bilateral (Nitschmann).

Man findet freilich an der Stelle des sog. Athmungscentrums kein anatomisches Substrat in Gestalt einer Zellengruppe, sondern die Wirkung der Verletzung soll wesentlich auf der Durchschneidung des sog. Respirationsbündels des Vagus (p. 425) beruhen (Gierke), so dass neuerdings Einige das bulbäre Athmungscentrum ganz bestreiten und auf die Wirkung der absteigenden Vagus- und Trigeminusfasern auf das Halsmark reduciren. Indess sind die respiratorischen Wirkungen von Eingriffen auf das Kopfmark (Wärme und Kälte, Dyspnoe etc.) der Art, dass vor der Hand die Annahme eines Centrums nicht zu umgehen ist. Auch muss die angenommene Erregung der absteigenden Fasern von einem Centrum herstammen, da die Durchschneidung der Vagi, Trigemini etc. die Athmung nicht beseitigt.

Ob das Athmungscentrum nach Abtrennung der vorderen Hirntheile noch normal functionirt, ist streitig; jedoch beweisen hier positive Angaben mehr als negative. Wird der Schnitt durch das Kopfmark zwischen Facialis- und Vaguskern geführt, so hört die Nasenathmung auf, der Facialiskern empfängt also seine rhythmischen Impulse, ebenso wie die spinalen Kerne der Thoraxmusculatur, vom Vaguskern (Grossmann).

Die rhythmische Automatie des Athmungscentrums, sowie die Abwechselung zwischen in- und exspiratorischer Erregung sind unerklärt. Der nachgewiesene dyspnoische Athmungsreiz (p. 132ff.) ist ein continuirlicher. Um die Rhythmik

seiner Wirkung zu erklären, hat man einen Widerstand angenommen, den der Reiz erst nach einer gewissen Aufsammlung zu durchbrechen vermag (Rosenthal). Aber dies Schema genügt nicht, wenn nicht noch weitere Annahmen (Trägheit der agirenden Theilchen) hinzugefügt werden, und stellt bestenfalls nur eine der vorliegenden zahlreichen Möglichkeiten dar. Weiteres über die Physiologie des Athmungscentrums ist im 2. Capitel angegeben.

2) Das allgemeine Reflexcentrum (sog. Krampfcentrum) des Kopfmarks.

Bei Zunahme des dyspnoischen Reizes werden, wie in der Athmungslehre erörtert ist, immer mehr Muskeln in Anspruch genommen, zunächst die accessorischen Athemmuskeln, die maulaufsperrenden Muskeln, zuletzt aber alle Muskeln des Rumpfes und Kopfes. Obgleich auch am isolirten Rückenmark die Dyspnoe allgemeine Krämpfe macht, geschieht dies bei erhaltenem Kopfmark schon auf viel geringere Entwicklung des Reizes, so dass man annehmen muss, dass das Kopfmark einen besonders erregbaren Angriffspunct für die gesammte Musculatur enthält. Man hat denselben als Krampfcentrum bezeichnet und verlegt ihn vermuthungsweise in unmittelbare Nähe des Athmungscentrums, mit welchem er insofern grosse Analogie hat, als auch jenes einen erregbareren Angriffspunct für die Athmungscentra des Rückenmarks darstellt.

Für die Existenz jenes Centrums, welches alle Rückenmarksniveau's beherrscht und gleichsam zusammenfasst, sprechen nun noch weitere Thatsachen, namentlich die schon p. 411 angeführte, dass die Rückenmarksreflexe bei erhaltenem Kopfmark viel mannigfaltiger und weniger auf das Niveau beschränkt sind, als nach Abtrennung derselben, ferner die Erfolge directer, z. B. mechanischer Reizungen am Boden der Rautengrube beim Kaninchen (mehr nach vorn) und beim Frosche (hintere Hälfte), welche allgemeine Krämpfe auslösen (Nothnagel, Heubel). Der Kussmaul-Tenner'sche Versuch und die Verblutungskrämpfe beruhen auf dyspnoischer Reizung des Kopfmarks wie schon p. 133 erörtert ist. Auch für manche krampfmachende Gifte, wie Picrotoxin, Nicotin, Barytsalze, wird diese Stelle als Angriffspunct angesehen (Röber, Heubel, Böhm); da diese Gifte aber auch das isolirte Rückenmark erregen (Luchsinger), kann sie nur als der erregbarste und deshalb erste Angriffspunct angesehen werden.

Die Bezeichnung Krampfcentrum ist schon deshalb verfehlt, weil man Functionen nicht wesentlich aus abnormer Inanspruchnahme der Organe herleiten darf; die physiologische Bedeutung dieses Centrums ist eher die eines umfassenderen Reflexcentrums. Ebensogut könnte man die graue Substanz des Rückenmarks nach dem Erfolge abnormer und

nicht mehr localisirter directer Reizung als Krampfcentrum bezeichnen.

Bei halbseitigen Verletzungen des Kopfmarks treten sehr oft abnorme Augen- und Kopfstellungen, ferner abnorme Augenbewegungen (Nystagmus) und abnorme Locomotionen, sog. Zwangsbewegungen ein, von welchen weiter unten gesprochen wird. Sie deuten ebenfalls auf umfassende reflectorische Functionen.

3) Das Gefässcentrum.

Ausser der selbstständigen Athmung geht mit Abtrennung des Kopfmarks vom Rückenmark auch der Arterientonus, wenigstens für einige Zeit (p. 101), verloren, während er umgekehrt auf Reizung des ersteren verstärkt wird. Das in Folge dessen im Kopfmark angenommene Gefässcentrum steht zu den spinalen Gefässcentren genau in derselben Beziehung wie das Athmungs- und irrthümlich sog. Krampfcentrum zu den spinalen motorischen Centren. Beim Kaninchen beginnt es unten etwa 3 mm. oberhalb des Calamus scriptorius, seine obere Grenze, die sich weniger genau angeben lässt, entspricht dem oberen Theil der Rautengrube; das Centrum liegt bilateral ziemlich weit von der Mittellinie, in dem Theil des Kopfmarks, der die Fortsetzung der spinalen Seitenstränge enthält; es enthält zum Theil grosse multipolare Ganglienzellen (Owsjannikow, Dittmar), und scheint dem als Seitenstrangkern bezeichneten Reste des Vorderhorns zu entsprechen. Die Zuckerstichstelle wird, wie schon erwähnt, von Manchen auf dies Centrum zurückgeführt, die p. 215 angeführten Thatsachen würden dann zu dem Schlusse führen, dass die Bezirke desselben für die einzelnen Organe, z. B. Leber und Niere, räumlich getrennt sind.

Die Analogie dieses Centrums mit dem Athmungscentrum erstreckt sich aber noch viel weiter; es wird wie dieses durch Dyspnoe erregt, und geht sogar auf der Höhe der Dyspnoe in den respiratorischen Rhythmus über, es wird ferner durch regulatorische Nerven, namentlich durch im Vagus verlaufende, beherrscht (vgl. p. 100f.).

Als zweifelhafte Centra des Kopfmarks müssen noch angeführt werden: ein Centrum für die gefässerweiternden Nerven, für die Pupillenerweiterung (dyspnoisch erregbar), und das Cap. VI. erwähnte hypothetische Centrum für Wärmeregulation.

Die bisher genannten Centra können also als Zusammenfassungen höherer Ordnung für sämmtliche Niveaucentra des Rückenmarks betrachtet werden, welche selber theils automatisch, theils reflectorisch in Thätigkeit treten, und auch künstlich erregbar sind.

Fische, Amphibien und Reptilien machen nach Abtrennung des ganzen Gehirns bis auf das Kopfmark noch Locomotionen (Luchsinger, Fano, Steiner); hier scheint also das Kopfmark auch Functionen zu besitzen, welche bei höheren Wirbelthieren dem Mittelhirn zukommen.

c. Sonstige Functionen des Kopfmarks.

Das Kopfmark ist, wie das Rückenmark, dessen einzige Verbindung mit dem Gehirn es darstellt, neben seinen Centralfunctionen, Leitungsbahn. Ueber den Durchgang der Rückenmarksstränge ist das Wichtigste oben p. 423 angeführt; da experimentelle Angaben kaum vorliegen, so genügt es, darauf zu verweisen. Ein Blick auf die anatomischen Daten lehrt übrigens, dass die physiologische Bedeutung des bei weitem grössten Theils des Kopfmarks, sowohl seiner weissen, wie seiner grauen Substanz (Oliven, Nebenoliven, Nucl. funic. gracilis und cuneati etc.), noch gänzlich unbekannt ist.

4. Die Functionen des Mittel- und Kleinhirns.

Die Functionen des Mittel- und Kleinhirns lassen sich nur sehr ungenau, und mehr auf Grund anatomischer Betrachtungen als auf Grund von Versuchen angeben. Unsere Versuchsmittel sind im Vergleich zu der Feinheit und Complicirtheit der Organe unverhältnissmässig grob, so dass man die Hirnversuche sehr treffend mit dem Zergliedern einer Taschenuhr durch Pistolenschüsse verglichen hat (Ludwig). Schnitt, Stich, Reizmittel treffen die heterogensten, dicht zusammengedrängten Apparate, und man weiss nicht, auf welche der Erfolg zu beziehen ist; auch ist meist schwer zu entscheiden, ob letzterer auf Lähmung oder Reizung beruht. Als förderndstes Verfahren hat sich noch die stufenweise fortschreitende Exstirpation erwiesen, obwohl auch sie stets mit reizenden und lähmenden Fernewirkungen auf andere Organe verbunden ist, und daher nie ein ganz reines Experiment darstellt.

Der einfachste Versuch, um die allgemeine Bedeutung des Mittel- und Kleinhirns zu ermitteln, besteht in der Vergleichung des Verhaltens zweier Thiere, deren einem nur das Kopfmark in Verbindung mit dem Rückenmark belassen ist, während das andere noch Mittel- und Kleinhirn besitzt, indem nur das Grosshirn exstirpirt ist. Dieser Versuch lässt sich am besten beim Frosch anstellen, und lehrt (Goltz), dass das letztere Thier noch zu höchst complicirten Locomotionen befähigt ist, welche dem ersteren fehlen. Ein Frosch mit erhaltenem Mittel- und Kleinhirn wehrt sich z. B. beim Schiefstellen seiner Unterlage geschickt so lange wie möglich gegen das Herabgleiten, behaup-

tet, wenn man ihn auf eine langsam rotirende Walze setzt, die Stellung obenauf, reagirt auf passive Rotationen mit Gegenbewegungen (s. unten), u. dgl. m.

Nach anderen Angaben (p. 438) sind diese Leistungen auch mit blossem Kopfmark noch möglich, ihr Ausfall nach Abtragung des Mittelhirns also nur vorübergehend, vielleicht von Shockwirkung herrührend.

Für Beziehungen zur Locomotion sprechen nun auch die Folgen einseitiger Verletzungen im Bereich des Kleinhirns und seiner Verbindungsstränge, sowie der Brücke, Hirnschenkel, Sehhügel, Streifenhügel u. s. w., nämlich die Zwangsbewegungen; es sind dies zwangmässige Kreisbewegungen, bald in der Peripherie eines Kreises (Reitbahn- oder Manégebewegung), bald Rotation um die Axe des Thieres (Roll- oder Wälzbewegung). Eine seltenere Abart ist die Zeigerbewegung, ein Reitbahngang, bei welchem der Hinterkörper an der Fortbewegung nicht Theil nimmt. Die Richtung der Bewegung ist bald nach der verletzten, bald nach der entgegengesetzten Seite, je nach dem Orte der Verletzung.

Für die Erklärung der Zwangsbewegungen ist es sehr wichtig, dass ganz gleiche Bewegungen sich auch ohne Hirnverletzung hervorrufen lassen, und zwar als höchste Entwicklung des sogenannten Drehschwindels, der auch beim Menschen als Wirkung passiver Rotationen auftritt, bei Thieren aber experimentell viel weiter getrieben werden kann (Purkinje, Breuer, Tomaszewicz). Während der Rotation bleiben die Augäpfel immer etwas zurück, und rücken in Zuckungen nach (sog. Nystagmus); die Aussenwelt dreht sich scheinbar entgegengesetzt; wird nur die Unterlage eines Thieres in Drehung versetzt, so sucht dasselbe durch entgegengesetzte active Bewegung zurückzubleiben, welche zu krampfhafter Rotation ausarten kann. Unmittelbar nach Aufhören der Rotation entsteht beim Menschen die Täuschung, als ob die Aussenwelt sich drehte oder er selbst in entgegengesetzer Richtung als vorher in Rotation versetzt würde, und er sucht sich gegen dieselbe durch Gegendrängen (in ursprünglicher Drehrichtung) festzuhalten; bei Thieren nach raschen und anhaltenden Rotationen artet letzteres in eine vollkommene Zwangsbewegung, Rollen in der früheren Drehrichtung, aus. Fällt die Axe der passiven Drehung nicht mit der Körperaxe zusammen (z. B. Carousseldrehung, Ueberkugelungsdrehung etc.), so ändert sich entsprechend auch die Axe der reactiven Drehung. Die Zwangsbewegung tritt also hier als Reaction auf Schwindelempfindung, resp. (da die Wegnahme des Seelenorgans

nichts ändert) auf die sie hervorrufenden centripetalen Einwirkungen auf. Eine zweite Art, Schwindel und Zwangsbewegung hervorzurufen, ist die Durchleitung galvanischer Ströme quer durch den Kopf (Purkinje, Hitzig, u. A.). Beim Menschen tritt hierbei scheinbare Drehung der Aussenwelt von der Anode, über oben, nach der Cathode ein, entsprechender Nystagmus (s. oben) und Gegendrängen (der Kopf wird nach der Anodenseite geneigt); bei starken Strömen am Thiere wird wiederum das Gegendrängen zur Zwangsbewegung (Wälzen von der Cathode, über oben, nach der Anode). Wird nach längerem Schluss geöffnet, so treten die entgegengesetzten Erscheinungen auf.

Die Zwangsbewegungen sind hiernach Erscheinungen von Reizung gewisser Vorrichtungen, sei es auf centripetalem Wege, z. B. durch Drehung, sei es direct durch Verletzung oder galvanische Durchströmung. Da im wirklichen Leben nichts Aehnliches vorkommt, so müssen sie als abnorme Reactionen in Folge abnormer, übertriebener Reize betrachtet werden. Es ist schwer, aus diesen unnatürlichen Erscheinungen einen Schluss auf die normalen Functionen jener Apparate zu ziehen. Am nächsten liegt es, sich zu erinnern, dass die Gangbewegung unbewusst geschieht (sie ist daher auch bei Tauben, deren Grosshirn exstirpirt ist, noch möglich) und dass von dem in Gedanken versunkenen gehenden Menschen nicht allein verwickelte Wege in einer Stadt richtig zurückgelegt werden, sondern der Gehende auch unzähligen Hindernissen, begegnenden Menschen und Fuhrwerken, unbewusst ausweicht, Straucheln über Unebenheiten des Bodens geschickt vermeidet, Treppen ersteigt u. s. w. Es müssen also ohne Zuthun der Seele arbeitende höchst verwickelte Apparate im Gehirn vorhanden sein, welche im Wesentlichen als reflectorische zu bezeichnen sind, da die Bewegungen durch Eindrücke aller Art, namentlich die Tasteindrücke der Sohlen, den Inhalt des Gesichtsfeldes, vielleicht auch Schall, auf das Feinste dirigirt werden. Jedem gegebenen Tast- oder Gesichtsbild werden bestimmte locomotorische Reactionen entsprechen müssen, und die Zwangsbewegungen beim Drehschwindel sind nur ein einzelner höchst ungewöhnlicher Fall derselben, welcher nun auch durch directe unsymmetrische Reizungen im Gebiete jener Apparate zu Stande kommen kann. Bei erhaltenem Bewusstsein werden die Thiere während der traumatischen Zwangsbewegung vermuthlich auch die entsprechenden Schwindelempfindungen haben.

Fast zweifellos enthält das Mittelhirn auch analoge Apparate für andre complicirte Bewegungen ausser der Locomotion. Nachgewiesen

ist dies bisher nur für die Augenbewegungen (s. unten), welche zugleich durch ihre Beziehung zur Raumorientirung (s. Cap. XII.) für die Locomotion eine massgebende Bedeutung haben, was auch durch die oben erwähnten nystagmischen Erscheinungen angedeutet wird. Aber man darf es ausserdem vermuthen für die mannigfachen Verrichtungen der Arme und Hände; hier kann das Experiment Nichts lehren, weil bei Thieren die vordere Extremität nur locomotorische Bedeutung hat. Aber da z. B. Beziehungen des Kleinhirns zum Flugvermögen der Vögel, also einer Action der vorderen Extremität, erwiesen sind, wird man beim Menschen auf Beziehungen zu den Händen schliessen dürfen. Auch an die Innervation der Kehlkopf- und Zungenbewegungen bei Stimme und Sprache, deren Erscheinungen ebenfalls bei Thieren ziemlich fehlen müssen, wird zu denken sein.

Wie das Kopfmark für die hinteren Hirnnerven, so enthält das Mittelhirn für die vorderen auch die directen Niveaucentra, z. B. für die Augennerven.

Gegenüber den ebenfalls schon zusammenfassenden Reflexapparaten des Kopfmarks zeichnen sich die des Mittelhirns durch das Hinzukommen der Einwirkungen höherer Sinnesnerven aus, und diese stehen, wie eben erwähnt, zu vielen Leistungen des Mittelhirns in inniger Beziehung. Ferner sind an diesen Organen auch Hemmungswirkungen auf die Rückenmarksapparate nachgewiesen, und es ist ziemlich verständlich, dass der Apparat höherer Ordnung über diejenigen niederer Ordnung nicht nur positiv, sondern auch negativ zu disponiren haben muss.

Speciellere Daten über die Wirkungen der einzelnen Theile des Mittel- und Kleinhirns existiren nur in geringer Zahl und Sicherheit.

Die Vierhügel, welche einerseits mit dem Opticus, andererseits mit dem Oculomotoriuskern communiciren, kennzeichnen sich anatomisch, und auch experimentell, als ein Hauptreflexheerd zwischen der Netzhaut und den inneren und äusseren Muskeln des Auges. Nach Zerstörung derselben hört die reflectorische Pupillenverengerung auf; bei Reizung verengt sich die Pupille der gegenüberliegenden, nach Anderen beider Seiten (Flourens, Longet, Budge), nach neueren Angaben (Knoll) sollen diese Erfolge nur eintreten, wenn der Tractus opticus getroffen wird, die Vierhügel wären hiernach nicht Centra des Irisreflexes; wohl aber soll sich bei Reizung des vorderen Vierhügels die gleichseitige Pupille erweitern, so lange der Halssympathicus erhalten ist, also das Centrum ciliospinale erregt werden. Reizung des

vorderen Vierhügels bewirkt ferner Drehung beider Augäpfel nach der entgegengesetzten Seite (Adamük). An dem ebenfalls mit dem Opticus communicirenden Sehhügel lässt sich ohne die gröbsten Verletzungen anderer Hirntheile nicht experimentiren. Da seine Verletzung Zwangsbewegungen macht, so vermuthet man, dass er den Einfluss des Sehorgans auf die coordinirten Locomotionen vermittle. Tauben, denen das Grosshirn mit Schonung der Sehhügel exstirpirt ist, folgen einem im Kreise bewegten Lichte mit dem Kopfe (Longet). Die innige Verbindung des Sehhügels mit der Grosshirnrinde deutet ausserdem auf Functionen für die bewussten Sehwahrnehmungen hin.

Bei niederen Wirbelthieren sind die Vierhügel zu den Lobi optici entwickelt, deren reflexhemmende Wirkung auf das Rückemark schon erwähnt ist. Dass diese Organe regulatorische Beziehungen zu tieferen Centren haben, scheint sich auch darin zu bestätigen, dass beim Kaninchen Reizung bestimmter Theile der vorderen Vierhügel und der Sehhügel auf die Athmung verändernd entwirkt (Christiani).

Ueber die physiologische Stellung und Function der zahlreiche grauen Einlagerungen der Brücke ist nicht das Mindeste bekannte. Hier mag auch erwähnt werden, dass der Hirnanhang und die Zirbeldrüse keine nervösen Organe sind, und ihre physiologische Bedeutung unbekannt ist. Letztere scheint nur der Rest einer dritten Augenanlage zu sein.

Ueber Linsenkern und Streifenhügel s. unter Grosshirn.

Dem Kleinhirn wurden früher ohne genügende Begründung psychische Functionen, z. B. der Geschlechtstrieb (Gall), zugeschrieben. Die pathologischen Thatsachen und die Resultate der Exstirpation sprechen am meisten dafür, dass es ähnlich den oben besprochen Theilen ein grosses coordinatorisches Centralorgan für geordnete Locomotion enthalte (Flourens, Longet, R. Wagner). Unbeholfenheit der Bewegungen, häufiges Fallen, bei Vögeln Unfähigkeit zu fliegen, sind die Folge seiner Erkrankung oder Wegnahme. Nach Anderen (Schiff, Lussana) ist das Kleinhirn für geordnete Muskelwirkung überhaupt, und nicht bloss für Locomotion, erforderlich, oder wird als Organ des Muskelsinns betrachtet. Manche nehmen, wegen der anatomischen Beziehungen des Acusticus zum Kleinhirn an, dass dieser Nerv hier eine analoge Rolle spiele, wie der Opticus für die Coordinationsapparate des Mittelhirns; besonders wegen angeblicher Beziehungen des Acusticus zu den Bewegungsempfindungen (Cap. XII.) hält man dies für wahrscheinlich. Taubheit ist bei Fehlen des Kleinhirns nicht vorhanden. Bei ein-

seitigen Kleinhirnerkrankungen scheinen die Bewegungsstörungen hauptsächlich die entgegensetzte Körperhälfte zu betreffen. Nach neueren Angaben (Luciani, Borgherini) gehen die Bewegungsstörungen nach Kleinhirnexstirpation allmählich stark zurück, und es treten Ernährungsstörungen, Entzündungen, Eiterungen u. dgl. in den Vordergrund, welche von Anderen als accidentell betrachtet werden. Reizungen des Kleinhirns bewirken nach den meisten Autoren weder Bewegungen noch anscheinend Schmerzen; jedoch werden von Anderen Bewegungen verschiedener Art als Wirkung der Reizung angegeben.

Ueber die Leitung im Mittelhirn, welches die Verbindung zwischen Grosshirn und Kopfmark herstellt, ist experimentell nichts festgestellt, und die auf die anatomischen Data gegründeten Vermuthungen zu unsicherer Natur, um hier angeführt zu werden.

Ueber die Frage, ob diesen Theilen auch seelische Thätigkeiten zukommen, s. unten.

5. Die Functionen des Grosshirns.

a. Allgemeine Bedeutung und morphologische Stellung.

Das Grosshirn stellt sich sowohl durch sein relativ spätes Auftreten in der Thierreihe als auch durch seine späte Entwickelung im embryonalen Leben als das höchste nervöse Gebilde des Organismus dar. Noch mehr drängt sich dies auf, wenn man die graue Masse für sich betrachtet, in welcher die centralen Functionen des Grosshirns ihren Sitz haben müssen. Schon dies deutet darauf, dass das Grosshirn ausschliesslich oder vorzugsweise das Organ der höchsten nervösen Function, nämlich der Seelenthätigkeit, ist.

Bei den niederen Wirbelthieren, und bei allen im ersten Embryonalstadium, stellt das Grosshirn eine paarige Ausstülpung der vorderen Hirnblase dar, welche das übrige Gehirn an Mächtigkeit kaum übertrifft. Bei den Reptilien und Vögeln gewinnt es eine stärkere Ausbildung, wie sich namentlich durch Vergleichung mit dem der Körpermasse ungefähr proportional bleibenden Mittelhirn (Vier- und Sehhügel) ergiebt, und beginnt letzteres zu überwachsen. Bei den Säugethieren setzt sich dieser Vorgang fort, und es entwickeln sich nun die Commissurensysteme des Balkens (den Monotremen und Marsupialien noch fehlend) und des Gewölbes. Ferner knickt sich das Gehirn gegen das Rückenmark nach vorn um. Vor Allem aber nimmt die relative Menge der grauen Substanz, sowohl in den Hirnganglien (Streifenhügel und Linsenkern), als namentlich in der Rinde mächtig zu, indem letztere, durch Faltung zu Furchen und Windungen, mehr Ober-

fläche und dadurch mehr Raum für graue Rindensubstanz gewinnt. Unter den Furchen ist die Fossa Sylvii, welche seitlich und unten den Schläfenlappen vom Stirnlappen trennt, die constanteste, bei vielen Säugethieren (Mus, Talpa, Sorex, Chiropteren) ist sie die einzige; andere (Lepus, Cavia, Castor etc.) zeigen ausserdem einige longitudinale Furchen und Gyri an der Convexität. Auf einer höheren Stufe (Canis) wird die Fossa Sylvii von drei concentrischen Furchen umzogen und dadurch vier Urwindungen (vgl. unten Fig. 86) gebildet; zugleich tritt am Vorderhirn eine quere Furche auf, die von der oberen Längsspalte ausgeht (Fossa Rolandi oder Sulcus cruciatus, Fig. 85) und von der vierten Urwindung umbogen wird. Bei vielen anderen windungsreicheren Säugethierhirnen sind die Urwindungen schwerer zu erkennen. Auf die complicirten Windungen des menschlichen Gehirns und ihre Benennung kann hier nicht eingegangen werden. Die höchste Entwicklung erreicht das Grosshirn bei den anthropoiden Affen und namentlich beim Menschen, sowohl durch Gewicht und Windungsreichthum, wie namentlich durch die Entwicklung eines das Kleinhirn völlig bedeckenden Hinterhauptslappens.

Auch noch innerhalb des Menschengeschlechts lässt sich eine Zunahme des relativen Grosshirngewichts und des Windungsreichthums bei den fortgeschritteneren Rassen nachweisen, welche sich zugleich in der Schädelentwicklung ausspricht. Der Schädel kann nicht allein hinsichtlich des Volums seiner Höhle, sondern auch durch die Ausbildung der Stirn nach Höhe, Breite und Vorwölbung im Vergleich zum Kiefergerüst einen Anhalt für die Entwicklung des Grosshirns liefern; ein Mass für die Stirnentwicklung liefert der Camper'sche Gesichtswinkel, gebildet von einer durch den hervorragendsten Punct der Stirn und die Oberkieferfuge, und einer anderen durch die Schädelbasis gezogenen Linie. Je spitzer dieser Winkel, um so thierähnlicher ist das menschliche Gesicht.

Das Verhältniss des Hirngewichts zum Körpergewicht ergiebt sich aus folgender Zusammenstellung (nach Exner u. A.):

Thunfisch . . .	1 : 37440	Zeisig	1 : 231
Wels	1837	Adler	160
Elephant . . .	500	Taube	104
Salamander . .	380	Ratte	82
Schaf	351	Gibbon	48

Mensch 1 : 23—47, nach Andern 1 : 35—60.

Das absolute Hirngewicht des Menschen (wovon etwa $^7/_8$ auf das Grosshirn zu rechnen sind) beträgt im Mittel in grm.:

	Huschke	Davis	Broca
bei Deutschen	1416	1425	—
„ Engländern	1435	1346	1552
„ Franzosen	1323	1280	—
„ Africanischen Negern	—	—	1371
„ Hottentotten, Australnegern etc.	—	—	1253—1228

Die Körpergrösse hat einen deutlichen Einfluss, der wohl auch in den vorstehenden Zahlen sich geltend macht. So haben auch manche Thiere ein absolut schwereres Gehirn als der Mensch, z. B.:

Wal . . . . 2660 grm.
Elephant . . 4500 „

während das relative Gewicht bei ihnen sehr unbedeutend ist (s. oben). Beim Pferde beträgt das Hirngewicht weniger als 1000 grm., obgleich seine Hirnnerven fast 10 Mal so dick sind wie die menschlichen.

Der Camper'sche Gesichtswinkel beträgt
bei Affen bis 35° (im Jugendzustand wegen unentwickelter Kiefer 60°)
beim Menschen 75—85°, bei einigen Südafrikanern herab bis 64°.

Weniger sicher ist die Angabe, dass auch bei gleicher Rasse das relative oder absolute Gewicht des Gehirns oder Grosshirns, sowie dessen Windungsreichthum der Intelligenz proportional sei. Neben einer Anzahl Fälle, in welchen an Gehirnen hervorragender Männer diese Regel sich zu bestätigen scheint, sind andere bekannt, welche ihr widersprechen.

Weit über dem Mittelwerth lag das Gewicht der Gehirne von

Cuvier . . . . mit 1861 grm.
Byron . . . . „ 1807 „ (nach Andern 2238 grm.)
Dirichlet . . . „ 1520 „
Fuchs . . . . „ 1499 „
Gauss . . . . „ 1492 „

b. Pathologische und experimentelle Daten über die Function des Grosshirns.

1. Bei angeborener Kleinheit (Microcephalie), Wachsthumshemmung (Cretinismus), Entartung der Grosshirnhemisphären (Hydrocephalus etc.) findet sich eine entsprechende Verminderung der höheren Seelenthätigkeiten (Blödsinn).

2. Verletzungen, Compressionen, Erkrankungen des Grosshirns sind fast immer mit Bewusstlosigkeit, Benommenheit, Schlafsucht oder psychischer Aufregung verbunden.

3. Abtragung der Grosshirnhemisphären bringt bei höheren Wirbelthieren einen schlafähnlichen Zustand hervor, in welchem die willkürlichen Bewegungen fehlen. Jedoch bestehen noch Reactionen gegen Sinneseindrücke; nur sind dieselben von einer vorauszuberech-

nenden Regelmässigkeit. Bei schichtweiser Abtragung soll eine allmähliche Abnahme aller Seelenfunctionen eintreten (Flourens).

Bei niederen Wirbelthieren, namentlich bei Fischen und Fröschen, ist nach neueren Beobachtungen (Steiner, Vulpian, Kato, Schrader u. A.) auch nach Abtragung des Grosshirns das Verhalten derartig, dass es mindestens zweifelhaft bleibt, ob das Grosshirn ausschliessliches Seelenorgan ist. Selbst bei Tauben hat man nach Exstirpation des Grosshirns noch mimische Bewegungen, geschlechtliches Werben, Zufliegen auf sichtbare Gegenstände und viele anscheinend spontane Bewegungen (ausser Fressen), ja selbst ein Abwechseln von Schlaf und Wachen beobachtet (Bechterew, Schrader u. A.).

c. Die Localisirung der Grosshirnfunctionen.

1) Grundlegende Thatsachen.

Einen einzelnen Punct des Grosshirns als Sitz des Bewusstseins anzunehmen ist unmöglich, weil man so ziemlich für jeden Theil Fälle kennt, in welchen derselbe zerstört war oder fehlte, ohne dass das Bewusstsein dauernd mangelte. Es kann selbst nach Zerstörung einer ganzen Hemisphäre noch bestehen.

Sehr zahlreich sind dagegen die Thatsachen über Zusammenhang bestimmter Grosshirntheile mit bestimmten Organen des Körpers. Blutung in die Substanz einer Grosshirnhemisphäre (Schlagfluss, Apoplexie) bewirkt nach vorübergehender Bewusstlosigkeit eine auf die der verletzten Hemisphäre gegenüberliegende Körperhälfte beschränkte Lähmung des Empfindungsvermögens und des Willenseinflusses (Hemiplegie). Hierdurch, sowie durch die gekreuzte Wirkung der Grosshirnreizungen (s. unten) ist bewiesen, dass die Seele mit bestimmten Regionen des Körpers mittels bestimmter Fasern communicirt. Die nächste Frage ist nun, ob eine Gruppe solcher Fasern aus einem bestimmten Gebiete der Hirnrinde entspringt oder aus sehr verschiedenen, ja aus allen Theilen derselben.

2) Reizversuche.

In ein neues Stadium ist die vorliegende Frage getreten, als es gelang, experimentell durch Reizung bestimmter Puncte der Grosshirnrinde localisirte Erfolge am Körper zu erlangen (Fritsch & Hitzig, Ferrier), während früher von allen Forschern Unerregbarkeit des Grosshirns für allgemeine Nervenreize behauptet worden war. Fast bei allen untersuchten Thieren gelingt es, durch electrische Reizung bestimmter Puncte des Vorderhirns bestimmte Muskelgruppen der gegenüberliegenden Körperhälfte zur Contraction zu bringen; die Wirkungen er-

strecken sich auf sämmtliche animalischen Muskeln, auch die des Gesichtes, des Auges und des Kehlkopfs. Beim Hunde liegen die betr. Puncte in dem sog. Gyrus sigmoideus, einem sich um den Sulcus cruciatus herumbiegenden Theile der 4. Urwindung, sowie in der nächst angrenzenden 3. Urwindung (Facialisgebiet). Beim Affen und auch beim Menschen (Bartholow, Sciamanna, Horsley) liegen sie am Scheitellappen. Vgl. unten Fig. 85—88, wo auch die speciellere Lage der einzelnen Hitzig'schen Bezirke mit C—J angegeben ist. Die Trennung der Bezirke nach einzelnen Muskelgruppen wird sehr verschieden angegeben; manche bestreiten sie ganz. Reizung weiter hinten gelegener Bezirke macht nie Bewegungen, mit Ausnahme der als Reflexe zu deutenden Augenbewegungen auf Reizung der Sehregion (s. sub 3). Für die Deutung (s. unten) ist sehr wichtig, dass die Reizversuche auch nach Exstirpation der betreffenden Rindenpartien noch gelingen, wenn die Electroden in die Tiefe versenkt werden (H. Braun, Hermann, Couty), und zwar anscheinend bei geringeren Stromstärken, als von der Rinde aus (Vulpian).

Die Gesetzmässigkeiten der electrischen Reizung erinnern vielfach an diejenigen für den Nerven; so wird die Erregbarkeit für eine Stromrichtung durch gleichgerichtete Bestandströme (p. 375) erhöht (Gerber). Dass einsteigende Ströme, d. h. aufgesetzte Anoden, oft stärker erregen als aussteigende (Hitzig), scheint von Demarcationsströmen in Folge Absterbens der Oberfläche herzurühren (Gerber). — Die ausgelösten Bewegungen haben geordneten Character, die tetanischen Contractionen haben das spinale Reiztempo von 9—11 p. sec. (Horsley & Schäfer). Weitere Eigenthümlichkeiten s. unten sub 4).

Die subcorticalen motorischen Fasern lassen sich experimentell auch in die Capsula interna hinein verfolgen, auf deren Querschnitt Reizung einzelner Felder localisirte Bewegungen bewirkt (Beevor & Horsley). Durch Degeneration lässt sich der weitere Verlauf bis in die Pyramidenbahnen der Seitenstränge des Rückenmarks feststellen (Sherrington u. A.). Endlich ist die Reizung der motorischen Region auch durch Actionsströme des Rückenmarks nachweisbar (Gotch & Horsley), und die Reizung der Hirnrinde kann, combinirt mit partiellen Durchschneidungen des Rückenmarks, über den Verlauf der motorischen Bahnen im letzteren Aufschluss geben (Eckhard u. A.).

Von anderen als electrischen Reizungen der Grosshirnoberfläche sind zwar Wirkungen behauptet, aber durchaus nicht allgemein anerkannt. Die Wirksamkeit chemischer Reize (Eulenburg & Landois) konnte Verf. nie sehen; diejenige mechanischer Reize (Couty, Luciani) wird ebenfalls bestritten (Vulpian).

Dass an neugeborenen Thieren die Reizung der Rinde erfolglos sei, während tiefere Reizung wirkt (Soltmann), wird neuerdings in Abrede gestellt (Marcacci, Paneth).

Von Vielen sind auch circulatorische und intestinale Wirkungen von Reizungen und Exstirpationen an der Hirnrinde behauptet worden, besonders Pulsveränderungen (Schiff), Aenderungen der Gefässweite und Hauttemperatur (Eulenburg & Landois, Hitzig, von Andern bestritten), Bewegungen der Eingeweide (Bochefontaine), Secretionen (Lépine, Vulpian), Blutungen (Schiff, Albertoni) u. s. w. Jedoch scheinen die meisten dieser Wirkungen nur zusammen mit epileptischen Krämpfen (s. unten) aufzutreten (François-Franck, Fluck). Bei Reizung gewisser Rindenstellen sind auch Zwangsbewegungen beobachtet (Nothnagel); hierher gehört auch die durch Cysticerken der Hirnrinde bedingte Drehkrankheit der Schafe.

Die Wirkung der Reizung erstreckt sich zuweilen auf beide Seiten (Exner, Couty); dies beruht jedoch lediglich auf Querverbindungen im Kopf- oder Rückenmark (Lewaschew, Franck & Pitres, Exner & Paneth).

Bei übermässiger Reizung der motorischen Zone treten anhaltende epileptiforme Convulsionen auf, bei Hunden und Katzen leichter als bei Kaninchen. Sie betreffen bei schwacher Entwicklung nur die Muskelgruppen des gereizten Bezirks, bei stärkerer auch angrenzende Gruppen und selbst den ganzen Körper; sie bestehen in einem tetanischen Krampf, der in clonische Zuckungen übergeht; das Thier ist nachher psychisch aufgeregt oder somnolent. Der Anfall kann sich spontan wiederholen. Ob Exstirpation des gereizten Rindenbezirks während des Anfalls den letzteren beseitigt, ist streitig, ebenso ob nach Entfernung der Rinde auch Reizung der unter ihr liegenden Markregionen epileptische Anfälle machen kann; im letzteren Falle sollen dieselben niemals clonisch sein (Ziehen).

Auch zur Aufsuchung sensibler Grosshirnbezirke sind neuerdings Reizversuche benutzt worden; bei Reizung von Empfindungs- und Sinnesnerven sollen bestimmte Theile der Rinde durch Actionsstrom negativ gegen andere werden (v. Fleischl, Beck): die so gefundenen sensiblen Bezirke stimmen überein mit den durch Exstirpationsversuche (s. unten) gefundenen.

3) Localisirte Exstirpationsversuche und pathologische Defecte.

Ein anderes Experimentirmittel dieses Gebietes sind die nach dem Gelingen der Reizversuche alsbald ausgeführten Exstirpationen und Eliminationen einzelner Rindentheile, durch Ausschneiden (Hitzig, H. Munk), ätzende Injectionen (Fournié u. A.), Wegspülen mit Wasser (Goltz). Die ersten solchen Versuche beschränkten sich auf die motorischen Bezirke des Vorderhirns und ergaben Störungen in der geschickten Benutzung des betr. Gliedes, welche auf Schädigung des Muskelsinns oder auch der Willensenergie bezogen wurden (Hitzig,

Nothnagel). Später zeigten sich bei solchen Versuchen auch Sensibilitätsstörungen der Haut (Hermann & Borosnyai, Goltz), und nach ausgedehnteren Exstirpationen mangelhafte Perception der Gegenstände durch Gefühl und Gesichtssinn, verbunden mit Verminderung der Intelligenz (Goltz). Diesen Beobachtungen wurde endlich noch hinzugefügt, dass es besondere, mehr nach hinten gelegene Rindenbezirke seien, deren Exstirpation die höhere Sinnesperception schädigt, während Exstirpation in den vorderen Partien die Motilität und gleichzeitig die sensible Wahrnehmung derjenigen Glieder schädigt, in welchen Reizung der gleichen Bezirke Bewegungen hervorruft (Hitzig, Munk). Alle den Exstirpationen folgenden Störungen gehen allmählich wieder zurück und können vollständig verschwinden, wenn die Läsion nicht zu umfangreich war.

Auf Grund dieser Versuche wird angenommen (Munk), dass die graue Hirnrinde regionenweise mit den einzelnen Abschnitten der sensiblen und motorischen Peripherie zusammenhängt, und zwar speciell der Hinterhauptslappen mit der Netzhaut, der Schläfenlappen mit der Acusticus-Ausbreitung. Weiter nach vorn liegen zunächst die Regionen für die sensiblen und motorischen Gebilde des Auges und Ohres, dann für die übrigen Kopfgebiete, für die Extremitäten, und am weitesten nach vorn für den Rumpf; die letztgenannten fallen mit den Hitzig'schen Reizbezirken zusammen. Als Riechregion wird auf Grund des Sectionsbefundes an einem riechunfähigen Hunde der Gyrus hippocampi angenommen (von Luciani &

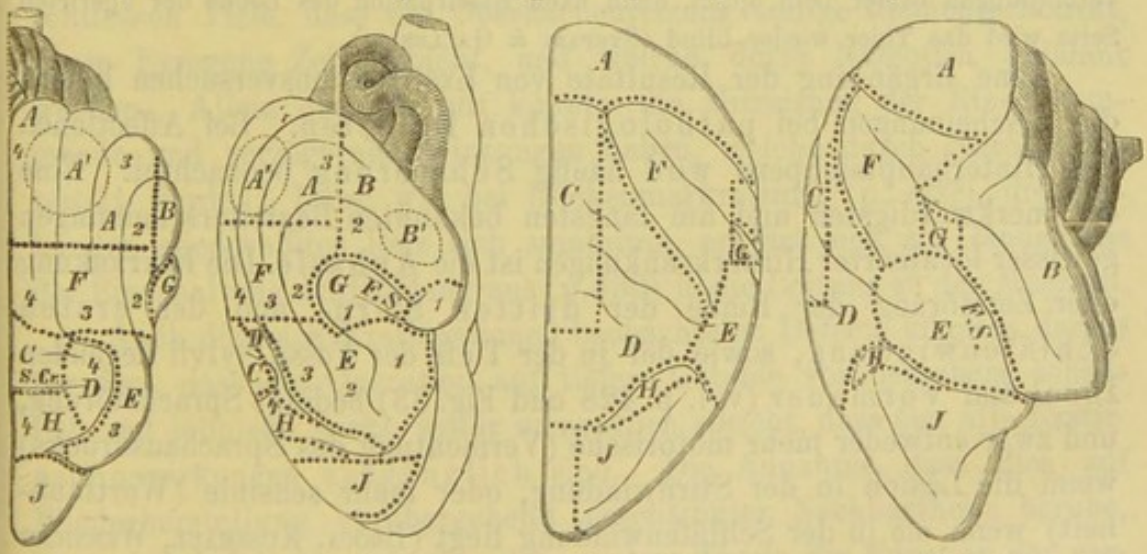


Fig. 85. *Fig. 86.* *Fig. 87.* *Fig. 88.*

Fig. 85 und 86 Hundegehirn; Fig. 87, 88 Affengehirn; Fig. 85, 87 linke Scheitelansicht; Fig. 86, 88 Seitenansicht von links. — *F. S.* Fossa Sylvii. *S. Cr.* Sulcus cruciatus. *C D H* Gyrus sigmoideus. 1, 2, 3, 4 erste bis vierte Urwindung. — *A* Sehregion. *B* Hörregion. *C* Region für das Vorderbein, *D* für das Hinterbein, *E* für den Kopf, *F* für das Auge, *G* für das Ohr, *H* für den Nacken, *J* für den Rumpf.

Seppilli auch Munk's Sphäre F). Die umstehenden Figuren 85—88 (nach Munk's Angaben) verdeutlichen diese Topographie schematisch für den Hund und den Affen.

Das Verhalten eines Thieres mit Defecten der Sehregion, resp. Hörregion soll so sein, dass ihm eine Anzahl optischer, resp. acustischer Erinnerungsbilder verloren gegangen seien, so dass es Personen, Gegenstände, Rufe, die ihm früher wohlbekannt waren, nicht mehr kennt (Munk); die gleiche Beobachtung war schon früher nach umfassenderen Rindenläsionen gemacht worden (Goltz). Den stärksten Verlust an Erinnerungsbildern mache beim Hunde die Zerstörung der mit A', resp. B' bezeichneten Stellen, von denen erstere der Projection der Stelle des schärfsten Sehens entsprechen soll (Munk, s. unten). Während alle Exstirpationswirkungen nur die gegenüberliegende Körperhälfte betreffen, steht die Sehsphäre (beim Hunde) auch zu der gleichzeitigen Netzhaut in Beziehung. In der Hörsphäre sollen die Seelenorgane für die Tonhöhen scalenartig von vorn nach hinten angeordnet sein, die für die tiefsten Töne vorn.

Die thatsächlichen Angaben, welche diesen Anschauungen zu Grunde liegen, werden von Einigen (Goltz, Gudden, Loeb) durchaus bestritten. Nach Goltz wird durch Exstirpationen vorn oder hinten der Character der Hunde in verschiedener Weise beeinflusst.

Bei Thieren mit totaler Kreuzung der Sehnerven tritt nach Exstirpation einer Occipitalrinde und des gleichseitigen Auges totale Blindheit ein; nach einiger Zeit sieht aber das erhaltene Auge wieder (Stefani). Dies beruht auf Querverbindungen beider Lobi optici, denn nach Exstirpation des Lobus der operirten Seite wird das Thier wieder blind (Stefani & Gallerani).

Eine Ergänzung der Resultate von Exstirpationsversuchen liefern die Erscheinungen bei pathologischen Defecten. Bei Affectionen des Hinterhauptslappens wird häufig Sehstörung beobachtet. Eine der merkwürdigsten und am längsten bekannten Begleiterscheinungen gewisser localisirter Hirnerkrankungen ist die Aphasie. Die Erkrankung oder Zerstörung der Rinde der dritten Stirn- und der ersten Schläfenwindung, sowie der in der Tiefe der Fossa Sylvii liegenden Insel und Vormauer (vgl. p. 428 und Fig. 83) bedingt Sprachstörung, und zwar entweder mehr motorische (Vernichtung des Sprachausdrucks) wenn die Läsion in der Stirnwindung, oder mehr sensible (Worttaubheit) wenn sie in der Schläfenwindung liegt (Broca, Kussmaul, Wernicke u. A.). Bei der Aphasie findet sich die Läsion meist in der linken Hemisphäre, verbunden mit rechtsseitiger Hemiplegie; rechts nur bei Linkshändern; man schliesst hieraus, dass im Anschluss an den über-

wiegenden Gebrauch der rechten Hand und das rechtshändige Schreiben vorzugsweise das Centrum der linken Hemisphäre ausgebildet ist. Aphasische lernen häufig mit der linken Hand schreiben.

Entscheidende Versuche am Streifenhügel und Linsenkern existiren bisher nicht. Ob ihre Reizung motorische Erfolge habe, ist streitig. Exstirpation des Streifenhügels soll, abgesehen von der p. 249 erwähnten Folge, keine anderen Wirkungen haben als die der darüber liegenden Rinde (Baginsky & Lehmann).

4) Folgerungen, betreffend die Localisationsfrage.

Unzweifelhaft scheint durch die erwähnten Thatsachen festgestellt, dass im Grosshirn die motorische und sensible Peripherie localisirte Vertretung findet, in einer den Oberflächenbezirken entsprechenden Vertheilung. Zum Mindesten verlassen die Stabkranzfasern die Rinde in regional geordneten Zügen. Weiterer Untersuchungen aber bedarf es, ob diese Vertheilung der grauen Rinde selbst angehört.

Die Reizversuche beweisen hierfür an sich Nichts, so lange nur electrische Reizung wirksam ist, da diese auch tiefere Gebilde treffen kann, zumal auch nach Entfernung der Rinde noch der Erfolg eintritt. Freilich ist die Zeit zwischen Reizung und Bewegung grösser, wenn die Rinde, als wenn die unterliegenden Markmassen oder das Rückenmark gereizt werden (Franck & Pitres, Krawzoff & Langendorff, Bubnoff & Heidenhain), und ferner wird durch narcotische Mittel die Rindenreizung erfolglos, aber nicht die Markreizung (Bubnoff & Heidenhain), ebenso durch Auftragen von Cocain auf die Rinde (Aducco). Hieraus schliessen Viele, dass die Oberflächenreizung zellige Elemente betrifft, deren Erregung Zeit braucht, und welche durch Narcotica gelähmt werden. Allein eben so gut könnte die Mitreizung der Rinde hemmende und verzögernde Wirkungen haben, welche durch Narcose beseitigt werden. Dass, wie bei Rückenmarkreizung (p. 407), die Wirkungen wiederholter Reiz sich summiren, erklärt sich zur Genüge aus der Einschaltung des Höhlengraus (p. 430) in die Leitung zu den Muskeln.

Auch die nach Exstirpationen beobachteten Defecte könnten darauf beruhen, dass die Operation auf tiefere Gebilde vorübergehend schädlich und lähmend wirkt, wofür namentlich spricht, dass fast alle Exstirpationswirkungen vergänglich sind. Die Annahme, dass dies auf Wiederherstellung vorübergehend geschädigter Nachbartheile beruhe, ist wahrscheinlicher, als die, dass andere Theile die Function der verloren gegangenen vicariirend übernehmen. Grosse Vorsicht in den die Rinde selbst betreffenden Schlüssen ist namentlich deshalb geboten,

weil es a priori nicht wahrscheinlich ist, dass im eigentlichen Seelenorgan noch eine so grobe räumliche Vertheilung nach Körperelementen vorhanden ist, da alle Vorstellungen und Begriffe verwickelte Ableitungen aus den unmittelbaren Wahrnehmungen sind, welche von der zufälligen Lage des Objects zur Sinnesfläche unabhängig sind. Am wenigsten annehmbar ist es, dass die Sehsphäre nichts Anderes sein soll als eine Projection der Netzhautelemente nach deren räumlicher Anordnung (Munk). Die optischen Erinnerungsbilder sind gewonnen, während der Gegenstand sich Tausende von Malen, stets in anderer Projection und Lage, auf der Netzhaut abbildete, ihre Deposita im Seelenorgan können also, sollte man meinen, Nichts mit einer festliegenden Projection der Netzhaut in letzterem zu thun haben. Man ist in Gefahr sich auf Grund der gewonnenen Thatsachen eine voreilige und viel zu rohe Vorstellung von der Anordnung der Rindenelemente zu bilden. So werthvoll also die Ergebnisse für die Topographie der Grosshirnfunctionen nach der Fläche, oder, wie man auch sagen kann, nach Sectoren des Stabkranzes sind, so unsicher erscheinen sie zunächst bezüglich der Topographie nach der Tiefe. Nimmt man an, dass die Reizversuche eine Localisation nach Körperregionen für die Rinde beweisen, so ist doch davor zu warnen, diese Topographie auf die ganze Dicke der Rinde auszudehnen und als regionale Gliederung der Seelenorgane zu deuten.*)

Die frühere Topographie der Phrenologen, welche auf willkürlicher Abgrenzung der Seelenfunctionen nach „Trieben", und noch willkürlicherer Localisirung derselben beruht, bedarf keiner weiteren Erwähnung.

d. Die physiologische Stellung der psychischen Functionen.

Das Wesen der psychischen Processe kann nur nach einer Richtung hin Gegenstand der Erörterung an dieser Stelle sein. Völlig undefinirbar ist nämlich, wie bereits in der Einleitung angeführt, der seelische Vorgang selbst, welcher auf unbegreifliche Weise mit der materiellen Thätigkeit der Seelenorgane verknüpft ist. Also nicht das Wesen der Vorstellung kann Gegenstand naturwissenschaftlicher Untersuchung sein, sondern nur die Frage, wie weit diese Function verbreitet ist, und ob sie in den materiellen Process der Nerventhätigkeit activ eingreift.

1) Verbreitung der psychischen Functionen.

Während die Einen ausschliesslich der Grosshirnrinde seelische

*) Ganz verwerflich ist daher die Bezeichnung der motorischen Reizbezirke als »psychomotorische Centra«. Auch ist diese Vox hybrida grammatisch unrichtig, denn sie bedeutet Centra, welche die Seele bewegen.

Functionen zuschreiben, halten Andere auch die Reactionen grosshirnloser oder ganz enthirnter Thiere für bewusst, nehmen also eine Mittelhirn- oder eine Rückenmarksseele an. Der Einwand, dass das einheitliche Ich-Bewusstsein einer solchen Vertheilung von Seelenfunctionen widerspreche, ist nicht entscheidend, da ja auch die Grosshirnrinde ein räumlich sehr ausgedehntes, also aus multiplen Seelenorganen zusammengesetztes Seelenorgan darstellt. Andererseits ist es, da die Grosshirnrinde anscheinend keine neuen anatomischen Elemente gegenüber den anderen Centralorganen enthält, sehr schwer sich vorzustellen, dass eine so hervorragende Function den Nervenzellen hier zukommen sollte und dort nicht, zumal schon bei niederen Wirbelthieren kein durchgreifender Unterschied im Verhalten des entgrosshirnten und des unverletzten Thieres angegeben werden kann, und viele Thiere, denen man doch das Bewusstsein nicht absprechen kann, kein Gehirn haben, sondern nur ein Rückenmark oder eine Ganglienkette. Freilich würde diese Betrachtung, weiter geführt, dahin leiten, auch dem Protoplasma Bewusstsein zuzuschreiben, da die niedersten Thiere keine besonderen Nervenapparate besitzen, und die Ganglienzellen höherer Thiere aus dem Eiprotoplasma hervorgegangen sind, der Keim zu psychischer Function, den man sich doch nur als einen niederen Grad dieser Function selbst denken kann, also schon im Eiprotoplasma gelegen haben müsste. Noch weiter gehen Einzelne, indem sie annehmen, eine so fundamentale Eigenschaft wie das Bewusstsein könne der Materie nicht erst in bestimmten organischen Formen neu zukommen, sondern müsse jedem Atome in nuce innewohnen. Allein mit der organisirten Form treten überhaupt so viele neue Eigenschaften auf, dass es nichts verschlägt, auch die psychische Function erst hier beginnen zu lassen.

Mag nun auch jede nervöse Reaction, also auch der Rückenmarkreflex, mit Bewusstseinserscheinungen verbunden sein, so sind diese doch einmal nicht nachweisbar und zweitens unvergleichlich unbedeutender als die an das Grosshirn oder wenigstens an die höheren Hirnabschnitte geknüpften, sei es dass die Apparate der letzteren mit intensiverer psychischer Function begabt, sei es dass dieselbe durch die grosse Zahl der Apparate und deren Verbindungen zu höherer Entwicklung gelangt ist. Nachweisbar sind Bewusstseinserscheinungen überhaupt niemals an einem fremden Organismus. Wir beobachten immer nur Bewegungen, und schliessen lediglich durch Analogie, dass Reactionen, welche an uns selbst, wie wir unmittelbar wissen, mit Bewusstseinserscheinungen verbunden sind, es auch an anderen Menschen

und an Thieren sind. Da aber diejenigen Reactionen, welche als Reflexe bezeichnet werden, bei uns selbst sich uns unbewusst abspielen, so fehlt uns eine Basis für jenen Analogieschluss.

2) Beziehungen der bewussten Handlungen zum Reflex.

Viel schwieriger ist die Frage, ob der Bewusstseinsvorgang activ in das materielle Geschehen eingreift. Uns selbst stellt es sich so dar; unser Bewusstsein empfängt Nachrichten von der Aussenwelt, fasst Entschlüsse, und macht dieselben durch willkürliche Bewegungen geltend. Hiernach müsste der Bewusstseinsvorgang in die Bewegung materieller Theilchen eingreifen, also nach den Grundsätzen der Mechanik selber in Bewegung materieller Theilchen bestehen. Dieses Resultat ist aber einerseits unbefriedigend und unverständlich, andererseits unvereinbar mit der Freiheit unserer Entschlüsse, welche also eine grossartige Täuschung wäre. Viele nehmen das letztere an, und behaupten, dass unsere scheinbar freien Entschlüsse das streng gesetzmässige Resultat unseres Bewusstseinsinhalts und der auf uns stattfindenden Einwirkungen seien, so dass also unsere Handlungen streng mechanisch prädestinirt sind. Andere lassen, da die Identificirung des Bewusstseins mit materieller Bewegung völlig unbefriedigend ist, die materiellen Processe im Gehirn, welche ihrerseits mechanischen Gesetzen folgen, also prädestinirte Handlungen hervorbringen, von den immateriellen psychischen Vorgängen nur begleitet werden, welche dann durch prästabilirte Harmonie, resp. eine Analogie der logischen und mechanischen Abhängigkeiten, stets zu solchen Entschlüssen führen müssten, welche der mechanische Vorgang wirklich ausführt. Das Unbefriedigende dieser, ebenfalls schwierigen Vorstellung liegt einerseits darin, dass es kaum denkbar ist, eine prästabilirte Harmonie anzunehmen zwischen dem logischen Gange, welchen die Lösung einer mathematischen Aufgabe nimmt, und der vermeintlichen mechanischen Verkettung der in Symbolen auf Auge oder Ohr wirkenden Aufgabe mit der in Symbolen ausgesprochenen oder hingeschriebenen Lösung; — andererseits namentlich darin, dass das Psychische hier eine wirkungslose Begleiterscheinung darstellt; wir sehen aber die psychischen Functionen in der Thierreihe fortschreitend zu höheren Stufen sich heranbilden, und die neuere Naturforschung nimmt an, dass Functionen sich nur auf Grund ihres Nutzens entwickeln. Es muss genügen, hier auf diese alte unlösbare Schwierigkeit hingewiesen zu haben.

Betrachtet man nun die bewussten Handlungen als gesetzmässige Folge der Einwirkungen auf die Sinne, also als eine Art verwickelten

Reflexes, so ergiebt sich gegenüber dem unbewussten spinalen Reflex ausser dem Bewusstsein selbst noch ein wesentlicher Unterschied: dass für den letzteren nur die augenblicklich einwirkenden centripetalen Erregungen, für den psychischen Vorgang aber auch längst vergangene centripetale Erregungen von Einfluss sind. Den Seelenorganen müssen also Apparate zugeschrieben werden, in welchen die centripetalen Erregungen eine dauernde Veränderung hinterlassen (deren psychischer Ausdruck die Erinnerung ist). Welcher Art diese Veränderungen seien, dafür fehlt jeder Anhaltspunct zu Vermuthungen. Da indess auch die geordneten Reflexe unter der Einwirkung der centripetalen Eindrücke sich ändern (die Reaction eines verstümmelten Thieres wird allmählich den veränderten Umständen angespasst), so ist vielleicht auch dieser Unterschied zwischen dem spinalen und dem psychischen Reflex nicht ganz durchgreifend, also wenn man ersterem Bewusstsein zuschreibt (s. oben), überhaupt die Grosshirnfunction nicht principiell von derjenigen der übrigen Centra verschieden.

3) Physiologisches Schema der centralen Anordnung.

Es ergiebt sich hiernach folgendes Gesammtschema des Centralnervensystems. Ein erstes Centrum (centrales Höhlengrau), anscheinend ohne directen Connex mit den höheren Sinnesnerven, besorgt die einfachsten geordneten Reflexe, bei denen wesentlich Organe der erregten Körpergegend selbst betheiligt sind, wir haben diese einfachste Art geordneter Reflexe als Niveau-Reflexe bezeichnet. Eine zweite Gruppe von Centren höherer Art (Kopfmark, Mittelhirn, Kleinhirn?), mit allen Bezirken des ersten Centrums, ausserdem aber mit den höheren Sinnesnerven verbunden, und ferner auch mit Hemmungsfasern für das erste Centrum versehen, besorgt complicirtere Actionen und Reflexe, bei denen distante Theile des Körpers betheiligt sind, z. B. Reactionen der vorderen Extremität auf die hintere, der Extremitäten auf Gesichtseindrücke, Locomotionen, die nach dem Gesichtsfelde dirigirt werden etc. Ein drittes Centrum höchster Art endlich (Grosshirnrinde), mit allen übrigen verbunden, hat die Eigenschaft, durch gewisse centripetale Eindrücke auf längere Zeit oder auf immer so verändert zu werden, dass in ihm ungleich complicirtere Actionen zu Stande kommen können, indem zu den mannigfachen Combinationen der momentanen centripetalen Eindrücke auch noch zahllose Eindrücke der Vergangenheit auf die centrifugalen Erregungen bestimmend einwirken. Die Anzahl der möglichen Combinationen wird hierdurch so ungeheuer gross und unübersehbar, dass man vielleicht Spielraum genug hat, um

alle Handlungen als Resultate centripetaler Beeinflussungen erklären zu können. An die Erregungen dieses höchstens Centrums sind nun unzweifelhaft seelische Erscheinungen geknüpft, und hier ist die Grenze der physiologischen Betrachtung. Die Betrachtung am Schlusse des letzten Absatzes würde es aber möglich erscheinen lassen, dass dieses dritte Centrum vom zweiten nicht principiell verschieden, sondern nur ein Theil desselben ist.

Ganz unbekannt sind die Umstände, von welchen es abhängt, ob ein sensibler Reiz schon im Niveau-Centrum einen Reflex auslöst, oder erst in höheren Centren, oder endlich im höchsten zu bewusster Perception kommt. Für die zukünftige Beantwortung dieser Frage ist vielleicht von Bedeutung, dass die Erregbarkeit der Centren für manche Reize, z. B. den dyspnoischen, mit ihrer Dignität zunimmt, ebenso aber auch die Abhängigkeit von den Lebensbedingungen. So wird z. B. bei Circulationsunterbrechung und beim Tode anscheinend das Grosshirn zuerst, und das Rückenmark zuletzt unerregbar.

4) Coordination, Association und Mitempfindung.

Directe Verbindungen der Hirnrinde mit sensiblen oder motorischen Nervenfasern des äusseren Systems sind nach den oben dargestellten anatomischen Ermittelungen zweifelhaft und jedenfalls nur in einzelnen Gebieten vorhanden. Vielmehr ist schon gesagt, dass zu den bewussten Empfindungen und den willkürlichen Bewegungen dieselben Zwischenapparate benutzt werden, welche den Reflexen niederer und höherer Ordnung dienen (vgl. p. 418f.), die Seele also nicht einzelne Muskeln, sondern ganze Coordinationen erregt oder hemmt, wodurch ihr Arbeit erspart wird. Sie kann sogar dieselben nicht ersetzen, und kann Bewegungen, welche reflectorisch durch sensible Nerven dirigirt werden, nicht zu Stande bringen, wenn letztere durchschnitten sind. So erklärt sich, dass beim Esel das Fressen nach Durchschneidung des Trigeminus unmöglich wird (Charles Bell), ferner das Nachschleppen eines unempfindlichen Beins (p. 403), und andere Lähmungen nach Durchschneidung von Empfindungsnerven (p. 284, 415).

Neben den angeführten zweckmässigen Zusammenordnungen von Bewegungen giebt es auch solche, welche als Mängel oder Schwächen bezeichnet werden können; man nennt sie im Gegensatz zu den Coordinationen associirte Bewegungen oder Mitbewegungen (im engeren Sinne). Hierher gehört z. B. das Runzeln der Stirn bei einer starken körperlichen oder geistigen Anstrengung. Jedoch ist nicht ausgeschlossen, dass diese Associationen einen gewissen Nutzen haben;

wahrscheinlich ist dies z. B. von dem Zukneifen der Augenlider beim Niesen (Donders). Von den Bewegungsassociationen kann man sich durch den Willen jedesmal, und durch häufige Wiederholung dieses Wollens, Uebung, dauernd frei machen (vgl. die Unabhängigkeit beider Hände von einander beim Clavierspieler).

Als Mitempfindung bezeichnet man Empfindungen im Bereiche anderer Fasern als objectiv erregt sind. Ein derartiger Fall ist die Irradiation, das Uebergreifen der scheinbaren Erregung auf die Nachbarschaft einer erregten Hautnervenfaser, wahrscheinlich durch die Verhältnisse der grauen Substanz (vgl. p. 417f.). In anderen Fällen erscheinen auch entfernte Fasern erregt, vermuthlich ebenfalls durch nahes Entspringen in der grauen Substanz; z. B. Kitzel im Kehlkopf bei Berührung des äusseren Gehörgangs nahe dem Trommelfell (beide werden von Vagusfasern versorgt). Auch die Irradiation lässt sich durch Uebung vermindern (Verkleinerung der Empfindungskreise bei Blinden, s. Cap. XII.).

e. Der Schlaf.

In ziemlich regelmässigen Intervallen werden die psychischen Functionen durch den Schlaf auf längere Zeit unterbrochen. Das Einschlafen wird durch körperliche und geistige Ermüdung befördert, kann aber trotz starker Müdigkeit durch den Willen und besonders durch Sinnesreize unterdrückt werden, wodurch u. A. diejenigen Theorien, welche den Schlaf aus Anhäufung chemischer Thätigkeitsproducte erklären wollen, widerlegt werden. Andererseits ist Abhaltung der Sinnesreize, z. B. die Dunkelheit, Stille, die gleichmässige Wärme des Bettes, dem Einschlafen förderlich und kann auch ohne Ermüdung Schlaf bewirken. Das Erwachen geschieht ebenfalls meist durch Sinnesreize, wie Tageshelle, Anrufen, Berührungen. Die Ermüdung wird durch den Schlaf beseitigt.

Das Einschlafen ist wie das Erwachen ein plötzlicher Vorgang, doch geht ersterem ein kurzes Uebergangsstadium voraus, in welchem die sinnlichen Wahrnehmungen undeutlich werden und Täuschungen oder Hallucinationen, d. h. Sinnesbilder ohne reelle äussere Ursache, auftreten. Im Schlafe selbst sind nur die Grosshirnfunctionen suspendirt, die automatischen und reflectorischen Thätigkeiten und die Eingeweidefunctionen bleiben in regelmässigem Gange (jedoch die Reflexe etwas deprimirt, Rosenbach). So wehrt der Schlafende sich gegen kitzelnde Berührung, ändert unbequeme Lagen, bedeckt entblösste Körperstellen. Hierher gehört auch, dass stark gefüllte Blase

und Mastdarm im normalen Schlaf keine reflectorische Entleerung machen, sondern ein höherer Hemmungsreflex oder Erwachen eintritt. Das Gesicht ist meist etwas geröthet, die Lider geschlossen, die Augäpfel nach innen und etwas nach oben gedreht (nach Sander nur im Beginn und gegen Ende des Schlafes, nach Grut bei tiefem Schlaf etwas nach aussen), die Pupillen verengt, erweitern sich aber auf jeden Sinnesreiz, der Puls und die Athmung verlangsamt, letztere auch in ihrem Habitus verändert. Die Exspiration ist im Verhältniss zur Inspiration länger als im Wachen, und die Rippenathmung im Verhältniss zur Zwerchfellathmung begünstigt; ferner zeigt sich im Rhythmus eine Gruppenbildung, welche an das Cheyne-Stokes'sche Phänomen (p. 135) erinnert (Mosso). Die Gefässe der Extremitäten sind im Schlafe erweitert und contrahiren sich durch Sinnesreize und beim Erwachen; das Gehirn scheint also im Schlafe blutärmer zu sein als im Wachen, jedoch nimmt sein Volum beim Erwachen nicht immer zu, sondern zuweilen ab; übrigens fehlt es nicht an abweichenden Angaben (vgl. auch unten sub III. b.). Ueber Aenderungen im Gaswechsel s. p. 119, 226.

Die Träume sind im Schlafe auftretende Hallucinationen mannigfachster Art. In den sich abspielenden scheinbaren Erlebnissen des Schlafenden, von welchen übrigens die Erinnerung nur sehr unvollkommen berichtet, fehlt die logische Beherrschung, so dass unmögliche Combinationen von Thatsachen, geistreich erscheinende, aber in Wirklichkeit sinnlose Unterhaltungen und Lösungen von Aufgaben vorkommen. Bei manchen Träumen lässt sich ein äusserer Eindruck (Entblössung, Stoss) als Veranlassung nachweisen. Die Träume beweisen, dass das Seelenorgan im Schlafe nicht völlig gelähmt ist.

Die Tiefe des Schlafes lässt sich durch die Intensität des zum Erwecken nöthigen Reizes ermessen (Kohlschütter). Sie nimmt vom Beginn des Schlafes zuerst sehr schnell, dann langsamer zu, bis etwa zum Ende der ersten oder zweiten Stunde, dann wieder ab, zuerst schnell, dann sehr langsam, um beim Erwachen den gewöhnlichen Werth zu erreichen; gegen Morgen soll nach neuerer Angabe (Mönninghoff & Piesbergen) eine nochmalige Vertiefung eintreten. Häufig stellen sich ohne bekannte Ursachen Verflachungen ein, denen dann wieder Vertiefungen folgen; je tiefer der Schlaf überhanpt wird, um so länger dauert er.

Die nähere Ursache, welche die Grosshirnrinde ausser Thätigkeit setzt, ist unbekannt. Alle Angaben über mechanische, circulatorische

oder chemische Veränderungen im Gehirn ausser den obigen sind unbewiesene und zum Theil höchst unwahrscheinliche Vermuthungen. Die oben angegebenen Thatsachen zeigen, dass Schlaf und Wachen im engsten Zusammenhange mit den Sinneseindrücken stehen, und man könnte sagen, dass zur Erhaltung der gewöhnlichen Thätigkeit der Rinde, d. h. des wachen Zustandes, beständige Sinneseindrücke nöthig sind, womit aber das Räthsel keineswegs gelöst ist. An einem Individuum, welches anästhetisch und ausserdem einseitig blind und taub war, trat bei Verschluss des noch fungirenden Auges und Ohres stets Schlaf ein, und nur Eindrücke auf diese Organe machten Erwachen (Strümpell).

Abnorme Schlafarten, in welchen Gehbewegungen und andere selbstständige Handlungen vorkommen, nennt man Somnambulismus; abnorm tiefer Schlaf, mit Unmöglichkeit des Erweckens und unwillkürlichen Entleerungen, kommt pathologisch und toxisch vor, und wird als Sopor oder Coma bezeichnet. Als Hypnotismus bezeichnet man eine abnorme Art von Halbschlaf, welche dem Somnambulismus nahesteht und bei manchen Personen durch verschiedene Mittel hervorgerufen werden kann, was bei letzteren wesentlich und was unwesentlich ist, lässt sich aus den ziemlich kritiklosen Angaben dieses Gebietes nicht entnehmen; die Reflexerregbarkeit soll im hypnotischen Zustande erhöht sein (Heidenhain). Thiere werden durch behutsames Niederlegen in einen Ruhezustand versetzt (Kircher's Experimentum mirabile), welcher von Einigen als Schlaf oder Hypnotismus, von Anderen als blosse Einschüchterung angesehen wird.

f. Zeitliche Verhältnisse der psychischen Functionen.

Bei der Bestimmung von Sterndurchgangszeiten nach dem Gehör (Pendelschläge) nahmen die Astronomen wahr (Maskelyne 1785, Bessel 1814 u. A.), dass die Angaben zweier Beobachter um eine constante Zeitgrösse differiren (die sog. persönliche Gleichung). Dieselbe Erscheinung zeigte sich, als (seit 1854) die Zeiten nicht mehr nach dem Gehör, sondern durch graphische Zeichen auf rotirenden Cylindern markirt wurden. Die Vermuthung, dass die Ursache in einem (individuell variirenden) Zeitverlust zwischen der optischen Einwirkung und der reactiven Bewegung liege, wurde zur Gewissheit, als auch bei Beobachtung künstlicher Sterndurchgänge, deren absoluter Moment sich selbst aufzeichnete, eine messbare Zeit, bis über $^1/_3$ Secunde verging, ehe der Beobachter den Vorgang markirte (Hirsch & Plantamour 1863). Aus diesen Anfängen entwickelten sich die folgenden Messungen psychischer Zeitaufwände.

1) Die Reactionszeit.

Die eben erwähnte Zeit zwischen einem Sinneseindruck und der (verabredeten) bewussten Reaction auf denselben, entweder roh oder nach Abzug der sensiblen und motorischen Nervenleitungszeit und der musculären Latenzzeit, bezeichnet man als Reactionszeit (Exner).

Die astronomische Registrirmethode mit ihren mannigfachen Variationen dient denn auch zur Messung der Reactionszeit; auf einer gleichmässig rotirenden Fläche, wie beim Kymo- oder Myographion, werden durch den Reiz und die reactive Muskelbewegung zwei Marken gemacht und deren Abstand gemessen; meist wird die Zeit gleichzeitig durch ein Secundenpendel oder eine Stimmgabel aufgeschrieben; die Uebertragung auf die Schreibspitzen geschieht meist electromagnetisch. Mechanische und electrische Reize lassen sich am leichtesten notiren, obenso die Reaction, wenn sie eine Handbewegung ist, welche einen Contact öffnen kann. Optische und acustische Reize kann der Apparat selbst, z. B. als electrischen Funken und dessen Knall, in einer Durchgangslage auslösen (vgl. p. 263); auch kann das Anreissen einer Metallsaite mit metallischem Stift den Registrirstrom im Momente des acustischen Vorgangs öffnen; acustische Reactionen (Aussprechen eines Lautes) können phonautographisch notirt werden. Endlich kann auch die Pouillet'sche Methode (p. 264) oder Uhrwerke mit Echappements (Hipp'sches Chronoscop) zur Messung benutzt werden; im letzteren Fall setzt der Experimentator das Uhrwerk gleichzeitig mit der Reizgebung in Bewegung, oder lässt gleichzeitig den Strom durch eine Geissler'sche Röhre gehen, welche das Object beleuchtet; die Reaction der Versuchsperson arretirt das Uhrwerk. Alle diese Methoden, deren Zahl sich beständig vermehrt, dienen zugleich zur Messung der Reflexzeit (p. 412) und indirect zu derjenigen der Leitungsgeschwindigkeit sensibler Nerven (p. 363).

Da die Reactionszeit u. A. die Wahrnehmungszeit und die Zeit der Entschlussfassung enthält, so ist es verständlich, dass sie ungemein variabel ist. Sie variirt vor Allem nach dem Sinnesorgan und innerhalb desselben Sinnes auch nach der Reizstelle (auch abgesehen von der Verschiedenheit der Nervenlängen, welche die Erregung zu durchlaufen hat, so dass schon dieser Umstand die Messungen der Leitungsgeschwindigkeit mittels der Reactionszeit vereitelt, vgl. p. 363); geübtere sensible Bezirke, z. B. die Netzhautmitte, die Fingerkuppen, bedingen raschere Reaction als weniger geübte desselben Sinnes (Peripherie der Netzhaut, Armhaut). Ferner reagiren die Individuen je nach ihrem Temperament und der augenblicklichen Stimmung verschieden rasch. Auf stärkere Reize wird schneller reagirt; Kälte verkürzt, Alkohol verlängert die Reactionszeit. Dieser Verlängerung geht eine Verkürzung voran; bei Aether, Chloroform etc. erfolgt zuerst Verlängerung und dann Verkürzung. Am meisten endlich kommt auf Aufmerksamkeit und Uebung an; vorheriges Avertiren verkürzt die Reactionszeit. (Donders & de Jager, Exner, v. Kries & Auerbach u. A.) Die Reactionszeit beträgt in Secunden bei

optischem Reiz	acustischem Reiz	Tastreiz	Geschmacksreiz	Beobachter
0,200	0,149	0,182 (Hand)	.	Hirsch
0,225	0,151	0,155	.	Hankel
0,188	0,180	0,154 (Nacken)	.	Donders
0,194	0,182	0,130 (Stirn)	.	v. Wittich
0,175	0,128	0,188	.	Wundt
0,151	0,136	0,128 (linke Hand	.	Exner
0,191	0,122	0,146	.	Auerbach
		0,089 (Zunge)	0,16—0,22	v. Vintschgau.

Auf Wärmereize wird viel später reagirt als auf Kältereize (v. Vintschgau, Goldscheider); von der Reactionszeit müsste übrigens hier die Zeit abgezogen werden, welche die Wärmeleitung von der Berührungsstelle bis zu den nervösen Apparaten erfordert. Für Geruchsreize lassen sich die Bestimmungen nicht mit genügender Genauigkeit ausführen; die Reactionszeit wird zu 0,3—0,7 sec. angegeben (Buccola, Beaunis).

Nach neueren Untersuchungen (Wundt und dessen Schüler) fällt die Reactionszeit sehr verschieden aus, je nachdem die Spannung mehr auf die Wahrnehmung oder auf die reactive Bewegung gerichtet ist; die „sensorielle" Reactionszeit ist viel länger als die „musculäre". Hierdurch verlieren die Zahlenwerthe überhaupt sehr an Interesse.

Die Reactionszeiten sind, wie man sieht, viel länger als die Reflexzeiten. Die Verkürzung der ersteren durch Uebung kann so gedeutet werden, dass oft wiederholte Reactionen dem Character des Reflexes sich nähern.

2) Die Wahrnehmungszeiten.

Die Reactionszeit setzt sich, wie man annehmen darf, zusammen aus einer für die Wahrnehmung und einer für die Entschlussfassung nöthigen Zeit, in welcher letzteren die Zeit der etwa erforderlichen Ueberlegung inbegriffen ist.

Der sensuelle Antheil der Reactionszeit ergiebt sich schon aus dem verschiedenen Werthe der letzteren bei verschiedenen Sinnesorganen und Sinnesregionen. Er setzt sich zusammen: 1. aus der Zeit während welcher der Sinnesreiz auf das Sinnesorgan wirken muss, um überhaupt wahrgenommen zu werden; diese Zeit kann man die Präsentationszeit nennen; 2. aus der Zeit bis zum Bewusstwerden der Empfindung, welche man Wahrnehmungszeit nennen kann; 3. aus der Zeit bis zur Erkennung der besonderen Qualitäten der Empfindung (Farbe, Helligkeit, Tonhöhe, Gestalt etc.), der sog. Apperceptionszeit.

1. Ueber Präsentationszeiten (zuweilen mit der Apperceptions-

zeit verwechselt) existiren hauptsächlich optische Bestimmungen. Zur Wahrnehmung überhaupt genügen hier fast unmessbare kurze Einwirkungen, wie die Sichtbarkeit des Blitzes, des electrischen Funkens und der durch solche beleuchteten Gegenstände beweist. Soll der Gegenstand genau erkannt werden, z. B. grosse Buchstaben, so beträgt die erforderliche Präsentationszeit etwa 0,0005 sec., sie ist um so grösser, je kleiner das Object und je weniger es sich von seinem Grunde auszeichnet; folgt unmittelbar auf das Verschwinden eines Objects ein zweites, so muss das erste, um erkannt zu werden, länger betrachtet werden, und zwar um so länger je stärker der zweite Reiz und je complicirter gestaltet das erste Object ist (Helmholtz & Baxt; ähnlich sind die neueren Ergebnisse von Cattell). Richtet man vor der (momentanen) Beleuchtung eines bekannten Objectes die Aufmerksamkeit auf einen Theil desselben, so wird derselbe wahrnehmbar, während er es vorher wegen zu kurzer Beleuchtung nicht war (Helmholtz). Natürlich dürfen diese Zeiten nicht mit den viel längeren Zeiten, welche das Erkennen selbst in Anspruch nimmt, verwechselt werden; das Erkennen erfolgt, nachdem das Object längst verschwunden ist, mittels des Nachbildes und der Erinnerung. Auf acustischem Gebiet ist die Frage der Präsentationszeit verwickelter, da das Object selber, z. B. eine Tonhöhe, erst in der Zeit sich darstellen kann; zur Erkennung eines Tones müssen 16 bis 20 Schwingungen desselben auf das Ohr gewirkt haben (Exner), die Präsentationszeit wächst also mit abnehmender Höhe; indess mischt sich hier die Wahrnehmungszeit selber bei (s. unten).

2. Die Wahrnehmungszeit (Perceptionszeit) lässt sich nicht messen. Einen gewissen Aufschluss erhält man aus den Unterschieden der Reactionszeiten bei derselben Versuchsperson. Nimmt man an, dass die Ueberlegung und der Entschluss stets gleiche Zeit kostet, welches auch der Sinnesreiz sei (was übrigens sehr zweifelhaft ist), so müsste z. B. in den Versuchen von Hirsch (p. 461) für den optischen Reiz die Wahrnehmungszeit jedenfalls mehr als 0,051 sec. betragen, da die optische Reactionszeit um diesen Betrag länger ist als die acustische, und bei letzterer die Wahrnehmungszeit nicht Null sein kann. Da die acustische Reactionszeit bei tiefen Tönen länger ist als bei hohen (Götz Martius), so müssen erstere langsamer wahrgenommen werden.

3. Ueber Apperceptionszeiten existiren zahlreiche Versuche. Sie bestehen meist darin, dass die Versuchsperson erst dann zu re-

agiren hat, wenn sie die Objectqualität erkannt hat, z. B. ob das präsentirte Licht roth oder blau, central oder peripherisch, nahe oder fern, ob der Schall ein Ton oder ein Geräusch war. Um dies zu sichern, kann man entweder bei unregelmässig wechselnden Qualitäten nur auf eine bestimmte reagiren lassen, z. B. nur auf rothes Licht, während der Experimentator nach Belieben Roth und Blau erscheinen lässt, oder man kann das Object mit der Reaction verschwinden lassen (z. B. durch Oeffnung des lichtgebenden Stroms bei der Geissler'schen Röhre), und die Erkennung der Qualität seitens der Versuchsperson durch Angabe constatiren. In allen diesen Fällen zeigt sich die erforderliche Zeit länger als bei einfacher Reaction auf Licht, Schall etc. überhaupt; wenn man die letztere Zeit (die sog. einfache Reactionszeit) von der gefundenen Zeit in Abzug bringt, so ergiebt sich die Verlängerung, d. h. die Apperceptionszeit. Dieselbe betrug in Secunden

nach v. Kries & Auerbach:

für optische Richtungslocalisation	0,011
„ Farbenunterscheidung	0,012
„ Gehörslocalisation	0,015—0,062
„ Unterscheidung zweier Töne	0,019—0,034
„ Localisation von Tastempfindungen	0,021
„ optische Entfernungslocalisation	0,022
„ Unterscheidung von Ton und Geräusch	0,022
„ Unterscheidung zweier verschieden starker Tastreize	0,033—0,053

nach Wundt & Friedrich:

„ Unterscheidung von 2 Farben	0,019—0,084
„ „ „ 4 „	0,066—0,234
„ Erkennung 1—3ziffriger Zahlen	0,320—0,346
„ „ 4 „ „	0,481*)
„ „ 5 „ „	0,670
„ „ 6 „ „	1,043

nach Tigerstedt & Bergquist:

„ Erkennung 1—3ziffriger Zahlen	0,015—0,035

nach Wundt & Merkel:

„ Erkennung einer Ziffer	0,021—0,025

nach v. Vintschgau:

„ Unterscheidung zweier Geschmäcke	0,12—0,22

3) Die Ueberlegungs- und Entschlusszeit (Wahlzeit).

Zunächst zeigt sich der nicht sensuelle Bestandtheil der Reactionszeit dadurch deutlich, dass dieselbe bei stets gleichem Reiz verschieden ausfällt, je nach der Art der Reaction. So reagirt auf einseitigen Hautreiz die gleiche Seite schneller als die entgegengesetzte, ausserdem

*) Die mit 18 anfangenden 4ziffrigen Zahlen werden schneller erkannt, ohne Zweifel wegen ihres häufigeren Vorkommens.

aber die rechte Seite überhaupt etwas schneller als die linke; ferner wird auf Gehörtes am schnellsten durch Nachsprechen reagirt, offenbar wegen grösserer Verwandtschaft zwischen Reiz und Reaction (Donders & de Jager). Ist für die Art der Reaction eine besondere Ueberlegung nöthig, so verlängert dies die Reactionszeit beträchtlich, um so mehr je complicirter die Ueberlegung ist. Eine Ueberlegung wird erforderlich, wenn verabredet ist, dass jeder der Reize, zwischen denen der Experimentator wählt, von der Versuchsperson mit einer besonderen Reaction beantwortet werden soll, z. B. rechtsseitige Hautreize mit der rechten, linksseitige mit der linken Hand, oder rothes Licht mit der einen, blaues mit der andern, oder eine gezeigte unter 10 Nummern mit dem entsprechenden der 10 Finger. In der Reihenfolge dieser Beispiele wächst ungefähr die Reactionszeit. Soll jede vorgesprochene Silbe nachgesprochen werden, so ist die Verlängerung gegenüber dem Nachsprechen von stets derselben Silbe geringfügig ($^1/_{12}$ sec.), weil hier kaum Ueberlegung nöthig ist.

Reactionen, welche im Nachlass einer Contraction bestehen, erfolgen ebenso schnell wie reactive Contractionen (Gad & Obschansky).

4) Complicirtere psychische Processe.

Je grösser die gestellte Aufgabe, um so länger ist im Allgemeinen die erforderliche Zeit. Messungen existiren für die Zeit, die es kostet, zu einem gezeigten Wort einen verwandten Begriff zu finden (Associationszeit, Galton, Wundt & Trautschold); doch haben schon hier wegen der grossen individuellen Verschiedenheiten die absoluten Zeitwerthe wenig Interesse. Noch grösser würde der Einfluss des Individuums sein, wenn es gälte, zu einem Wort einen Reim, zu einer Frage eine Antwort zu finden.

5) Die Zeitempfindung (der Zeitsinn).

Hier mögen noch die Versuche erwähnt werden über die Trennung ungleichzeitiger Eindrücke und über die Schätzung von Zeitintervallen. Nach einer Zusammenstellung von Exner

erscheinen als gleichzeitig:	wenn ihre wahre Zeitdifferenz beträgt:
zwei Geräusche (electrische Funken)	0,002 sec.
„ Tasteindrücke am Finger	0,0277 „
„ Lichteindrücke, Netzhautmitte	0,044 „
„ „ Netzhautperipherie	0,049 „
Tast- und dann Lichteindruck	0,05 „
Schall und dann Licht	0,06 „
zwei Geräusche, jedes in Einem Ohr	0,064 „
Licht und dann Tasteindruck	0,071 „
Licht und dann Schall	0,16 „

Der Grund scheint darin zu liegen, dass eine Sinnesempfindung gleichsam zeitlich irradiirt, d. h. das Bewusstsein für einige Zeit so in Anspruch nimmt, dass innerhalb derselben kein Zeitbewusstsein eintritt.

Die Genauigkeit der Schätzung von Zeitintervallen ist meist zusammen mit dem Gedächtniss für Zeitintervalle so geprüft worden, dass man ein variables Intervall (z. B. zwischen zwei Metronomschlägen) einem gegebenen derselben Art gleich zu machen versuchte oder nachsah, ob sehr kleine Unterschiede zweier Intervalle erkannt wurden (Vierordt, Wundt und deren Schüler). Hierbei zeigt sich, dass kleine Zeiten leicht überschätzt, grosse unterschätzt werden, dass ferner längere Intervalle nach kürzeren besonders lang erscheinen, und umgekehrt, also eine an den Contrast erinnernde Beziehung (vgl. beim Sehorgan). Andere Resultate dieser Versuche können hier übergangen werden.

III. Chemie, Ernährung und Druckverhältnisse des Cerebrospinalorgans.

a. Die chemische Zusammensetzung.

Trotz zahlloser Untersuchungen ist die chemische Zusammensetzung der Hirn- und Rückenmarkssubstanz noch sehr wenig bekannt, weil sie äusserst zersetzliche Bestandtheile enthält; bestenfalls würde die Analyse die Zusammensetzung des todten Organs ermitteln können, während die functionirenden Bestandtheile des lebenden aus den p. 388 angeführten Gründen wahrscheinlich sich jeder Feststellung entziehen. Die bis jetzt gefundenen Bestandtheile der weissen Substanz sind: Cerebrin, Lecithin, Protagon, Nuclein und wahrscheinlich noch höhere Verbindungen dieser Körper; Albumin, Kalialbuminat und Globulinkörper; Neurokeratin; Cholesterin, Fette; Kreatin, Xanthin, Hypoxanthin; Inosit und ein Zuckeranhydrid; Milchsäure (gewöhnliche, Gscheidlen), flüchtige Fettsäuren; Salze und Wasser. Die graue Substanz unterscheidet sich von der weissen chemisch hauptsächlich durch grösseren Wassergehalt, und unter den festen Bestandtheilen durch mehr Eiweiss, Lecithin und Milchsäure, weniger Cholesterin, Fett und Protagon. Die Reaction ist neutral oder alkalisch, nach dem Absterben in der grauen Substanz sauer (Langendorff).

Sehr viele Substanzen, welche jetzt als Zersetzungsproducte des Lecithins, oder als Gemenge von solchem mit anderen Körpern erkannt sind, sind früher als genuine Hirnbestandtheile beschrieben worden. Auch die oben genannten Bestandtheile sind vielleicht selbst Zersetzungsproducte complicirterer präexistirender Verbindungen. Einer von ihnen, das Protagon, wird neuerdings als ein Gemenge von Lecithin und Cerebrin betrachtet (Hoppe-Seyler), das hauptsächlich in der weissen Substanz vorkommt (Petrowsky). Die Zusammensetzung beider Substanzen ist folgende (Petrowsky):

	Graue Substanz.	Weisse Substanz.
Wasser	81,6 pCt.	68,4 pCt.
Feste Bestandtheile	18,4 „	31,6 „

Die letzteren für sich enthalten:

	Graue Substanz.	Weisse Substanz
Eiweissstoffe und Leim . . .	55,4 pCt.	24,7 pCt.
Lecithin	17,2 „	9,9 „
Cholesterin und Fette . . .	18,7 „	51,9 „
Cerebrin	0,5 „	9,5 „
In Aether unlösliche Substanz	6,7 „	3,3 „
Salze	1,5 „	0,6 „

Ueber den Stoffumsatz in den Centralorganen ist Nichts weiter bekannt, als dass dieselben wie andere Gewebe arterielles Blut in venöses verwandeln, also Sauerstoff verzehren und Kohlensäure bilden; über die zu Grunde liegenden Oxydations- oder wahrscheinlicher Spaltungs- und Restitutionsprocesse (p. 305) weiss man durchaus Nichts. Vermuthlich ist der Umsatz in der grauen Substanz, d. h. in den Nervenzellen, weit lebhafter als in der lediglich aus Nervenfasern und Neuroglia (p. 402) bestehenden weissen; hierauf deutet der viel grössere Gefässreichthum der ersteren.

b. Die Abhängigkeit vom Blutkreislauf.

Von der Circulation sind die Centralorgane in hohem Grade abhängig, und zwar anscheinend in ähnlicher Abstufung wie ihre Erregbarkeit gegen Reize (vgl. p. 456). Das Bewusstsein schwindet durch Anämie der Hirnrinde, wohl richtiger durch Verminderung des Druckes, sehr leicht (Ohnmacht), z. B. bei Verblutung oder zu schwacher Herzthätigkeit; erhöhter Blutdruck (Congestion) scheint Aufregung, Delirien und endlich Coma (p. 459) zu erzeugen. Diese Verhältnisse können leider an Thieren nicht genügend untersucht werden. Schon weniger abhängig zeigen sich die Organe des Kopfmarks, jedoch werden sie, wie gehörigen Orts bemerkt, durch mangelhaften Gaswechsel und durch Anämie stark erregt, und schliesslich unerregbar; ausserdem ist nachgewiesen, dass blosse Blutdruckerhöhung erregen kann, z. B. den Puls mittels der Vagi verlangsamt. Am Rückenmark ist es schon schwierig, auch nur die dyspnoische resp. anämische Erregbarkeit nachzuweisen (vgl. p. 415). Das Gehirn, das hiernach am meisten eines sehr constanten Blutzuflusses bedarf, besitzt in den Anastomosen des Circulus Willisii eine Sicherung gegen plötzliche Circulationsstörungen.

Die Beobachtung der Circulation im Gehirn kann an der Rinde durch Bloslegung mittels Trepanation, allgemeiner durch Messung des venösen Ausflusses oder durch Beobachtung des Drucks im peripherischen Ende einer durchschnittenen Carotis erfolgen. Nach Unterbindung der vier Hirngefässe sinkt dieser Druck, steigt aber dann wieder beim Hunde, woraus auf anderweitige Blutzuflüsse geschlossen wird (Cohn). Der Halssympathicus enthält verengende Fasern für die

Hirnarterien, wie sich aus der Steigerung des Drucks im peripherischen Carotisende bei der Reizung ergiebt, während der allgemeine Blutdruck unverändert bleibt; die Wirkung tritt nicht ein bei Reizung des Sympathicus der andern Seite, sie ist also halbseitig, und der Circulus Willisii nicht ausreichend um die Wirkung auch auf die andere Carotis zu übertragen (Hürthle). Von andrer Seite (Roy & Sherrington) werden die vasomotorischen Einflüsse auf die Hirnarterien in Abrede gestellt, weil das Hirnvolum, durch einen in die Schädelhöhle eingeführten Oncographen (p. 78) gemessen, bei der Erstickung nicht ab- sondern zunimmt; die Hirngefässe nehmen also am allgemeinen Gefässkrampf nicht Theil, sondern werden durch denselben collateral stärker mit Blut versorgt; Anämie des Gehirns kann daher durch die Reizung des Gefässcentrums sich selber corrigiren; auch Stoffwechselproducte, namentlich Säuren, sollen auf die Hirngefässe direct nur erweiternd wirken.

Da die Rindengefässe länger, dünner und widerstandsreicher sind als die Gefässe der basalen Organe, so soll bei Tonusnachlass in den letzteren die Rinde anämisch werden, und dieser Zustand dem Schlafe, der Ohnmacht u. dgl. zu Grunde liegen (Heger mit de Boeck & Verhoogen); die dyspnoische Gefässerweiterung (s. oben) tritt, wie sich durch Beobachtung der Netzhautgefässe und durch thermoelectrische Vergleichung von Basis und Rinde nachweisen lässt, in beiden Gefässgebieten ein (dieselben).

Von besonderen Einrichtungen des Hirnkreislaufs ist ausser dem Circulus Willisii noch zu erwähnen, dass bei Drehungen des Kopfes die eine Vertebralarterie gedrückt und gedehnt, die andere aber um ebensoviel entspannt werden soll, wodurch sich die Wirkung auf die Basilararterien ausgleichen würde (L. Gerlach). In ihrem Verlauf durch die Knochenkanäle sind ferner die Hirnarterien von Venenplexus umgeben, so dass ihre Pulsationen zugleich den Venenblutlauf fördern müssen (Rüdinger).

Die Blutdruckveränderungen im Gehirn, welche plötzliche Veränderung der Körperstellung (Aufrichten aus horizontaler Lage) hervorbringen könnte, sollen dadurch verhindert sein, dass die Schilddrüse ein collaterales Blutreservoir darstelle (Liebermeister); geschehe die Stellungsänderung zu plötzlich, so trete vorübergehende Ohnmacht ein. Hierfür spricht u. A., dass der Halsumfang beim Liegen grösser ist als beim Stehen (Meuli). Auch noch in anderer Weise soll die Schilddrüse den Blutdruck reguliren, indem sie, bei starkem arteriellen Blutdruck anschwellend, ihrerseits die Carotiden comprimire (Guyon); bei starken Muskelanstrengungen ist nämlich die Carotis zuweilen pulslos (Maignien).

Bei Kaltblütern sind die Functionen des Cerebrospinalorgans vom Kreislauf viel weniger abhängig. Aber auch hier sind in neuerer Zeit Lähmungszustände nach Aufhören der Blutzufuhr beobachtet (Ringer & Murrel, v. Anrep, Luchsinger u. A.); zuerst fallen die Grosshirnfunctionen aus (Martius). In sauerstofffreier Atmosphäre werden Frösche völlig bewegungslos (Aubert).

c. Die Hirnbewegungen und der Hirndruck.

Die Druckverhältnisse des Gehirns sind durch seine Einschliessung in die unnachgiebige Schädelkapsel complicirt und vor der Hand nicht

übersehbar. Anscheinend muss z. B. jede Erweiterung der Hirngefässe zu einer Compression der Capillaren, also zu vermehrtem Widerstand und verlangsamter Strömung führen (Geigel). Die circulatorischen und respiratorischen Schwankungen des Gefässvolums bewirken am blosgelegten und (wegen der Fontanellen) am kindlichen Gehirn die Hirnbewegungen, deren Curve (durch Fühlhebel oder plethysmographisch gewonnen, indem der Schädel selbst als Plethysmograph benutzt wird, Mosso u. A.) mit der des Arteriendrucks grosse Aehnlichkeit hat; sie scheinen bei geschlossenem verknöchertem Schädel unmöglich zu sein, wenn nicht etwa der Liquor cerebrospinalis einen Abfluss gefunden hat. Die respiratorischen Hirnbewegungen sind vorzugsweise venösen Ursprungs (Fredericq). Die Mechanik des Schädelinneren, die etwaige mechanische Bedeutung des Liquor, der Plexus chorioidei u. s. w. sind zur Zeit noch nicht übersehbar. Bei geschlossenem Arachnoidalsack hat der Liquor mässigen positiven Druck, dessen Oscillationen, ganz wie die zum Theil von ihnen abhängigen Hirnbewegungen, den arteriellen und namentlich den venösen Druckschwankungen (besonders denjenigen in den Venenplexus des Spinalcanals) parallel gehen (Knoll). Entleerter Liquor ersetzt sich schnell wieder (Naunyn & Falkenheim).

Künstliche Erhöhung des Drucks im Schädelraum (Leyden; Naunyn & Schreiber u. A.) bewirkt Schmerz, und dann alle Erscheinungen der Reizung und nachfolgenden Lähmung der Centralorgane, welche bei Arterienverschluss beobachtet werden, also Bewusstlosigkeit, Krämpfe, Pulsverlangsamung etc. Wahrscheinlich verschliesst der erhöhte Druck die feineren Hirngefässe. Der Schmerz rührt vermuthlich von Zerrung empfindlicher Gebilde (Dura mater) her, und ist von reflectorischer Blutdrucksteigerung begleitet. Der künstlich vermehrte Liquor findet rasch Abfluss (Naunyn & Falkenheim), wahrscheinlich durch Lymphgefässe.

IV. Das sympathische Nervensystem.

Die Functionen des sympathischen Nervensystems, welches aus dem Grenzstrang mit seinen Ganglien, und den vom Grenzstrang zu den Eingeweiden und Gefässen gehenden Nerven und Plexus mit ihren gangliösen Knoten besteht, sind erst zum geringsten Theile bekannt. Wenn bei einem Frosche Gehirn und Rückenmark zerstört sind, so gehen die Functionen des Kreislaufs, der Absonderung und Verdauung noch eine Zeit lang von Statten, namentlich wenn das Kopfmark und somit die Athembewegung erhalten geblieben ist (Bidder & Volkmann). Allein diese Selbstständigkeit ist nicht, wie man glaubte, den Ganglien-

zellen der Plexus, sondern den in den Eingeweiden selbst liegenden oder doch zu vermuthenden Nervenzellen zuzuschreiben, welche nicht grade zum sympathischen Nervensystem zu rechnen sind (vgl. über Parenchymganglien des Herzens p. 92, über Gefässganglien p. 102, über Darmwandganglien p. 193). In jenem Versuche am Frosche wäre also zu fragen, ob das Functioniren der Eingeweide vollkommner wäre wenn nur das Cerebrospinalorgan zerstört ist, als es sein würde, wenn die Eingeweide gänzlich nervös isolirt wären, d. h. ob den Ganglien des Grenzstrangs und der Plexus centrale Functionen (Automatie, Reflex, Coordination) zugeschrieben werden dürfen.

Für die meisten sympathischen Nerven ist das Centralorgan im Rückenmark nachgewiesen, so für die Gefässnerven, die pupillenerweiternden Nerven etc. Sie unterscheiden sich also von den cerebrospinalen wesentlich nur anatomisch durch den geflechtartigen Verlauf und den Reichthum an marklosen Nervenfasern, durch welchen die sympathischen Nerven grau aussehen. Ob dies mit dem Umstande zusammenhängt, dass die vom Sympathicus versorgten Organe der Willkür und, abgesehen von starken abnormen Reizungen, auch der Empfindung entzogen sind, ist nicht klar. Die centrifugalen Fasern des Sympathicus sind soweit bekannt motorisch, secretorisch und regulatorisch (beschleunigend oder excitirend, und hemmend), die centripetalen wohl hauptsächlich Reflexe erregend oder regulatorisch für cerebrospinale Centra.

Hinsichtlich der Nervenfasern im Sympathicus, resp. den Eingeweidenerven, ist neuerdings behauptet worden (Gaskell), dass die marklosen Fasern hauptsächlich bewegend und secretorisch („catabolisch"), die markhaltigen dagegen restituirend und hemmend („anabolisch") wirken; letztere sollen von einer besonderen centralen Formation entspringen, zu welcher der Vagus- und Glossopharyngeuskern, die Clarke'schen Säulen und der Stilling'sche Sacralkern gehören.

Was nun die Frage nach centralen Functionen der sympathischen Ganglien betrifft, so sind zwar viele derartige angegeben, aber keine allgemein anerkannt. Das Ganglion submaxillare soll einen secretorischen Reflex vermitteln (vgl. p. 146), ebenso die Ganglien des Grenzstranges vasomotorische Reflexe (p. 102) und das Ganglion mesentericum etc. Reflexe für die Blase (p. 167); diese Angaben beruhen auf dem Bestehen dieser Reflexe nach Ausschluss aller sonstigen Centra. Dagegen entbehren der Beweiskraft die auf blosse Exstirpation von Ganglien gegründeten Angaben, weil diese Exstirpation stets auch Nervenleitungen unterbricht und dadurch den Functionsausfall bewirken könnte; hierher gehört die Angabe, dass Exstirpation des Ganglion

coeliacum Verdauungsstörungen (Lamansky) oder Diabetes und Acetonurie (Lustig, opp. Peiper) bewirke.

Wegen Mangels einer nachweisbaren physiologischen Function haben Manche den Ganglienzellen des Sympathicus nur morphologische (S. Mayer) oder wie denjenigen der Spinalganglien (p. 380) neurotrophische Bedeutung zugeschrieben. Im Uebrigen haben die sympathischen Ganglien mit den Spinalganglien kaum Analogie; die ersteren haben bipolare Zellen, beim Frosche meist mit einer graden und einer spiralig gewundenen Faser (Beale), oder mit mehreren solchen Faserpaaren; im Allgemeinen sind sie multipolar. Von den Ganglien der Hirnnerven sind die an den Stämmen vorhandenen, wie das Ganglion Gasseri und G. jugulare vagi Spinalganglien (vgl. auch p. 403), die übrigen, wie das Gangl. ciliare, oticum, sphenopalatinum, submaxillare sympathische. Beim erwachsenen Menschen sollen die sympathischen Ganglien theilweise degenerirt sein (White).

Der Durchgang der sympathischen Fasern durch die Ganglien scheint für alle durch Zellen unterbrochen zu sein, wie sich durch die Wirkung des Nicotins zeigen lässt; dasselbe macht die Reizung des Halssympathicus für die Pupille unwirksam (Hirschmann), jedoch nicht wenn der Reiz oberhalb des Ganglion cervicale supr. angebracht wird, d. h es lähmt die Zellen des Ganglions, und zwar auch bei localer Application des Giftes auf das letztere (Langley & Dickinson); beim Hunde schwindet zuerst die gefässerweiternde (p. 99), dann die lidbewegende, gefässverengernde, pupillenerweiternde, zuletzt die Speichelwirkung. Aehnliche Beziehungen lassen sich auch an den Ganglien anderer sympathischer Nerven (Splanchnicus etc.) nachweisen (Langley & Dickinson). Auch beim Absterben wird Sympathicusreizung unter dem Gangl. cerv. supr. für die Pupille früher unwirksam, als Reizung über demselben (Langendorff).

Es bleibt nur noch übrig die Functionen der sympathischen Nerven und Plexus, soweit sie ermittelt sind, kurz zusammenzustellen, wobei auf die betr. Capitel verwiesen wird.

Im Halstheil des Sympathicus sind nachgewiesen: 1. Vasomotorische Fasern für die entsprechende Kopfhälfte: Ursprung im Cerebrospinalorgan. 2. Fasern für den Dilatator pupillae: Ursprung im Cerebrospinalorgan. 3. Fasern für die glatten Müller'schen Orbitalmuskeln und auch anscheinend für den Musc. rectus externus (nach Durchschneidung des Sympathicus am Halse tritt Schielen nach innen ein). 4. Secretorische Fasern für die Speicheldrüsen und die Thränendrüse: Ursprung unbekannt. 5. Beschleunigende Fasern für das Herz (v. Bezold). 6. Das unterste Halsganglion leitet (neben dem obersten Brustganglion [G. stellatum], mit dem es häufig vereinigt ist) beschleunigende Fasern zum Herzen, und zwar durch den dritten Ast des Ganglion (E. & M. Cyon), — der erste und zweite Ast sind die Wurzeln des N. depressor. 7. Zum Cerebrospinalorgan gehende Fasern, welche das Herzhemmungssystem erregen. 8. Zum Cerebrospinalorgan gehende Fasern, welche das Gefässcentrum erregen (pressorische Fasern).

Am Brusttheil sind noch wenig sichere Versuchsergebnisse gewonnen worden. Das oberste Brustganglion (Ganglion stellatum) leitet beschleunigende Fasern zum Herzen, welche durch den Hals-Grenzstrang und durch die die Art. vertebralis begleitende Wurzel zum Ganglion treten. — Der zum Brusttheil gehörige Plexus cardiacus wird von den zum Herzen tretenden und von ihm kommenden Vagus-, Depressor- und Sympathicus-Fasern zusammengesetzt. Vom Brusttheil entspringen ferner die Splanchnici (major und minor), welchen folgende Fasern zugeschrieben werden (Spl. major): 1. Hemmungsfasern für den Darm; 2. Beschleunigungsfasern für den Darm (wegen der Wirkung der Reizung nach dem Tode); 3. vasomotorische Fasern für das grosse Gefässgebiet des Abdomen; 4. secretionshemmende Fasern für die Nieren (wahrscheinlich mit den vorigen identisch); 5. centripetale Fasern, welche reflectorisch das Herz und die Athmung hemmen (erstere beim Frosche im Grenzstrang liegend). Ueber Diabetes nach Splanchnicusdurchschneidung vgl. p. 215.

Für den Bauchtheil existiren am wenigsten zuverlässige Angaben. Reizung des Grenzstranges und der Plexus (coeliacus, mesenterici, renalis, suprarenalis, spermaticus, hypogastrici) bewirken meist Bewegungen oder verstärkte Bewegungen der benachbarten Organe: Darm, Blase, Ureteren, Uterus, Samenblasen, Milz (Plexus lienalis); Durchschneidungen und Exstirpationen bewirken angeblich Circulations- und Ernährungsstörungen (vgl. p. 470).

Zwölftes Capitel.

Die Sinnesorgane.

Die Vorgänge der Aussenwelt, welche nach dem in der Einleitung Gesagten auf die peripherischen Enden der sensiblen Nerven in den Sinnesorganen erregend wirken, gehören grösstentheils nicht zu den allgemeinen Nervenreizen, können also nur durch Vermittelung besonderer Vorrichtungen erregen, welche man als Aufnahmeapparate bezeichnen kann; das Auge enthält solche für Licht, das Ohr für Schall u. s. w. Diese Organe sind aber zugleich als nervöse zu betrachten, da ihre irritative Veränderung den sensiblen Nerven sich direct mittheilt. Die höheren Sinnesorgane enthalten ausser den Sinnesnerven und den specifischen Aufnahmeapparaten noch physicalische

Hilfsvorrichtungen, welche den wahrzunehmenden Vorgang in geeigneter Weise den Aufnahmeapparaten zuleiten, und mit zu betrachten sind.

Die Sinnesorgane werden hier in der Reihenfolge abgehandelt, dass mit den einfachsten begonnen wird.

A. Das Gemeingefühl und die Hautempfindungen.

Geschichtliches. Galen wusste bereits, dass die Empfindungen durch die sensiblen Nerven vermittelt werden, und durch Compression derselben vorübergehend, durch Unterbindung oder Durchschneidung definitiv verloren gehen. Von Endorganen der sensiblen Nerven wurden zuerst die sog. Vater'schen oder Pacinischen Körperchen 1741 von Vater entdeckt, dann 1852 die Tastkörperchen von R. Wagner & Meissner und 1858 die Terminalkörperchen von W. Krause. Die bedeutendste physiologische Arbeit über den Tast- und Temperatursinn ist die 1834 lateinisch und 1846 deutsch erschienene von E. H. Weber, welche das ganze Gebiet nahezu erschöpfte. Sie enthält u. A. den Zirkelversuch und die Lehre von den Empfindungskreisen, sowie das Gesetz der Unterschiedsempfindlichkeit, aus welchem Fechner 1859 das psychophysische Gesetz ableitete.

I. Allgemeines über das Empfindungsvermögen.

Fast alle Organe des Körpers sind empfindlich, d. h. sie können zum Mindesten Schmerzempfindung und Reflexe verursachen, jedoch in sehr ungleichem Grade. Ganz unempfindlich sind nur die Horngebilde, sehr wenig empfindlich die Knochen, Sehnen, Bänder, etwas mehr die Eingeweide und Muskeln, am empfindlichsten die Haut und die der Haut nahen Schleimhäute, wie Conjunctiva, Nasenschleimhaut, äusserer Gehörgang, Lippen- und Mundhöhlenschleimhaut, Kehlkopfschleimhaut, After, Harnröhre (besonders die Pars membranacea), Vulva und Vagina. Das Gehirn und Rückenmark sind mit Ausnahme der sensiblen Nervenursprünge völlig unempfindlich, ebenso ihre Häute, mit Ausnahme der Dura.

Alle empfindlichen Theile bewirken bei heftigen Eingriffen und gewissen pathologischen Veränderungen das unangenehme Gefühl des Schmerzes. Sehr zweifelhaft ist es, ob es verschiedene elementare Arten von Schmerz giebt, ob nicht der brennende, stechende, reissende, drückende Schmerz nur verschiedene räumliche und zeitliche Vertheilungsarten der gleichen Empfindung darstellen. Dass bei Tabischen zuweilen rhythmisch wiederholte leichte Hautreize allmählich Schmerz machen, deutet darauf, dass möglicherweise der Schmerz überhaupt in vielen Fällen auf Summation von Reizen beruht (Naunyn).

Im normalen Zustande sind die Empfindungen der meisten inneren Organe kaum merklich und in ihrem Character undeutlich. Trotzdem haben sie vermuthlich eine gewisse Bedeutung; so z. B. haben die Zähne

ein deutliches Tastvermögen, welches beim Kauen unzweifelhaft eine leitende Rolle spielt; an den Knochen, Gelenken, Sehnen und den Muskeln selbst empfinden wir undeutlich den Grad der Anstrengung, Ermüdung, Dehnung, Verbiegung, und lassen uns dadurch bei der Muskelthätigkeit leiten (s. unten sub V.). An verschiedenen, zum Theil nicht genügend angebbaren Eingeweiden haftet die Empfindung der Sättigung, des Hungers, des Stuhl- und Harndranges. Alle diese undeutlich empfindenden Organe lösen aber mit ihren sensiblen Nerven zahlreiche wichtige, grösstentheils schon besprochene Reflexe aus.

In der Haut und den erwähnten Schleimhäuten sind die Empfindungen weit deutlicher und lebhafter, und befähigen zu klaren sinnlichen Wahrnehmungen. Die ganze äussere Körperumhüllung wird hierdurch zu einem wichtigen Sinnesorgan, ist aber zugleich durch ihre lebhafte Schmerzempfindlichkeit ein wachsamer Hüter gegen alle den Körper bedrohenden Eingriffe. Das mit den Empfindungen verbundene Lust- und Unlustgefühl ist hier besonders lebhaft, und nimmt sehr mannigfache, und an gewissen Stellen specifische Gestalten an, wie die Empfindung des Juckens, des Kitzels, der geschlechtlichen Wollust.

Eine speciellere Betrachtung erfordern nur die eben angeführten sinnlichen Wahrnehmungen der Haut und der angrenzenden Schleimhäute, und ferner die aus sehr zahlreichen Elementen sich zusammensetzenden Wahrnehmungen der activen und passiven Bewegungen.

II. Der Tastsinn.

Durch den Tastsinn der Haut und einiger Schleimhäute, besonders der Lippen und der Zunge, sind wir befähigt, den Ort, die Gestalt und mannigfache andere Eigenschaften der berührenden oder berührten Gegenstände zu erkennen. Dies Erkennen lässt sich zurückführen: 1. auf die Wahrnehmung der Orte, welche berührt werden (Ortsinn, Raumsinn), 2. auf die Wahrnehmung der Intensität oder des Druckes, mit welchem jeder Hautpunct berührt wird (Drucksinn), 3. auf die Wahrnehmung der Gestalt, welche das berührende Glied grade hat, und der Veränderungen, welche dieselbe durch den Druck erleidet. Wird z. B. ein kantiger Gegenstand mit der Hand betastet, so üben die Kanten und Ecken auf gewisse Linien und Puncte der Haut einen stärkeren Druck aus als die gleichmässiger drückenden Flächen; Höhlungen bewirken Lücken in dem Druckbilde, welche durch stärkeres Andrücken und Hineinschmiegen weicher Theile verschwinden u. s. w. Flüssigkeiten werden an ihrem überall gleichen Drucke und an ihrer Nachgiebigkeit gegen Bewegungen der Hand erkannt, Queck-

silber an dem fühlbaren Auftriebe, rauhe oder stachlige Flächen verursachen Ungleichmässigkeiten und ausgezeichnete Puncte des Drucks u. s. w. Die Wahrnehmung wird vervollständigt, wenn die Berührungsweise successiv verändert, und so eine Reihe von Tastbilden erzeugt wird. Für die Deutung des Tastbildes ist aber die Kenntniss der Hand- und Fingerhaltung selbst unentbehrlich, und über diese belehren die schon erwähnten Empfindungen der Muskeln, Sehnen, Bänder u. s. w. Wie wichtig dies letztere Moment ist, zeigt der Versuch des Aristoteles. Schlägt man den Mittelfinger so über den Zeigefinger, dass man einen kleinen runden Gegenstand (Erbse, Federhalter) zwischen die Kleinfingerseite des ersteren und die Daumenseite des letzteren bringen und hin- und herrollen kann, so fühlt man stets zwei runde Körper, weil eine Berührung dieser beiden Flächen durch Einen runden Körper ohne unnatürliche Fingerstellung nicht vorkommen kann, und diese Fingerstellung unmittelbar nicht genügend empfunden wird.

Zu feineren Tastwahrnehmungen werden fast nur die Hände und Finger benutzt, deren Tastsinn am feinsten ist; nächstdem kommen hauptsächlich in Betracht das Tasten der Zunge, Lippen etc. für das Kauen, wohl auch für das Sprechen (auch die Epiglottis hat z. B. feinen Tast- und Temperatursinn, Pieniaczek), und das Tasten der Fusssohle und der Zehen für das Stehen und Gehen.

Zur Beurtheilung und Vergleichung der Feinheit des Tastvermögens ist, entsprechend obiger Zergliederung desselben, das Empfindungsvermögen und das Localisationsvermögen der Hautbezirke festzustellen.

Directere Prüfungen könnten durch Betasten von Reliefschriften (Blindenschriften) von verschiedener Feinheit geschehen. Einfacher ist das Hering'sche Aesthesiometer, bestehend aus 12 Stäben von verschiedener Rauhigkeit, durch Bewicklung mit Draht von verschiedener Stärke; die Erkennung der Bewicklung erfordert bei jedem Stabe einen anderen Grad von Schärfe des Tastsinns. In dieser Hinsicht zeigt sich folgende Reihe der Hautstellen (Rumpf): Fingerspitzen, Vola manus, Zehen, Handrücken, Vorderarm unten, Glutäalgegend, Vorderarm oben, Unterschenkel, Oberarm, Oberschenkel, Scapulargegend.

1. Das absolute Empfindungsvermögen.

Das scheinbar nächstliegende Verfahren, nämlich die Feststellung desjenigen Minimaldrucks für jede Hautstelle, welcher überhaupt noch wahrgenommen wird, scheitert daran, dass die wahrnehmbaren Berührungen so leise sind, dass sie sich nicht mehr sicher durch Gewichte repräsentiren lassen, und der Modus der Berührung sich viel einflussreicher erweist als die Intensität. An der Stirn wird als wahrnehm-

barer Minimaldruck 2 mgrm. angegeben, an anderen Hautstellen mehr (Kammler).

Man hat daher zu electrischen Hautreizen seine Zuflucht genommen und so eine ziemlich gleiche Empfindlichkeit aller Hautstellen gefunden, wenn der sehr verschiedene Leitungswiderstand der Hautbezirke berücksichtigt wird (Leyden). Eliminirt man denselben durch Einschaltung sehr grosser Nebenwiderstände, und eliminirt man ferner die Verschiedenheit des Nervenreichthums möglichst durch Anwendung zahlreicher auf die Hautfläche vertheilter Einströmungspuncte, so bestätigt sich, dass für alle Hautstellen ziemlich dieselbe Stromintensität zur Wahrnehmung erforderlich, die absolute Empfindlichkeit der sensiblen Endapparate also nahezu überall gleich ist (Tschirjew & de Watteville). Durch Bäder wird die Empfindlichkeit erhöht.

2. Die Unterschiedsempfindlichkeit und das sogenannte psychophysische Gesetz.

Ein andres Verfahren (E. H. Weber) prüft die Empfindlichkeit für Druckunterschiede, indem successive verschiedene Gewicht auf die Haut gesetzt werden und ermittelt wird, welcher Gewichtsunterschied bei den Abwechselungen noch erkannt wird. Die Gewichte müssen bei diesen Versuchen stets mit einer gleich grossen und gleich geformten Fläche aufliegen z. B. (Kammler) in Gestalt runder Plättchen. Noch besser ist es, unter einer Wagschale eine Korkpelotte anzubringen, welche auf die Haut drückt, während der Druck mittels der anderen Wagschale vorsichtig verändert wird (Dohrn, Bastelberger).

Hierbei zeigt sich zunächst das Gesetz, dass die wahrnehmbaren Differenzen des Drucks für eine gegebene Hautstelle mit dem absoluten Druck variiren, und zwar demselben proportional sind (E. H. Weber). Das Gesetz, dass die Unterschiedsempfindlichkeit um so geringer wird, je höher die bestehende Einwirkung bereits ist, bewährt sich auch auf manchen anderen Sinnesgebieten (Weber, Fechner), z. B. bei der Beurtheilung der Helligkeit, der Grösse, der Schallintensität, ja sogar auch bei moralischen Eindrücken: ein Gewinn oder Verlust eines bestimmten Betrages macht einen um so geringeren Eindruck, je mehr die Person schon besitzt; der Gewinn muss, um den gleichen Eindruck zu machen, beim n mal Reicheren n mal so gross sein.

Aus dem Weber'schen Gesetze hat man ein andres Gesetz über die Beziehungen zwischen Reizgrösse und Empfindung abgeleitet, welches als das psychophysische Gesetz bezeichnet wird (Fechner). Wenn nämlich das Weber'schen Gesetz so ausgedrückt werden darf (s. unten), dass der Empfindungszuwachs proportional ist dem Reiz-

zuwachs dividirt durch die absolute Reizstärke, so stehen die Empfindungen zu den Reizen offenbar in gleichem Abhängigkeitsverhältniss wie die Logarithmen zu ihren Numeris.

Exact formulirt gestaltet sich die Abtheilung folgendermassen. Ist β die Reizgrösse, γ die zugehörige Empfindungsgrösse, so lautet die eben angeführte Formulirung des Weber'schen Gesetzes.

$$d\gamma = k \cdot \frac{d\beta}{\beta}, \tag{1}$$

worin k eine Constante. Die Integration ergiebt

$$\gamma = k \cdot log.\ nat\ \beta + const.$$

Wählt man die Constante so, dass ein unterer Grenzwerth von β, der sog. Schwellenwerth b eingeführt wird, bei welchem die Empfindung anfängt, also die Null überschreitet, so wird

$$0 = k \cdot log\ nat\ b + const.,$$

also

$$\gamma = k\,(log\,\beta - log\,b) = k \cdot log\,\frac{\beta}{b}, \tag{2}$$

die sogenannte psychophysische Maassformel; für gewöhnliche Logarithmen ist nur die Constante k zu ändern.

Hegen diese Ableitung sind aber erhebliche Bedenken geltend gemacht worden (Hering, Trotter u. A.). Die Gleichung 1 ist nämlich keine richtige Wiedergabe des Weber'schen Gesetzes; das letztere behauptet nur, dass das Verhältniss des eben merklichen Reizzuwachses zur absoluten Reizgrösse eine Constante ist, nicht aber dass dem merklichen Reizzuwachs immer eine gleiche Empfindung entspricht und dass diese Empfindungen sich zur Gesammtempfindung einfach summiren, was in der Gleichung 1 liegt. Sie ist ebenso unrichtig, als wollte man, weil der wahrnehmbare Längenunterschied zweier Linien ihrer Grösse proportional ist, behaupten, dass die eben merklichen Längendifferenzen bei verschiedenen Längen immer gleich gross erscheinen. Die Fechner'sche Ableitung aus dem Weber'schen Gesetz ist also unberechtigt.

Eine andere Reihe von Einwänden (Delboeuf, Plateau, Hering u A.) richtet sich gegen die Gültigkeit des Weber'schen Gesetzes selbst. Aus Modificationen desselben haben Andere wiederum psychophysische Gesetze abgeleitet, auf welche hier nicht eingegangen werden kann.

Für verschiedene Hautstellen ergiebt sich die Unterschiedsempfindlichkeit, d. h. das Verhältniss der wahrnembaren Druckunterschiede zu den absoluten Drücken, nicht gleich gross, wozu die Resultate der electrischen Versuche nicht gut stimmen; an günstigen Stellen, z. B. den Fingerkuppen, ist der wahrnehmbare Zuwachs etwa

$^1/_{30}$ (Weber). Die Reihenfolge der Hautstellen in dieser Hinsicht ist eine etwa andere als beim Ortssinn (s. unten); jedoch weichen die specielleren Angaben (Kammler, Goltz) von einander ab.

Das Verfahren von Goltz (vervollkommnet von Bastelberger) besteht darin, statt alternirender Drücke eine Druckschwankung wirken zu lassen, indem ein mit Wasser gefüllter Kautschukschlauch, in welchem Wellen erzeugt werden, der Haut angelegt wird. Zu beachten ist übrigens, dass bei diesem Verfahren die räumliche Empfindung nicht ganz ausgeschlossen ist, weil mit der positiven Druckschwankung wahrscheinlich auch eine geringe Vergrösserung der Berührungsfläche verbunden ist, da Schlauch und Hautstelle sich gegenseitig etwas abplatten. Das Verfahren ist hergeleitet von der Erfahrung, dass man mit dem Finger an vielen Körperstellen den Arterienpuls fühlt, ohne dass die berührte Hautstelle, auf welche doch die gleiche Druckschwankung wirkt, dieselbe wahrnimmt. Schon Vergleichungen dieser Art können zur Aufstellung einer Scala benutzt werden.

3. Das Localisationsvermögen und die Empfindungskreise.

Zur Prüfung des Localisationsvermögens oder Raumsinns kann man bei verschlossenen Augen den Ort einer Berührung oder die scheinbare Distanz mehrerer Berührungen, endlich die Gestalt auf die Haut unter Druck geschriebener Züge angeben lassen. Viel exacter aber ist es, diejenige Entfernung aufzusuchen, welche zwei punctförmige Berührungen haben müssen, um als zwei empfunden zu werden, wozu am besten die Spitzen eines mit Theilung versehenen Stangenzirkels dienen (E. H. Weber). Hierbei zeigt sich das Verhalten der verschiedenen Hautstellen sehr verschieden. Die Grenzdistanzen sind, in Pariser Linien (Weber):

Zungenspitze 0,5	Backen 5	Scheitel 15
Fingerkuppen, Volars. 1	Augenlid 5	Kniescheibe 16
Lippen, rother Theil . 2	Harter Gaumen, Mitte . 6	Kreuzbein 18
2. Phalanx, Volarseite 2	Jochbein, Haut vorn . 7	Glutäengegend . . . 18
3. Phalanx, Dorsalseite 3	Metatars hallucis, Plant. 7	Unterarm 18
Nasenspitze 3	1. Phalanx der Finger,	Unterschenkel . . . 18
Capit. metacarpi, Volarseite 3	Dorsalseite 7	Fussrücken, vorn . . 18
	Cap. metatarsi, Dorsals. 8	Brustbein 20
Rücken- und Seitenwand der Zunge . . 4	Lippen, Innenseite . . 9	Nacken, am Hinterhaupt 24
Lippenhaut 4	Jochbein, Haut hinten 10	Rücken, oben . . . 24
Metacarpus d. Daumens 4	Stirn, unten 10	Rücken, unten . . . 24
Zehenkuppen, Plantars. 5	Ferse, hinten 10	Nacken, Mitte . . . 30
2. Phalanx der Finger,	Hinterhaupt, unten . . 12	Rücken, Mitte . . . 30
Dorsalseite 5	Handrücken 14	Oberarm u. Oberschenkel, Mitte 30
	Hals unter dem Kinn . 15	

An den Extremitäten sind die Abstände in der Längsrichtung grösser als quer. Durch Uebung werden sie kleiner (Volkmann) und sind besonders klein bei Blinden (Goltz); sie sind ferner kleiner, wenn die Spitzen nach einander aufgesetzt werden; wenn man von grossem Abstande ausgeht, und den Abstand aufsucht, bei welchem die vorher gesonderten Empfindungen verschmelzen, sind sie kleiner, als wenn man umgekehrt von kleinem Abstande ausgehend die Entfernung aufsucht, bei welcher zuerst zwei gesonderte Eindrücke auftreten. Zwei eben noch gesondert empfundene Eindrücke vereinigen sich zu Einem, wenn man die Haut zwischen beiden erregten Puncten durch Kitzeln oder Inductionsströme mit erregt (Suslowa). Ueber den Einfluss gleichzeitiger Temperaturdifferenzen s. unten sub III., über locale Einflüsse sub IV.

Zur Erklärung der angeführten Erfahrungen muss man folgende Annahmen machen (Lotze, E. H. Weber, Meissner, Czermak): Das Bewusstsein hat fortwährend eine Vorstellung von dem Erregungszustande sämmtlicher Hautpuncte in ihrer gegebenen räumlichen Anordnung, es fühlt ein Tastfeld. Jede Erregung eines sensiblen Endorgans wird an eine bestimmte Stelle des Tastfeldes, der Körperoberfläche, verlegt. Diese Stelle ist aber nicht der erregte Punct, sondern eine kreisförmige oder (an den Extremitäten) elliptische Fläche, deren Mittelpunct der erregte Punct ist, der sog. Empfindungskreis. Zwei sich berührende oder theilweise deckende Empfindungskreise können ferner in der Vorstellung nicht räumlich gesondert werden; die Sonderung geschieht erst, wenn zwischen beiden ein unerregtes sensibles Element vorhanden ist, und die scheinbare Entfernung der beiden Erregungen ist um so grösser, je mehr unerregte Elemente zwischen beiden Empfindungskreisen übrig bleiben. Hieraus ergiebt sich, dass zwei benachbarte Eindrücke auf der Haut erst dann gesondert wahrgenommen werden können, wenn ihr Abstand grösser ist, als zwei halbe, also ein ganzer Durchmesser eines Empfindungskreises; die angegebenen Zahlen sind also die Durchmesser der Empfindungskreise an den betreffenden Hautstellen. Ferner erklärt sich, warum zwei distincte Eindrücke sich vermischen müssen bei Erregung der zwischenliegenden empfindenden Elemente.

Es ist nun noch zu erklären, wie es kommt, dass die Empfindungskreise an verschiedenen Körperstellen verschiedene Grösse haben. Offenbar ist ein Empfindungskreis nicht eine feste anatomische Grösse, etwa der Verbreitungsbezirk einer Nervenfaser; denn einmal ist er ver-

änderlich durch Aufmerksamkeit, Uebung und andere Einflüsse, zweitens müsste ein Zirkelabstand, der geringer ist als der Durchmesser eines Empfindungskreises, bald mit beiden Füssen in Einen, bald in zwei zusammenstossende Empfindungskreise fallen können; vielmehr ist ein Empfindungskreis um jeden einzelnen Hautpunct anzunehmen. Diese Ausstrahlung oder Irradiation der Erregung in die Nachbarschaft kann aber wiederum nicht einfach mechanisch erfolgen, denn sonst müsste der Empfindungskreis überall ziemlich gleiche Grösse haben, und vollends wären die elliptischen Irradiationsbezirke an den Extremitäten unerklärlich. Vielmehr muss die Dichte der Nervenversorgung eine Rolle spielen, denn im Allgemeinen sind die Empfindungskreise um so kleiner, je mehr Nervenenden auf die Flächeneinheit fallen, und diese Vertheilung ist in der That an den Extremitäten in Längs- und Querrichtung ungleich. Der Durchmesser des Empfindungskreises soll etwa 12 Tastkörperchen umfassen (Krause). So ist also eine centrale Irradiation der Erregung der Art anzunehmen, dass bei Reizung einer Hautnervenfaser eine Anzahl benachbarter mit erregt erscheinen. Wahrscheinlich liegt der Schlüssel zu dieser Erscheinung in den p. 417 f. erörterten Eigenschaften des centralen Röhrengraus. Da die benachbarten Fasern schwächer erregt erscheinen müssen, werden die Empfindungskreise um so kleiner, je schärfer das Sensorium feine Intensitätsunterschiede aufzufassen vermag.

Für das Tasten ist auch die Persistenzzeit einer Berührungsempfindung nicht gleichgültig; von einer gewissen Frequenz ab vermischen sich die Berührungen zu einer continuirlichen Empfindung. Am Schenkel geschieht dies schon bei 52 Reizen p. sec., am Arm erst bei 58—60, an den Fingerkuppen noch nicht einmal bei 70 (Bloch; vgl. auch p. 464 f.).

III. Der Temperatursinn.

Die Temperatur der die Haut berührenden Körper, Luft, Flüssigkeiten, feste Gegenstände, wird durch das von ihnen verursachte Wärme- und Kältegefühl annähernd empfunden, und dadurch auch zuweilen beim Tasten das Material der Körper beurtheilt, indem z. B. Metalle wegen ihres besseren Wärmeleitungsvermögens sich kälter anfühlen als Holz von gleicher Temperatur.

Die letztere Erfahrung zeigt schon, dass der Temperatursinn nicht die absolute Temperatur anzeigt, etwa wie das Thermometer; ferner kommt uns das gleiche Wasser warm vor, wenn die eintauchende Hand soeben in kälterem war, und kalt wenn in wärmerem. Viele Erfahrungen zeigen, dass im Allgemeinen Körper, welche wärmer sind

als die Haut, sich warm anfühlen, Körper, welche kälter sind als die Haut, kalt, so dass man das Wärmegefühl vom Wärmerwerden, das Kältegefühl vom Kälterwerden der Haut ableiten muss (E. H. Weber, Hering). Jedoch ist die Formulirung, dass Wärmeabgabe der Haut Kälteempfindung macht, nicht richtig, denn die Haut giebt z. B. an die Luft fast immer Wärme ab, ohne immer Kältegefühl zu haben. Die richtigste Formulirung scheint folgende zu sein (Hering): Der nervöse Apparat der Haut nimmt je nach den Umständen eine bestimmte Temperatur an, z. B. an der Luft eine zwischen Luft- und Innentemperatur liegende (p. 242). Wird diese Temperatur erhöht, so entsteht Wärmegefühl, wird sie erniedrigt, Kältegefühl, und keine Temperaturempfindung, wenn sie unverändert bleibt. Je schneller die Veränderungen dieses „Nullpuncts" sind und je grössere Flächen sie betreffen, um so stärker werden die Temperaturempfindungen.

Gegenstände, welche kälter als ungefähr 10 oder wärmer als ungefähr 47° C. sind, machen, nach kurzer Zeit oder sogleich, keine Temperaturempfindung mehr, sondern Schmerz, welcher schnell zunimmt. Ob die angegebenen Grenzen mit der obigen „Nullpuncts"-Temperatur des Nervenapparats sich ändern, bedarf noch der Untersuchung. Der Schmerz tritt um so schneller ein, je mehr die Temperatur von der Körpertemperatur abweicht und je grösser die ihr ausgesetzte Fläche (E. H. Weber).

Nach neuerer Angabe (Donath) variiren die Schmerzgrenzen local und individuell sehr bedeutend; z. B. variirte bei einer Person je nach den Hautstellen die untere zwischen — 11,4 und + 2,8°, die obere zwischen 36,3 und 52,6°. Die Finger sind am wenigsten schmerzempfindlich bei Wärme und Kälte. Die individuellen Verschiedenheiten können 30 Grade betragen.

In der Nähe der Hauttemperatur selbst ist der Temperatursinn am feinsten, und gestattet am schärfsten die Temperatur verschiedener Körper zu unterscheiden. Durch successives Aufsetzen dünner mit temperirtem Wasser gefüllter Blechcylinder ergab sich die Unterscheidung am feinsten zwischen 27 und 33°, demnächst zwischen 33—39° und zwischen 14—27° (Nothnagel). Die Körpergegenden gruppiren sich in Bezug auf die Empfindlichkeit gegen Temperaturdifferenzen, mit Hinweglassung der sehr regellosen Extremitäten, folgendermassen (E. H. Weber): Zungenspitze, Augenlider, Wangen, Lippen, Hals, Rumpf. Die der Mittellinie näheren Theile empfinden weniger fein. An den Extremitäten nimmt die Temperaturempfindlichkeit nach der Insertion hin zu. Die Kälteempfindlichkeit ist an sich grösser als die Wärmeempfindlichkeit (Goldscheider).

Die Temperaturempfindung hat an sich ziemlich feinen Ortssinn (Goldscheider); andererseits hat sie auf die Druckempfindung und deren Localisation Einfluss. Ein kälteres Gewicht erscheint schwerer als ein gleich schweres warmes (Weber). Ferner wird beim Weber'schen Zirkelversuch die Unterscheidung erleichtert, die Empfindungskreise verkleinert, wenn beide Spitzen ungleiche Temperatur haben (Czermak, bestritten von Klug); fallen die Spitzen so nahe zusammen, dass sie nicht unterschieden werden, so erscheint die Berührung abwechselnd warm und kalt, oder es wird nur die kalte Spitze empfunden (Czermak). Bei gleicher Temperatur beider Spitzen wird ihre Unterscheidung um so leichter, je mehr diese Temperatur von der der Haut verschieden ist (Klug).

Das Frost- und Hitzegefühl sind anscheinend nicht Empfindungen erhöhter oder erniedrigter Allgemeintemperatur, sondern nur ausgedehntere Hautempfindungen. So tritt z. B. der Fieberfrost bei abnorm erhöhter Innentemperatur auf.

Die Wärmeempfindung durch locale Einwirkung von Kohlensäure und die Kälteempfindung durch Menthol („Migränestift") wird directer Reizung und Hyperästhesie der wärmeempfindenden resp. kälteempfindenden Nervenapparate (vgl. sub IV.) zugeschrieben (Goldscheider).

IV. Die Organe und die Abhängigkeiten der Hautempfindungen.

Tast- und Temperaturempfindungen sind so verschiedenartig, dass man verschiedene Organe für dieselben annehmen muss. Auffallend bleibt, dass beide Organe bei gewisser Erregungsstärke Schmerz geben, doch könnte letzterer vielleicht doch nur von dem einen herrühren. Nach dem Princip der specifischen Energie müssen ausserdem für die Wärme- und Kälteempfindung verschiedene Nervenfasern angenommen werden.

In ein neues Stadium ist diese Frage getreten durch die Beobachtung (Blix, Goldscheider), dass es überall auf der Haut gesonderte Puncte für Druck-, Kälte- und Wärmeempfindung giebt. Die „Druckpuncte" stehen dichter als die „Temperaturpuncte", und von diesen die „Kältepuncte" dichter als die „Wärmepuncte"; beide letztere nehmen an den Extremitäten nach oben zu, die Druckpuncte umgekehrt. Die Puncte reagiren auf jede Art von Reiz mit ihrer specifischen Empfindung.

Die Theorie, dass Wärme- und Kälteempfindung die Dissimilations- und Assimilationsempfindung derselben Nerven sei (Hering, vgl. p. 391) würde durch vorstehende Thatsachen widerlegt sein.

Die „Temperatur-" und „Druckpuncte" sind durch keine besonderen

Nervenendorgane ausgezeichnet, sondern nur durch büschelförmige Ausstrahlung von Nervenbündeln, deren Anordnung bei beiden etwas verschieden ist. Die „Puncte" sind in gekrümmten Ketten angeordnet, welche von gewissen Centren büschelförmig ausstrahlen (Goldscheider). Das Verständniss der Hautempfindungen scheint durch diese Beobachtungen in weite Ferne gerückt.

Die Endorgane der sensiblen Nerven sind erst an wenigen Stellen bekannt, und ihr feinster Bau noch vielfach streitig. Man kennt bisher folgende Formen: 1. Vater'sche (Pacini'sche) Körperchen, ziemlich gross (0,5—4,0 mm.) im subcutanen Zellgewebe, namentlich der Hohlhand und Fusssohle liegend, ausserdem an den Geschlechtsorganen, vielen Muskeln und Gelenken, und in den sympathischen Plexus der Bauchhöhle (z. B. im Mesenterium der Katze). Sie sind eiförmig und bestehen aus vielfachen concentrischen Bindegewebsschichten, die einen cylindrischen, aus Protoplasma bestehenden Körper (Innenkolben) umschliessen; in letzterem verläuft die eintretende Nervenfaser als nackter Axencylinder und endigt einfach oder in mehrere kurze Endzweige gespalten, mit kleinen knopfartigen Anschwellungen. 2. Nervenendkolben (W. Krause), ebenfalls ovale oder mehr kuglige Bläschen von nur 0,03—0,06 mm., bestehend aus einer bindegewebigen Hülle mit Kernen und einem weichen homogenen Inhalt, in den die Nervenfaser eintritt, um zugespitzt zu endigen; sie finden sich in vielen Organen, namentlich in Schleimhäuten, und liegen hier in der bindegewebigen Mucosa. Vermuthlich sind die Organe ad 1. und 2. Modificationen einer einzigen Grundform, welche in ihrer einfachsten Gestalt, d. h. ohne Hüllenformation, dargestellt zu werden scheint durch die folgenden: 3. Nervenendknöpfchen, die Endigungen der sensiblen Nerven der Cornea; die letzteren verzweigen sich zu feinen Fasern, welche in der subepithelialien Schicht ein gitterförmiges Netzwerk bilden, von diesem treten feine, zuweilen verzweigte Fasern in das Epithel aus und endigen auf der freien Oberfläche, in der Thränenflüssigkeit flottirend (Cohnheim), nach andern innerhalb des Epithels (Hoyer), mit einem kleinen Knöpfchen. 4. Tastkörperchen (Wagner & Meissner), in einem Theile der Papillen der Cutis (die übrigen Papillen tragen Capillarschlingen), am zahlreichsten in der Hohlhand und Fusssohle; länglich ovale, grob und unregelmässig quergestreifte Kölbchen von 0,05 bis 0,1 mm. Länge, welche fast den ganzen Raum der Papille einnehmen, und in welche eine oder mehrere Nervenfasern, oder Zweige von solchen eintreten; dieselben endigen in eigenthümlichen quergestellten platten Zellen, den Tastzellen (Merkel), welche das Lumen ausfüllen. Diese Zellen kommen auch vereinzelt, oder zu mehreren vereinigt, als Nervenendapparate vor, z. B. am Entenschnabel, die sog. Grandry'schen Körperchen. Ausser den hier genannten Grundformen kommen noch zahlreiche Modificationen und Uebergangsformen an einzelnen Fundorten vor, z. B. an den Geschlechtstheilen, an den Tasthaaren, an der Schnauze des Maulwurfs etc.

Durch electrische oder mechanische Reizung der Nervenstämme selbst kommen meist nur Schmerzempfindungen zu Stande, welche in die natürlichen Endigungen verlegt werden; zuweilen hat die Empfindung einen juckenden oder prickelnden Character, zuweilen auch den einer Temperaturempfindung (Goldscheider), wahrscheinlich weil die Fasern von der entsprechenden Energie im Stamme überwiegen oder

mehr angesprochen werden. Bei Hautdefecten haben die unterliegenden Theile zwar Schmerz-, aber kein Temperaturempfindungsvermögen (E. H. Weber). Thermische Einflüsse können nur dann Temperaturempfindungen machen, wenn sie auf die natürlichen Endorgane in der Haut wirken. So z. B. macht Eintauchen des Ellbogens in Eiswasser in den Ulnarfingern nur Schmerzempfindung, wie jede andere Reizung des Ulnarisstammes, während an der Ellbogenhaut selbst Kälteempfindung auftritt (E. H. Weber). Bei Compression eines Nervenstammes, z. B. beim sog. „Einschlafen" eines Gliedes (p. 337), schwindet das Kälteempfindungsvermögen und das Tastvermögen vor dem Wärmeempfindungsvermögen (Herzen), woraus sich aber vor der Hand kein bestimmter Schluss ziehen lässt. Beim Nachlassen des Druckes treten die oben erwähnten Folgen der mechanischen Reizung in den Vordergrund.

Der Ernährungs-, Circulations- und Temperaturzustand der Haut sind für deren Wahrnehmungsvermögen von grosser Bedeutung. Hyperämie der Haut und warme Bäder vermindern den Tast- und Temperatursinn, Anämie vermindert den Tastsinn, erhöht den Temperatursinn, kalte Bäder erhöhen den Tastsinn, Alles natürlich nur innerhalb gewisser Grenzen (Alsberg, Stolnikow). Sehr starke Abkühlung (z. B. durch zerstäubten Aether), ferner gewisse Gifte machen die Haut vollkommen unempfindlich. Spannung der Haut (z. B. der Bauchhaut bei Schwangeren) vermindert die Empfindlichkeit (Czermak, Teuffel); doch wird auch Verfeinerung durch Spannung behauptet (Schmey). Vermindernd wirken Narcotica, Morphium jedoch nur bei Allgemeinwirkung, nicht local (Rumpf gegen Eulenburg).

V. Die Bewegungsempfindungen.

1. Das Muskelgefühl. Ein zweckmässiger Gebrauch der Muskeln ist nicht möglich, ohne dass das Bewusstsein beständig von deren Wirkung unterrichtet wird, oder wenigstens centripetale, auf diesen Wirkungen beruhende Erregungen auf die geordneten Reflexe zurückwirken. Man kann sich in der That leicht überzeugen, dass man bei geschlossenen Augen von jeder Lage eines Gliedes ohne Weiteres Kenntniss hat, theils durch die Hautempfindungen, theils aber durch Empfindungen in den Muskeln selbst, wohl auch in den Skelettheilen, Sehnen u. s. w.; an all diesen Gebilden sind sensible Nerven nachgewiesen. Für die Bedeutung der sensiblen Erregungen zeugen die Störungen der Muskelthätigkeit (Ataxie) durch Sensibilitätsstörungen; die Muskeln werden unzureichend oder übermässig angestrengt. Rückenmarkleidende können bei geschlossenen Augen nicht stehen, Gegenstände nicht sicher

halten; Glieder, welche wegen Kälte, oder Druck auf den Nerven (Einschlafen), undeutlich empfinden, werden auch ungeschickt bewegt. Dass nicht allein die Hautempfindungen in Betracht kommen (s. oben), wird dadurch bestätigt, dass enthäutete Frösche noch geordnete Bewegungen ausführen, dagegen nicht mehr nach Durchschneidung der sensiblen Wurzeln (Bernard; vgl. auch p. 456). Ausserdem kommt uns möglicherweise die Intention der Muskelcontractionen unmittelbar zum Bewusstsein, so dass wir dadurch über unsere Bewegungen und die dadurch erreichten Körperstellungen belehrt werden. Ob die intendirte Contraction wirklich ausgeführt ist, scheint nicht unmittelbar empfunden zu werden; streckt man z. B. die Finger mit Ausnahme des Zeigefingers, so glaubt man bei geschlossenen Augen dessen dritte Phalanx flectiren zu können, obgleich dies unmöglich ist (Sternberg).

Messbar ist das Muskelgefühl durch die Schätzung gehobener Gewichte; die Unterschiedsempfindlichkeit (vgl. p. 476 f.) wird zu $^1/_{40}$ angegeben (E. H. Weber).

2. Die Empfindung passiver Bewegungen. Passive Bewegungen des Gesammtkörpers, sowohl gradlinige als drehende, werden deutlich empfunden, auch wenn der Gesichtssinn ausgeschlossen ist; die Empfindung schwindet jedoch bei gleichförmiger Bewegung bald, und beim plötzlichen Aufhören der Bewegung tritt die Täuschung einer entgegengesetzten Bewegung auf, so dass möglicherweise nicht die Geschwindigkeit, sondern nur die Beschleunigung empfunden wird (Mach). Die dabei auftretenden Schwindelempfindungen und reactiven Bewegungen, welche bis zur Zwangsbewegung gehen können, sind schon an anderer Stelle (p. 439) besprochen.

In neuerer Zeit hat man begonnen, die elementaren Empfindungen, welche der Bewegungs- und Stellungsempfindung, der Gewichtsschätzung u. dgl. zu Grunde liegen, experimentell zu sondern (Goldscheider, Loeb u. A.), jedoch kann hierauf nicht näher eingegangen werden.

Zur Erklärung der Bewegungsempfindungen genügen anscheinend die sensiblen Vorrichtungen aller Körpertheile. Bei jeder regelmässigen Bewegung müssen durch Trägheit, Centrifugalkraft etc. gewisse Verlagerungen der beweglicheren Körperelemente gegen die festeren stattfinden, z. B. eine veränderte Vertheilung der Blutmasse; durch Empfindung dieser Veränderungen, ferner des veränderten Drucks des Bodens, der Umgebung etc., Wahrnehmung der zur Erhaltung des Gleichgewichts nöthigen Muskelanstrengungen (s. oben), sind Momente genug zu unbewussten Schlüssen über Art, Richtung etc. der Bewegung gegeben. Dass wesentlich die Beschleunigung empfunden wird und die

folgende Ruhe als negative Beschleunigung erscheint, kann leicht durch das allgemeine Princip der grösseren Empfindlichkeit für Veränderungen im Vergleich mit Zuständen, und den successiven Contrast, welcher zweckmässiger beim Gesichtsorgan behandelt wird, erklärt werden. Die Annahme eines besonderen Sinnesorgans für Bewegungswahrnehmung ist also nicht erforderlich; ein solches glauben Einige in den Bogengängen des Ohrlabyrinthes sehen zu müssen; hierüber s. unter Gehörorgan.

B. Der Geschmackssinn.

I. Das Geschmacksorgan und die Geschmacksnerven.

Das Geschmacksorgan hat seinen Sitz in gewissen Theilen der Mundschleimhaut, vor allem in der Zungenschleimhaut. Die genauere Begrenzung kann erstens durch Auftupfen schmeckbarer Pulver (Flüssigkeiten würden sich zu leicht weiter verbreiten), zweitens durch die anatomische Aufsuchung der Schmeckbecher geschehen, welche als die eigentlichen Geschmacksorgane zu betrachten sind (Lovén, Schwalbe 1867). Die letzteren sind becherförmige offene Körper, mit einem Bündel spindelförmiger Zellen erfüllt, deren innerste Lage mit den eintretenden Nervenfasern verbunden, und am freien Ende borstenförmig zugespitzt sind; sie finden sich hauptsächlich an den Spalträumen der Papillae circumvallatae und foliatae, aber auch spärlicher auf den Papillae fungiformes, am weichen Gaumen und der Epiglottis. Hieraus ist zu schliessen, dass hauptsächlich der hintere Theil der Zunge am Rücken und an den Seiten schmeckfähig ist. aber auch alle anderen Zungentheile, sowie weicher Gaumen und selbst Epiglottis etwas Geschmackssinn besitzen. Dies wird nun durch die zahlreichen Schmeckversuche bestätigt: ausser der Zungenwurzel wurden schmeckfähig befunden die Zungenspitze und die Zungenränder (Schirmer, Klaatsch & Stich, Camerer, E. Neumann), der weiche Gaumen (J. Müller, Drielsma), oder wenigsten ein Theil desselben (Schirmer, Klaatsch & Stich), selbst der harte Gaumen (Dhielsma), der Kehldeckel (Michelson). Am vorderen Zungentheil ist aber das Schmeckvermögen unvollkommen, am besten meist für saure, am schlechtesten für bittere Substanzen (Lussana, v. Vintschgau). Bromsaccharin schmeckt an der Spitze süss, hinten bitter (Howell & Kastle). Auch kommen grosse individuelle Verschiedenheiten vor (Urbantschitsch). Nicht schmeckfähig sind die Lippen, das Zahnfleisch, die Wangenschleimhaut, die untere Zungenfläche.

Der Geschmacksnerv scheint nach dem jetzt vorliegenden sehr

reichhaltigen Untersuchungsmaterial ausschliesslich der Glossopharyngeus zu sein, welcher dem hinteren Zungentheil direct, den anderen schmeckfähigen Gegenden aber durch Vermittelung anderer Nervenbahnen, namentlich des Trigeminus, seine Fasern zuführt. Nach Durchschneidung desselben degeneriren die Schmeckbecher (v. Vintschgau & Hönigschmid).

Bei Facialislähmungen kommen Geschmacksstörungen im vorderen Zungentheil häufig vor, welche von Geschmacksfasern der Chorda tympani abgeleitet werden, zumal seitdem festgestellt ist, dass ein kleiner Theil der Chordafasern mit dem Lingualis in den vorderen Zungentheil gelangt, da nach Durchschneidung der Chorda in den Endzweigen des Lingualis degenerirte Fasern gefunden werden (Prevost, Vulpian). Auch sind Geschmacksstörungen nach operativer Durchschneidung der Chorda (am Trommelfell) beobachtet (O. Wolf), sowie Geschmacksempfindungen bei Reizung der Chorda (Urbantschitsch). Da indess bei intracranieller Degeneration der Faciales keine Geschmacksstörung auftritt (Wachsmuth), so muss die Möglichkeit festgehalten werden, dass die Geschmacksfasern des Facialis und der Chorda tympani aus dem Glossopharyngeus stammen, aus welchem sie durch die Jacobson'sche Anastomose (Plexus tympanicus) und den Petrosus superficialis minor in den Facialis gelangen könnten. Im Sinne dieses Verlaufes könnten auch einige Fälle von Geschmacksstörung durch Paukenhöhlenaffection ohne Störung der Chorda (Carl, Urbantschitsch) gedeutet werden. Die Widersprüche in den Beobachtungen könnten auch auf individuellen Variationen des Verlaufes beruhen.

Noch unwahrscheinlicher als eine ursprüngliche Geschmacksfunction des Facialis, ist eine solche des Trigeminus, wie sie von Einigen theils wegen der Geschmacksfunction des Gaumens, theils auf Grund pathologischer Beobachtungen angenommen wird. In ersterer Hinsicht ist wesentlich, dass auch zu den schmeckfähigen Gaumenbezirken Glossopharyngeusfasern anatomisch verfolgt worden sind.

II. Die Geschmackserregung.

Die Erregung des Geschmacksorgans geschieht durch flüssige, gelöste oder wenigstens in der Mundflüssigkeit lösbare Substanzen; zu diesen gehören vermuthlich auch die grossentheils (Stich) schmeckbaren Gase. Der Erregungsvorgang ist völlig unbekannt. Der Erfolg der Erregung der Endorgane, ebenso jeder beliebigen Erregung der Geschmacksnerven, sind die Geschmacksempfindungen, die sich der Intensität und dem Character nach unterscheiden. Die Intensität hängt

ab von der Stärke, der Dauer der Erregung und von der Zahl der erregten Fasern. Geschieht die Erregung durch eine schmeckende Substanz, so muss demnach der Geschmack um so intensiver sein, 1. je erregungsfähiger die Substanz ist, 2. je concentrirter sie einwirkt, 3. je länger sie einwirkt, 4. je grössere Flächen des Geschmacksorgans sie berührt, 5. je erregbarer die Nervenenden sind. Die Schmeckbarkeit scheint durch Reiben erhöht zu werden, vielleicht weil dies das Eindringen in die mit Schmeckbechern besetzten Spalträume befördert. Durch welche Eigenschaften der schmeckenden Körper die verschiedenen, empirisch bekannten, undefinirbaren Charactere des Geschmacks, der süsse, bittere, saure, alkalische, salzige, faulige, bedingt sind, weiss man nicht. Saure und salzige Substanzen bewirken auch bei Lähmung des Glossopharyngeus noch brennende Empfindungen (K. B. Lehmann), welche möglicherweise bei ihrer Geschmacksqualität betheiligt sind (v. Vintschgau).

In Bezug auf den Geschmack von Substanzen chemischer Gruppen lässt sich anführen: der saure Geschmack der löslichen Säuren (angebliche Gesetze über die Beziehung der Geschmacksintensität zur Menge des vertretbaren Wasserstoffs u. dgl. bedürfen noch sehr der Bestätigung); der süsse Geschmack aller mehratomigen Alkohole, welche soviel OH-Gruppen als C-Atome enthalten; (hierzu gehören: $C_2H_4(OH)_2$ Glycol; $C_3H_5(OH)_3$ Glycerin; $C_4H_6(OH)_4$ Flechtenzucker; $C_6H_8(OH)_6$ Mannit; $C_6H_6(OH)_6$ Traubenzucker); der bittere Geschmack der complicirteren Zuckerverbindungen (Glucoside), der Alkaloide u. s. w.

In der Nähe der Papillae circumvallatae und foliatae finden sich auffallend viele Eiweissdrüsen, von denen eine Beziehung zur Geschmackserregung vermuthet wird (v. Ebner). An den Papillae foliatae des Kaninchens tritt bei Reizung des Glossopharyngeus ein klares alkalisches Secret aus, welches vielleicht die schmeckende Substanz zu beseitigen bestimmt ist (Drasch).

Das Princip der specifischen Energie erfordert die Annahme verschiedener Geschmacksfasergattungen, um die verschiedenen Geschmacksqualitäten zu erklären. Meist werden ziemlich willkürlich vier Elementargeschmäcke angenommen: Bitter, Sauer, Süss und Salzig. Für die Annahme getrennter Fasern spricht die Beobachtung, dass die einzelnen Papillen nur auf Eine oder wenigstens nicht auf alle Geschmacksarten reagiren (Oehrwall).

Electrischer Geschmack. Legt man die Anode eines constanten Stromes an die Zunge, die Cathode an einen andern Körpertheil, so entsteht saurer, bei umgekehrter Anordnung ein brennender, meist als alkalisch bezeichneter Geschmack (Sulzer). Dies ist auch dann der Fall, wenn der Strom der Zunge nicht durch Metall, sondern durch Vermittlung eines feuchten Leiters zugeführt wird (Volta). Liegen

beide Electroden an der Zunge, so herrscht unter der Anode saurer, unter der Cathode alkalischer Geschmack. Ersterer ist stets der stärkere. Die Geschmäcke dauern so lange wie der Strom; nach der Oeffnung ist zuweilen momentan entgegengesetzter Geschmack vorhanden.

Inductionsströme wirken nur undeutlich; constante Ströme dagegen schon bei viel geringerer Intensität, als zur Erregung gewöhnlicher sensibler Nerven nöthig ist (Hermann & Lasersteín). Bei aus der Zunge aussteigender Stromrichtung schmeckt man da, wo die Zunge dem Gaumen anliegt, sauer, weil hier Stromzweige in die Zunge eintreten (Hermann). Die Auffassung, dass der Geschmack von der Durchströmung der Geschmacknervenstämme herrührt (Rosenthal), wird hierdurch widerlegt, ebenso durch den Umstand, dass er ausbleibt, wenn die Zunge cocainisirt ist (Hermann & Jürgens, Oehrwall). Auch würde nach dem Princip der specifischen Energie nicht verständlich sein, wieso beide Stromrichtungen qualitativ verschieden wirken. Vielmehr ist es wahrscheinlich, dass electrolytische Producte zwischen Hülle und Substanz der Nervenenden abgeschieden und geschmeckt werden (vgl. p. 387); auch könnte man daran denken, dass Sauer und Alkalisch die der Assimilation und Dissimilation entsprechenden Geschmäcke wären, und der Strom je nach der Richtung den einen oder den andern Vorgang begünstigte (vgl. p. 391).

Ueber subjective Geschmacksempfindungen ist nichts Näheres bekannt, obwohl ihr Vorkommen festgestellt ist (Nachgeschmack etc.). Von den subjectiven Empfindungen sind die durch gewisse Zustände der Mundschleimhaut bewirkten Geschmackserregungen zu sondern („perverse" Geschmacksempfindungen bei Catarrhen etc.).

C. Der Geruchssinn.

I. Das Geruchsorgan und die Geruchsnerven.

Die Regio olfactoria bildet einen braungelb gefärbten, und beim Menschen, wenigstens in grösserer Ausdehnung, nicht flimmernden Theil der Nasenschleimhaut, welcher die enge Spalte zwischen der oberen Hälfte der Nasenscheidewand und der Lamina concharum (obere und mittlere Muschel) auskleidet. Mit diesem Raume communiciren direct die hinteren Siebbeinzellen, indirect auch die vorderen sowie die Stirn-, Keilbein- und Kieferhöhlen, welche in den Hohlraum hinter dem freien Ende der Lamina concharum einmünden. Der grössere, untere Theil der Nasenschleimhaut (Schneider'sche Haut) gehört zum Respirationsapparat, und ist roth, flimmernd, mit fast cavernöser Gefässentwickelung versehen und daher sehr schwellbar.

Figur 89 stellt einen frontalen Schnitt durch die Nasenhöhle dar; die Ebene geht durch die Mitte des Augapfels und den 1. Backzahn (nach Braune & Clasen). *O.* ist die Riechspalte, *R P* der respiratorische

Theil der Nasenhöhle, *SS* die wie gewöhnlich verkrümmte Nasenscheidewand, *M* die untere Muschel, *L* die Lamina concharum. Die Räume *O* und *P* laufen hinten in den allgemeinen Nasenraum zusammen und in diesen Theil münden die meisten Nebenhöhlen. In der Figur trifft der Schnitt rechts die Mündung der Kieferhöhle *K*. Die weiss gelassene Schleimhaut wird durch Injection viel dicker und dadurch die Hohlräume viel enger.

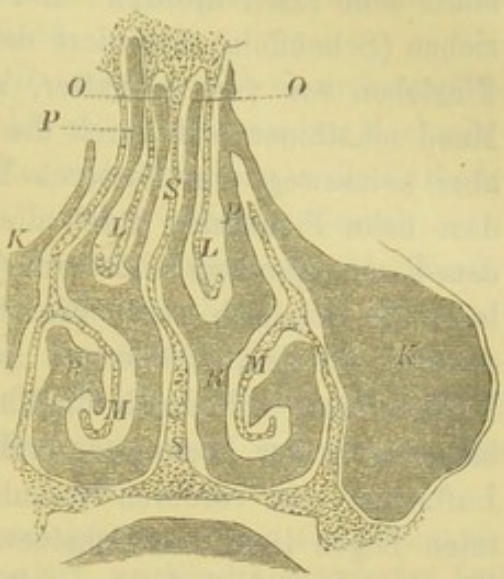


Fig. 89.

Das Sinnesepithel der Regio olfactoria, zu welchem die aus Fibrillenbündeln bestehenden Fasern der Olfactorii sich begeben, besitzt specifische Zellen, welche vermuthlich, wenigstens zum Theil, mit den Nervenfasern zusammenhängen, und an der Oberfläche bei Vögeln und Amphibien mit langen unbeweglichen Haaren (Riechhaare, Max Schultze) bekleidet sind. Bei Säugethieren werden theils ähnliche Haare angenommen, theils sind wirkliche Flimmerhaare beobachtet, welche auch bei den anderen Classen neben den Riechhaaren vorkommen, aber wie es scheint nicht den eigentlichen Sinneszellen angehören. Die Schleimdrüsen der Riechhaut sind tubulös, beim Menschen aber acinös wie die der Schneider'schen Haut.

Beim Menschen ist, im Vergleich zu den meisten Thieren, das Geruchsorgan von geringer Ausbildung, sowohl was die Entwickelung des Bulbus (Lobus) olfactorius und die Oberflächengrösse der Muscheln, als was die Leistungen (z. B. im Vergleich mit dem Hunde) betrifft.

Bei Insecten und Krebsen scheint das Geruchsorgan in den Fühlern zu liegen (Hensen, Graber u. A.).

II. Die Geruchserregung.

Das Geruchsorgan wird ausschliesslich durch Gase und Dämpfe in Erregung versetzt; Anfüllung der Nasenhöhle mit riechenden Flüssigkeiten (in Rückenlage bei herabhängendem Kopfe) bewirkt keinen Geruch (E. H. Weber); die entgegengesetzte Angabe von Aronsohn lässt noch Einwände zu. Die riechenden Dämpfe müssen, um wahrgenommen zu werden, in einem Strome die Nase passiren, oder wenigstens hört der Geruch nach einmaliger Anfüllung der Nase sogleich wieder auf,

und kehrt erst auf neue Einführung wieder, vielleicht weil die Substanz sehr rasch absorbirt und verbraucht wird (Fick). Häufiges Einziehen (Schnüffeln) befördert daher das Riechen. Der Geruch ist beim Einziehen von vorn lebhafter, als wenn man die Dämpfe durch den Mund einathmet und durch die Choanen in die Nase treibt; er fehlt aber keineswegs im letzteren Fall (Hermann, Aronsohn), Es scheint, dass beim Einathmen durch die Nasenlöcher ein grösserer Bruchtheil dem Riechorgan zugeleitet wird (Bidder). Der vordere Theil des Nasenlochs ist, wie sich durch Einführung von Röhrchen nachweisen lässt, directer mit dem Riechorgan verbunden als der hintere (Fick); an Leichen lässt sich durch Einführung ammoniakhaltiger Luft und Anbringung rother Lacmuspapierchen in der Nase nachweisen, dass der Luftstrom vom vorderen Nasenlochabschnitt in einem aufwärts gerichteten Bogen längs der Scheidewand die Riechregion erreicht (Exner & Paulsen); dasselbe findet man mit Einathmung von Magnesiastaub (Kayser). Die zum Riechen nöthigen Substanzmengen sind ausserordentlich gering; bekannt ist, dass Moschus, ohne nachweisbar an Gewicht zu verlieren, enorme Räume mit seinem Geruch erfüllen kann.

Die lufthaltigen Nebenhöhlen der Nase besitzen keine specifische Ausstattung, welche auf Geruchsvermögen schliessen liesse. Den Nebenhöhlen wird von Einigen die Bedeutung zugeschrieben, das Uebergewicht des Kopfes nach vorn (p. 322) geringer zu machen. Andere meinen, dass sie, indem sie an der inspiratorischen Luftverdünnung (p. 128) Theil nehmen, nachher wieder Luft in sich einsaugen, und die eingesogene Luft nun über die Regio olfactoria zu streichen genöthigt ist (Braune & Clasen). Hiergegen spricht aber, dass man grade beim Inspiriren am stärksten riecht, und dass ferner die meisten Nebenhöhlen mit dem geräumigeren mittleren Nasengang in ebenso directer Beziehung stehen wie mit der Regio olfactoria, auf letztere also wenig wirken können.

Die Art der Erregung der Nervenendorgane durch die Riechstoffe ist vollkommen unverständlich. Den Riechhaaren schreibt man eine gewisse Bedeutung für diesen Vorgang zu, weil sie durch Wasser leicht zerstört werden (M. Schultze) und andererseits Anfüllung der Nasenhöhle mit Wasser das Geruchsvermögen für einige Zeit aufhebt (E. H. Weber). Ob das den riechenden Dämpfen eigene starke Wärmeabsorptionsvermögen (Tyndall) eine Rolle spielt, ist höchst zweifelhaft. Die Ursache des besonderen Characters eines Geruches ist ebenso unbekannt, wie die der Riechbarkeit überhaupt; auch giebt es keinerlei Eintheilung oder Scala, ja nicht einmal Namen für die verschiedenen Gerüche, denn wir benennen sie nur nach Beispielen. Es ist deshalb auch unmöglich, etwa eine Anzahl elementarer Geruchsarten anzu-

geben, aus welchen sich die Gerüche zusammensetzen, und welchen nach dem Princip der specifischen Energie eine gleiche Anzahl von Geruchsfasergattungen entsprechen würde.

Auch electrische Erregung der Olfactorii macht Geruchsempfindungen; man füllt hierzu die Nasenhöhle mit körperwarmer Kochsalzlösung und taucht in diese die eine Electrode (Aronsohn); die Cathode macht bei der Schliessung, die Anode bei der Oeffnung Geruch.

Auch der Trigeminus wird durch manche etwas ätzende Riechstoffe mit erregt, was zu der irrthümlichen Behauptung Anlass gegeben hat, dass auch nach Zerstörung der Olfactorii noch Geruchsvermögen vorhanden sei. Es besteht also hier eine ähnliche Beziehung zwischen sensiblem und sensuellen Eindruck, wie sie für gewisse Schmeckstoffe erwähnt ist.

Eine Abstufung der Geruchreize zu Messungszwecken kann man dadurch erreichen, dass man an die Nase ein Rohr anfügt, welches der eintretenden Luft eine variable Fläche des Riechstoffes exponirt, z. B. indem das Rohr innen mit dem Riechstoff bestrichen wird oder ganz aus ihm besteht, ein eingeschobenes concentrisches Rohr aber einen Theil der Riechfläche verdeckt („Olfactometer", Zwaardemaker). Je weniger ein Stoff riecht, resp. je geringer die Riechschärfe des Individuums, um so länger muss die exponirte Strecke sein; dieselbe war z. B. in mm. bei 10° für Tolubalsam 1, Wachs 4, Kautschuk 10, Juchten 25, Cederholz 38 (diese Zahlen heissen „Olfactien" der betr. Substanzen, Zwaardemaker).

Ueber subjective Geruchsempfindungen ist nicht viel ermittelt; gewisse krankhafte Zustände der Nase (Schnupfen etc.) heben das Geruchsvermögen zeitweise auf, und bringen selbst abnorme Geruchseindrücke hervor. Ueber „Nachgerüche" ist so gut wie nichts bekannt. Verf. bemerkt nach gewissen lebhaften Gerüchen, z. B. nach cadaverösen, dass jede innerhalb einiger Stunden folgende unangenehme Geruchsempfindung auf das deutlichste den Character der ersten hat, und zwar ohne dass Etwas an den Kleidern oder dgl. haften geblieben wäre. — Ueber die Beziehungen beider Nasenhöhlen zu einander weiss man nur, dass die Erregung beider durch verschiedene Gerüche gewöhnlich nicht zu einem einzigen Eindrucke verschmolzen wird, sondern einen gewissen Wettstreit der beiden Wahrnehmungen verursacht (Valentin).

D. Der Gehörsinn.

Geschichtliches. Die Lehre vom Gehörorgan und dem Nutzen seiner Bestandtheile wird schon von Haller ungefähr so vorgetragen wie sie heute lautet, und sogar Ansichten erwähnt, welche später vergessen und erst neuerdings wieder aufgestellt worden sind. Die Bedeutung der einzelnen Theile des inneren Ohres

konnte erst nach Auffindung der Nervenendorgane sicherer discutirt werden, welche in der Schnecke 1846 durch Corti, in den Vorhofssäckchen und Ampullen 1850 durch M. Schultze erfolgte. Die 1842 angestellten Flourens'shen Versuche an den Bogengängen, welche eine nicht acustische Function dieses Theiles anzuzeigen schienen, sind seit der Wiederaufnahme durch Goltz 1869 Gegenstand zahlreicher Arbeiten geworden, deren Endresultat noch nicht feststeht. Helmholtz förderte die Lehre vom Nutzen der Ohrtheile 1868 durch eine physicalische Studie über das Trommelfell und die Gehörknöchelchen, und begründete eine exacte Theorie der Ton- und Klangempfindungen, ja sogar der musicalischen Aesthetik, durch ein 1863 erschienenes Werk.

I. Das Gehörorgan im Allgemeinen.

Sowohl die anatomische Verfolgung des Acusticus, als auch die Thatsache, dass Menschen mit zerstörtem äusseren oder mittleren Ohr noch hören können, lehrt, dass die Aufnahmeapparate (p. 471) des Hörnerven im inneren Ohre oder Labyrinthe liegen, das mittlere und äussere Ohr also nur physicalische Hilfsapparate darstellen. Die Schallwahrnehmung durch das innere Ohr, welches in das Felsenbein eingeschlossen ist, erfordert nur, dass der Schall dem Felsenbein zugeleitet wird, und dies kann auch nach Zerstörung oder Ausschaltung der übrigen Ohrtheile durch Knochenleitung geschehen. Hält man bei verschlossenen Gehörgängen eine schwingende Stimmgabel an die Zähne oder setzt man dieselbe auf den Scheitel, so wird ihr Ton deutlich gehört, indem die Schwingungen durch die Kopfknochen dem Felsenbein und dem Labyrinth zugeleitet werden. Bei den im Wasser lebenden Thieren beschränkt sich der Gehörapparat meist auf das Labyrinth.

Beim Menschen und überhaupt bei den an der Luft lebenden Geschöpfen findet sich eine Hilfsvorrichtung, welche den durch die Luft zugeleiteten Schallwellen eine günstige Leitung zum Labyrinthe bietet. Durch blosse Kopfknochenleitung ist dieser Schall, wie der Versuch mit verschlossenen Gehörgängen zeigt, nur bei sehr grosser Intensität hörbar. Das Princip der Zuleitung besteht in der Aufnahme des Schalles durch eine Membran, das Trommelfell, und Weiterleitung von dieser zum Labyrinth durch feste Körper. Den Zugang zum Trommelfell gewährt dem Schall das äussere Ohr, die Weiterleitung zum Labyrinth besorgt das mittlere Ohr.

Absolut genommen ist das Hören mit dem Trommefell empfindlicher als dasjenige durch Knochenleitung (Rinne). Eine mit den Zähnen gehaltene Stimmgabel, welche soweit ausgeklungen ist, dass man sie nicht mehr hört, wird wieder hörbar, wenn man sie nunmehr vor das Ohr bringt.

II. Die Functionen des äusseren Ohres.

Das äussere Ohr besteht aus einem nach oben convex gekrümmten, frontal verlaufenden Rohr von hochelliptischem Querschnitt, dem (äusseren) Gehörgang, welcher 24 mm. lang, in seinen inneren zwei Dritteln knöchern, im äussern Drittel knorpelig ist; und einem aussen angesetzten unregelmässigen flachen Trichter, der Ohrmuschel, deren Grundlage aus Knorpel besteht. Die Ohrmuschel kann durch Muskeln sowohl in ihrer Form etwas verändert, als auch im Ganzen etwas verstellt werden, indess sind namentlich die das Erstere besorgenden Muskeln beim Menschen und bei vielen domesticirten Thieren gänzlich ungeübt.

Der Gehörgang muss zweifellos als ein Leitungsrohr betrachtet werden, welches den Schall etwa wie die Sprechröhren in Häusern, wegen totaler Reflexion von den Wänden, ungeschwächt dem am inneren Ende ausgespannten Trommelfell zuleitet. Seine Verschliessung schwächt das Hören sehr beträchtlich. Ueber die Ohrmuschel können Versuche am Menschen, bei welchem sie verkümmert ist, nichts Wesentliches aussagen; bei Thieren dient sie offenbar als Schalltrichter, welcher die Schallwellen der grösseren Eingangsfläche auffängt, und sie durch Reflexion dem Gehörgang zuleitet. Ihre Stellung beim Menschen begünstigt etwas die Reflexion der von vorn kommenden Schallwellen gegen den Gehörgang, was möglicherweise zur Beurtheilung der Schallrichtung etwas beiträgt (s. unten). Sehr leise Geräusche werden aber am besten gehört, wenn ihre Quelle in der verlängerten Axe des Gehörgangs liegt (Kalischer).

Versuche, bei welchen die ganze Ohrmuschel bis auf den durch eine Röhre verlängerten Gehörgang mit einer weichen Masse ausgefüllt war, haben keine merkliche Schwächung des Gehörs ergeben, also (für den Menschen) die reflectirende Function der Ohrmuschel unwahrscheinlich gemacht (Harless); Andere freilich kamen zu entgegengesetzten Resultaten (Schneider). Fehlen der Ohrmuschel bedingt keine Schwächung des Gehörs. Gegen die Reflexion überhaupt, sowohl an der Ohrmuschel wie am äusseren Gehörgang, wird angeführt, dass die Dimensionen dieser Organe zu klein sind im Verhältniss zur Wellenlänge des Schalls (Mach).

Künstliche Reflectoren von bedeutender Wirkung (für Schwerhörige) sind die Hörrohre, röhrenförmige, mit einem Trichter endende Verlängerungen des Gehörgangs. Die Stethoscope sind ebenfalls röhrenförmige Verlängerungen des Gehörgangs, welche mit dem andern Ende den tönenden Körper berühren; bei ihnen ist indess ein grosser, vielleicht der grösste Theil der Wirkung auf die Leitung

der Wände zu beziehen. Das Audiphon von Rhodes ist eine mit den Zähnen verbundene grosse dünne Platte, welche die Luftschwingungen mit grosser Fläche aufnimmt und auf die Kopfknochen überträgt.

III. Die Functionen des mittleren Ohres.

1. Das Trommelfell.

Die Luftheilchen schwingen longitudinal, d. h. in der Fortpflanzungsrichtung des Schalls; hierdurch entstehen abwechselnde Verdünnungs- und Verdichtungsschichten, die zur Schwingungsrichtung senkrecht liegen (concentrische Kugelschalen um den Ausgangspunct des Schalls). Der Abstand zweier benachbarter Schichten gleicher Phase heisst Wellenlänge ($l = c.\ t = c/n$ worin l die Wellenlänge, c die Fortpflanzungsgeschwindigkeit, t die Dauer einer ganzen Schwingung, n die Zahl der Schwingungen in der Secunde). Treffen Luftwellen einen festen Körper, so schwingen dessen Theilchen in der gleichen Richtung weiter, es entstehen also auch in dem Körper Longitudinalschwingungen mit Verdichtung und Verdünnung. Ist aber die Dimension des Körpers in der Richtung der Schwingungen sehr klein im Vergleich zur Wellenlänge, so dass seine Theilchen keine merkliche Phasendifferenz besitzen, so schwingt der Körper in toto hin und her; dies ist also der Fall, wenn dünne Platten oder Membranen senkrecht zu ihrer Fläche von Schall getroffen werden. Man nennt diese Schwingungen Transversalschwingungen (transversal zur grössten Dimension, nicht zu verwechseln mit zur Fortpflanzungsrichtung transversalem Schwingen wie beim Licht). Da solches in toto Schwingen viel geringeren Widerstand findet, als Verdichtung und Verdünnung, so sind dünne Platten wie das Trommelfell zur Aufnahme senkrecht auffallenden Schalls besonders geeignet.

Das Trommelfell hat die Gestalt eines flachen Kegels, dessen Meridiane wegen der Spannung der circulären Fasern nicht grade, sondern nach Aussen convex sind (vgl. Fig. 90), und wird durch den Hammergriff, der von oben her in radialer Richtung zwischen seine Lamellen eingeschoben ist, in die Paukenhöhle hineingezogen. Die vom Trommelfellrand gebildete Ebene steht schief gegen die Axe des Gehörgangs, oben nach aussen, unten nach innen geneigt. Weiteres s. sub 4.

2. Die Gehörknöchelchen.

Die Gehörknöchelchen, Hammer, Amboss und Steigbügel, bilden eine starre Verbindung zwischen dem Trommelfell und der das Labyrinth abgrenzenden Membran des ovalen Fensters; durch diese Verbindung werden die Schwingungen des Trommelfells auf die letztere übertragen.

Der Hammer wird durch eine Bandmasse getragen, welche von vorn nach hinten durch die Trommelhöhle gespannt ist und zugleich seine Drehaxe bildet (Axenband, Helmholtz); sie besteht aus zwei an den Hals des Hammers sich inserirenden Bändern; einem vorderen, an die Spina tympanica ant. angehefteten, und einem hinteren, welches die Verlängerung des vorderen bildet. Um diese Axe wird der Hammer durch die seinem Griff sich mittheilenden Bewegungen des Trommelfells gedreht, und sammt ihm der mit ihm articulirende Amboss; letzterer wird wesentlich vom Hammer getragen, ist aber durch seinen kurzen Fortsatz dergestalt mit der hinteren Trommelhöhlenwand verbunden, dass er die Bewegungen des Hammers etwas modificirt, so dass beide zusammen einen complicirten Winkelhebel bilden, und der Nabel des Trommelfells nur vertical zu dessen Randebene sich bewegen kann. Der lange Ambossfortsatz, dessen Ende mit dem Steigbügel articulirt, schwebt etwas nach innen vom Hammergriff, dem er stets annähernd parallel bleibt. Die Spannung des Axenbands bewirkt als Gleichgewichtsstellung des Hammergriffs und Trommelfells das Hineinragen beider in die Paukenhöhle. Das Gelenk zwischen Hammer und Amboss ist sattelförmig; der Körper des Amboss umfasst die convex-concave Gelenkfläche am Halse des Hammers. Die Gelenkflächen sind mit einer Art von Sperrzahn versehen, so dass Einwärtsdrehungen des Hammers dem Amboss genau mitgetheilt werden, Auswärtsbewegungen aber nicht; der Steigbügel kann daher durch letztere nicht aus dem ovalen Fenster herausgerissen werden; gegen das zu starke Hineintreiben schützt die Spannung des Trommelfells selbst (Helmholtz).

Zur Veranschaulichung des Trommelfells, der Gehörknöchelchen und der Paukenhöhle diene die Figur 90. Dieselbe stellt (nach Hensen) einen frontalen Schnitt durch das linke Ohr dar, bei viermaliger Vergrösserung. Der Schnitt geht dicht hinter dem Hammergriff hindurch, und das Präparat ist von hinten betrachtet, so dass z. B. der vor dem Schnitt liegende Hammer und ein Theil des Amboss in hinterer Ansicht erscheinen. *G* ist der Gehörgang, *C* die Paukenhöhle. Man sieht die Wölbung und den Anheftungsrand des Trommelfells, welches oben durch den kurzen Hammerfortsatz etwas nach aussen gedrückt ist. Am Hammerhalse ist bei *L*

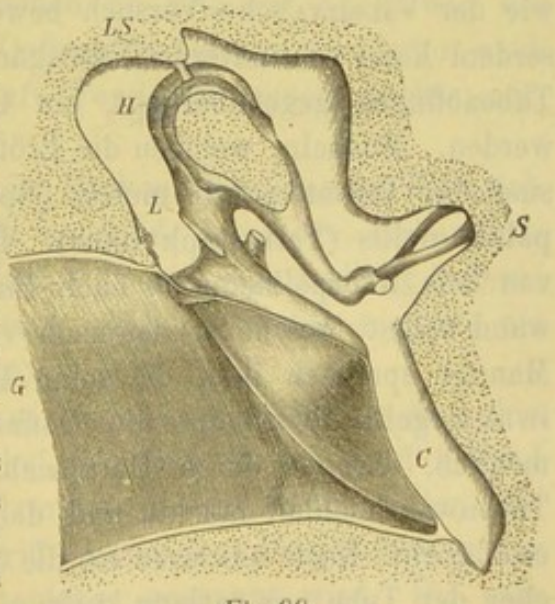


Fig 90.

eine Leiste zum Ansatz von (abgeschnittenen) Ligamenten. *H* Kopf des Hammers, *LS* Lig. superius. Am Amboss sieht man die Sperrzähne, und die Sägefläche des kurzen Fortsatzes. Am Hammerstiel sieht man den Stumpf der Tensorsehne, ebenso am Steigbügelkopf den Stumpf des Stapedius.

3. Die Paukenhöhle, die Tuba Eustachii und die inneren Ohrmuskeln.

Die Paukenhöhle ist ein mit Luft erfüllter Hohlraum, welcher den Gehörknöchelchen freien Spielraum gewährt; sie communicirt mit den Warzenzellen (Bedeutung unbekannt), und ferner mit dem Nasenrachenraum durch die Tuba Eustachii. Die letztere ist in der Ruhe in ihrem knorpelig-membranösen Theile geschlossen, öffnet sich aber bei jeder Schluckbewegung, wahrscheinlich auch beim Gähnen, und giebt auch bei tiefer Inspiration und bei der Stimmgebung etwas nach. Bei jeder Oeffnung der Tuba hat die Paukenhöhlenluft Gelegenheit, ihre Spannung mit dem äusseren Luftdruck auszugleichen (s. unten). Zugleich dient die nach aussen flimmernde Tubenschleimhaut als Abzugscanal für die Secrete der Paukenhöhle.

Der Tubencanal ist 35 mm. lang, im hinteren Drittel knöchern und hier permanent offen. Die vorderen zwei Drittel bilden einen vertical gestellten Spaltraum, dessen Höhe nach vorn zunimmt (hinten 2, vorn 9 mm.). Fig. 91 stellt einen vergrösserten Durchschnitt durch die Mitte der Tuba dar, *T* ist das spaltförmige Lumen derselben. Die mediale Wand wird von einem Knorpel *a* dargestellt, welcher oben nach aussen umbiegend (der sog. Knorpelhaken *b*) auch einen Theil der lateralen Wand bildet; den Rest der letzteren bildet eine dem Knorpel anliegende Membran. Der Verschluss ist nachgiebig, wie der Valsalva'sche Versuch beweist (s. unten); ausserdem kann vom unteren Nasengang aus, welchem die Tubenöffnung gegenüberliegt, ein Catheter in die Tuba eingeschoben werden. Muskeln, welchen die Eröffnung der Tuba zugeschrieben wird, sind der Tensor palati mollis (Sphenostaphylinus) und der Levator palati mollis (Petrostaphylinus). Der erstere *c* entspringt zum Theil von dem Knorpelhaken *b*, nach Einigen auch von der lateralen Tubenwand selbst, welche er demnach von der medialen abziehen könnte. Manche sprechen ihm, da seine Hauptzugrichtung nach unten und innen geht, überhaupt die Oeffnungswirkung ab. Jedoch wäre es möglich, dass er durch Herabziehen des Knorpelhakens die laterale Tubenwand schlaff macht, und dadurch dem Luftdruck die Oeffnung ermöglicht. Noch unklarer ist die öffnende Wirkung des Levator, welcher der Tube nur entlang läuft; *d* stellt seinen Querschnitt dar; man

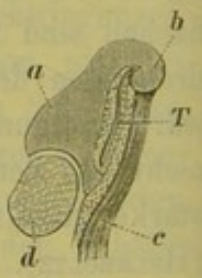


Fig. 91.

sieht beim Schlucken durch seine Contraction einen queren Wulst im unteren Theil des Tubenostium sich erheben (*L W*, Fig. 21, p. 184), während gleichzeitig der sog. Tubenwulst medianwärts und etwas nach oben rückt. Auch ohne Bewegung des Gaumensegels soll Oeffnung der Tuba möglich sein (Yule).

Der oben angegebenen Darstellung, dass die Tuba für gewöhnlich geschlossen ist und nur beim Schlingen sich öffnet (Toynbee, Politzer, Moos u. A.), steht die Behauptung beständigen Offenseins (Rüdinger, Lucae), ja der Schliessung beim Schlingen (Cleland, Lucae) gegenüber. Dass man im geschlossenen Raum bei starken Luftdruckschwankungen eine Bewegung des Trommelfells fühlt (Mach & Kessel), beweist nicht viel, da dies auch bei Offensein der engen Röhre eintreten würde (Lucae). Vgl. auch unten sub 4. Dass die Tuba zum Hören der eigenen Stimme diene, ist unwahrscheinlich, da sie wahrscheinlich gewöhnlich geschlossen ist, und die Stimme grade bei ihrer Oeffnung abnorm klingt. Für kräftige Schallübertragung ist Geschlossensein der Tuba von Vortheil, ebenso die Communication der Paukenhöhle mit den unregelmässigen Hohlräumen der Cellulae mastoideae etc. (Mach & Kessel).

Durch In- oder Exspiration bei geschlossener Mund- und Nasenöffnung kann Luft durch die Tuba aus der Paukenhöhle ausgesogen resp. in dieselbe eingetrieben werden (Valsalva'scher Versuch). Der zur Ueberwindung des Tubenverschlusses nöthige Druck kann am besten im pneumatischen Cabinet gemessen werden; er beträgt zum Eintreiben über 200, zum Aussaugen nur 20—40 mm. Hg, die Tuba wirkt also ventilartig; beim Schlucken gelingt das Eintreiben schon unter 20 mm.; der Valsalva'sche Versuch trägt schon an sich zur Lockerung des Tubenverschlusses bei (Hartmann). Oefteres Schlucken vermindert auch die beim Eintritt in comprimirte Luft (Fundamentirungsschachte) auftretenden Trommelfellbeschwerden.

Durch Luftdruckschwankung in der Paukenhöhle kann das Trommelfell an der Spitze des Hammergriffs um 0,76, der lange Ambossfortsatz um 0,21, die Steigbügelplatte um 0,25 mm. ihre Stellung ändern; die Bewegungen durch positiven Druck sind 2—3 mal so gross als beim Saugen (Weber-Liel, F. Bezold).

Die Sehne des Tensor tympani, welche, nachdem sie über ihre Rolle gegangen, einen rechten Winkel mit dem Hammergriff bildend sich dicht unter der Drehaxe des Hammers ansetzt, zieht bei der Contraction des Muskels den Hammergriff sammt dem Trommelfell weiter nach innen, wodurch das letztere stärker gespannt wird. Die vom

Trigeminus abhängige Contraction kann von Manchen willkürlich hervorgerufen werden (J. Müller); ferner erfolgt sie als Mitbewegung bei kräftiger Contraction der Kaumuskeln (Fick). Am Hunde lässt sich eine auf jeden Ton oder Geräusch erfolgende reflectorische Contraction durch in die Sehne oder den Hammer eingestochene feine Nadeln nachweisen (Hensen & Bockendahl, Pollak); ein Anspannen des Trommelfells bei aufmerksamem Horchen wurde schon früher vermuthet (Boerhave). Der Nutzen der Contraction für das Hören im Allgemeinen könnte im festeren Anschluss der Knöchelchengelenke oder auch in der Spannungszunahme des Trommelfells liegen (s. unten). Nach Aufhören der Contraction kehren Trommelfell und Hörknöchelchen durch elastische Kräfte wieder in ihre Gleichgewichtslage zurück.

Der von hinten her an das Köpfchen des Steigbügels, rechtwinklig gegen dessen Ebene sich ansetzende kleine Stapedius, welcher vom Facialis innervirt wird, zieht das Amboss-Steigbügelgelenk nach hinten; die Folgen hiervon sind nicht klar; Manche schreiben ihm eine Auswärtsbewegung der Gehörknöchelchen, also eine gegen den Tensor antagonistische, trommelfellerschlaffende Wirkung zu (Politzer).

Viele Personen können willkürlich ein knackendes Geräusch im Ohre hervorbringen, welches früher mit der Contraction des Tensor tympani in Zusammenhang gebracht wurde (Muskelgeräusch oder plötzliche Trommelfellspannung). Gegen diese Erklärung spricht, dass das Geräusch nicht mit Einziehung des Trommelfells (nachweisbar an einem in den Gehörgang eingepassten Manometer) verbunden ist (Politzer, Löwenberg). Man leitet es daher von plötzlicher Oeffnung der Tuba Eustachii ab.

4. Die Schallleitung im mittleren Ohr.

Da die Dimensionen des ganzen schallleitenden Apparates im Verhältniss zur Wellenlänge der hörbaren Töne sehr klein sind, so muss man annehmen, dass alle Theile gleichzeitig in gleicher Phase begriffen sind, also als Ganzes hin und herschwingen (E. Weber, Helmholtz). Die schwingenden Theile des Ohres verhalten sich dem Schall gegenüber in Princip wie ein Resonator. Die künstlichen Resonatoren werden nur durch solche Töne in Schwingungen versetzt, welche mit ihrem Eigenton nahe übereinstimmen. Dass im Gegensatz zu diesem Verhalten das Ohr nicht bloss auf jeden Ton gleich gut reagirt, sondern auch jedem Klang und jedem Geräusch auf das genaueste folgt, ist die wichtigste Thatsache der Acustik. Sollte auch im Ohr eine Zerlegung jedes Schalls in einfache Bestandtheile durch eine Reihe von Resonatoren stattfinden (s. unten), so muss doch vor dieser Zerlegung die Leitung den Schall in all seinen Details erhalten, die äusseren schallleitenden Theile also, besonders das Trommelfell, als

dessen mehr passive Anhängsel Gehörknöchelchen und Labrinthwasser betrachtet werden können, wesentlich andere Eigenschaften besitzen als gewöhnliche Resonatoren, z. B. gespannte Membranen. Geringe Masse und grosse Widerstände scheinen die Hauptmomente, welche den Einfluss des Eigentons abschwächen, grade wie bei den Wellenzeichnern (p. 77 f.) den Einfluss der Trägheitsschwingungen. Ferner lässt der unsymmetrische Bau des Trommelfells es möglich erscheinen, dass dasselbe gleichsam unendlich viele Eigentöne hat; wie auch Phonautographenmembranen (p. 337), wenn sie die Krümmung des Trommelfells und einen eingelassenen Radius nach Art des Hammergriffs haben, am treuesten die verschiedensten Schwingungen aufnehmen (Fick, Hensen). Ausserdem aber scheint ein wesentliches Moment, dass schon die kleinsten Elongationen zur Erregung der höchst empfindlichen Hörnervenendigungen ausreichen, und für sehr kleine Elongationen der Einfluss des Eigentons sehr gering ist. Ja es werden sogar Vorrichtungen angegeben, welche die Grösse der Elongation vermindern, während entsprechend an Kraft gewonnen wird. So hat die Krümmung der Trommelfellmeridiane (p. 494), wie theoretische Betrachtung lehrt, die Folge, dass die auf die Fläche wirkenden Stösse den Nabel des Trommelfells so bewegen, als ob sie am Ende eines sehr langen, dieser aber am Ende eines sehr kurzen Hebelarms angebracht wäre; ferner wirkt in gleichem Sinne, dass von der Axe ab gerechnet der Hammergriff 1,5 mal so lang ist als der lange Ambossfortsatz (Helmholtz); endlich ist die Kleinheit der Membran des ovalen Fensters im Verhältniss zum Trommelfell ein ähnliches Moment.

Obgleich das Trommelfell allen Schwingungen genau folgt, so hat doch sein Eigenton insofern einigen Einfluss, als gesteigerte Spannung (welche den Eigenton erhöht) hohe Töne stärker wirksam macht. Auf diese Weise ist also eine Art Accommodation an höhere Tonlagen möglich; beim Aufeinanderpressen der Kiefer (p. 498) werden sehr hohe Töne besser hörbar (Lucae).*) Ausserdem vermindert höhere Spannung die Intensität der Schwingungen, wirkt also dämpfend (J. Müller). Die Spannung des Trommelfells wird vermehrt durch Contraction des Tensor tympani, vielleicht vermindert durch den Stapedius (p. 498). Ausserdem wird die Stellung und Spannung des Trommelfells durch den Luftdruck in der Paukenhöhle verändert, dessen Ausgleichung mit dem äusseren (p. 496 f.) daher sehr wichtig ist. Neben der Accommodation des Trommelfells für hohe Töne durch

*) Ich finde dies bei Versuchen mit der Galton'schen Pfeife bestätigt.

Tensorcontraction, soll auch eine solche für tiefe Töne durch Stapediuscontraction möglich sein und daher (vgl. p. 498) bei kräftigem Lidschluss eintreten (Lucae).

Die Membran des runden Fensters bildet neben der des ovalen eine zweite Abgrenzung zwischen Paukenhöhle und Labyrinthwasser; auf Druck gegen die eine Membran wölbt die andere sich hervor, da das Labyrinthwasser in eine sonst unnachgiebige Höhle eingeschlossen ist. Ohne das runde Fenster würde der Steigbügel keine Bewegungen machen können, jede Bewegung des Trommelfells würde die Membran des ovalen Fensters und das Labyrinthwasser gefährden. Unrichtig ist aber die Vorstellung, dass auch bei den zum Hören nöthigen Schwingungen des Steigbügels die Membran des runden Fensters jedesmal in entgegengesetzer Richtung auszuweichen habe; die Amplituden sind hierzu viel zu gering. Ueberhaupt bestehen vermuthlich die Oscillationen der Gehörknöchelchen gar nicht in Drehungen um deren Axe, sondern die Axe schwingt selber mit. Die ganze oben besprochene Mechanik dürfte lediglich die Zweck haben, Verstellungen des Trommelfells ohne Gefährdung des Labyrinths zu ermöglichen. Als zweiter Zugang zum Labyrinth kann auch das runde Fenster Schwingungen zuleiten, wie durch directe Boobachtung seiner Membran bei verschlossenem ovalen Fenster nachweisbar ist (Weber-Liel).

Wie normal die Luftschwingungen durch das Trommelfell auf die schwingenden Theile des Gehörorgans übertragen werden, so geschieht auch das Umgekehrte, wenn das Gehörorgan primär (durch Knochenleitung, z. B. die eigene Stimme) in Schwingungen versetzt wird. Diese Ableitung schwächt die Schwingungen des Ohres (Mach). Verhindert man sie, durch Schliessen des Gehörgangs, so hört man daher den durch Knochenleitung zugeführten Schall und die eigene Stimme stärker (Weber).

IV. Die Functionen des inneren Ohres.

1. Die Nervenendigungen im Labyrinth.

Die Endapparate des Hörnerven sind an der inneren Oberfläche geschlossener Hohlorgane angebracht, welche das Labyrinth grossentheils ausfüllen. Beim Menschen sind zwei getrennte Systeme solcher Organe zu unterscheiden: 1. der Utriculus (Sacculus hemiellipticus) mit den drei häutigen Bogengängen, welche die halbkreisförmigen Kanäle fast ganz ausfüllen; 2. der Sacculus (Sacc. hemisphaericus) mit dem Canalis cochlearis der Schnecke; der letztere Raum wird dadurch gebildet, dass von der knöchernen Schneckentreppe (*L. o.*,

Fig. 93) zwei Membranen zur gegenüberliegenden Schneckenwand abgehen, die Membr. basilaris *M. b.* und die Reissner'sche Membran *M. R.*; der zwischen beiden bleibende Canal *C. C.* ragt am unteren Schneckenende in den Vorhof hinein, und ist hier durch den feinen Canalis reuniens (Hensen) mit dem Sacculus verbunden. Beide Systeme sind von continuirlichem Epithel ausgekleidet und mit einer zähen Flüssigkeit, der Endolymphe, erfüllt. Der Rest des knöchernen Labyrinths, also der Vorhof ausserhalb der Otolithensäckchen, der enge Raum der Bogengänge ausserhalb ihrer Häute, endlich die beiden den Can. cochlearis einschliessenden Schneckentreppen, die obere, Scala vestibuli *Sc. Ve.*, die untere, mit dem runden Fenster endende Scala tympani *Sc. Ty.*, sind mit dem eigentlichen dünnflüssigen Labyrinthwasser (Perilymphe) erfüllt; die Endolymphe kann dem Glaskörper, die Perilymphe dem Humor aqueus des Auges verglichen werden. Fig. 92 stellt das innere Ohr schematisch dar.

Der Hörnerv besitzt Endorgane: 1. In den Ampullen der Bogengänge, und zwar in einer mit einem Nervenepithel versehenen halbkreisförmigen Falte derselben (Crista acustica) an der Concavität des Bogengangs. Auf derselben stehen die langen feinen Hörhaare, bei manchen Thieren weit in die Ampulle hineinragend; dieselben wurzeln auf den mit Nervenfasern zusammenhängenden Hörzellen des Nervenepithels, dessen übrige Zellen indifferente Zwischenglieder zu sein scheinen. 2. In den Vorhofs- oder Otolithensäckchen (Utriculus und Sacculus). Auch hier endigt der Nerv in einer Crista oder (bei den Säugethieren) Macula acustica, welche mit kürzeren Haaren besetzt ist, und welcher eine die Otolithen enthaltende Gallerte anliegt; letztere Gebilde bestehen aus microscopischen Krystallen von Kalkcarbonat in Arragonitform, die kleinsten Krystalle haben Molecularbewegung; bei Fischen und Wirbellosen sind die Krystalle zu einem harten Conglomerat vereinigt. 3. Im Corti'schen Organ des

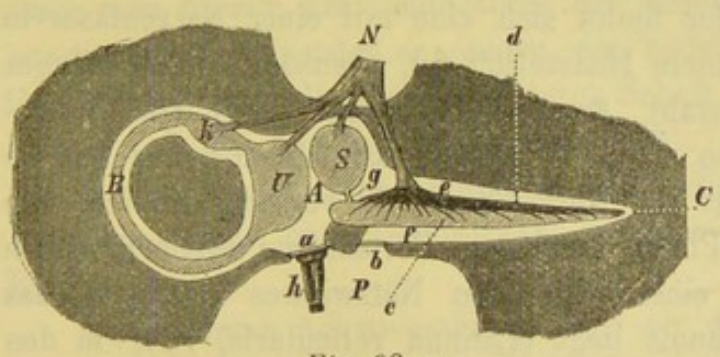


Fig. 92.

A Vorhof, B ein Bogengang, C Schnecke, aufgewickelt dargestellt, P Paukenhöhle, U Utriculus, S Sacculus, N Hörnerv, a Membran des ovalen Fensters, b Membran des runden Fensters, c Canalis cochlearis, d Lamina spiralis ossea, e Scala vestibuli, f Scala tympani, g Canalis reuniens, h Steigbügel, k Ampulle. — Das senkrecht Schraffirte ist Knochen, das schräg Schraffirte Endolymphe, die weiss gelassenen Felder im Labyrinth Perilymphe.

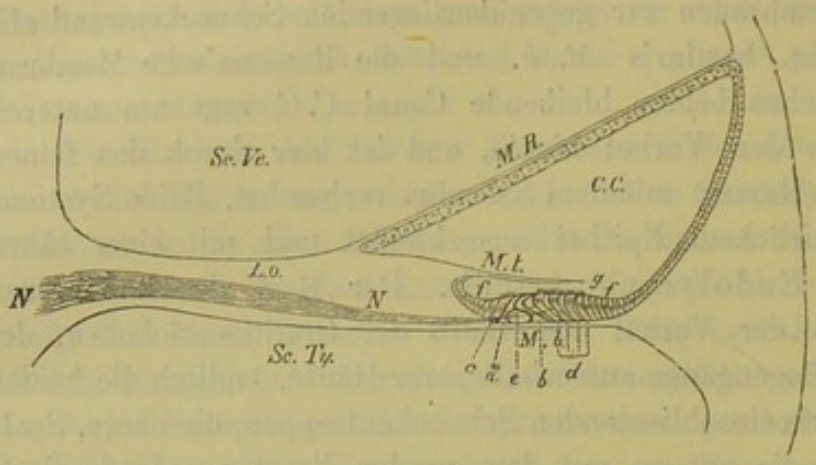


Fig. 93.

Canalis cochlearis (*C. C.*, Fig. 93). Die Fasern des in die Spindel eintretenden Schneckennervengehen durch die radiären Canälchen *NN* der Lamina ossea in den Canalis cochlearis ab und begeben sich zu einer eigenthümlichen Formation, welche sich aus dem Epithel des letzteren auf der Basilarmembran entwickelt hat, dem Corti'schen Organ. Die Haupttheile des letzteren sind nach den neueren Untersuchungen folgende: Auf jedem radialen Durchschnitt finden sich zwei elastische, härtliche Pfeiler (*a* und *b*), welche mit ihren Köpfen untereinander articuliren, die Corti'schen Bögen oder Pfeiler. Nach innen vom inneren Pfeifer findet sich eine mit einer Nervenfaser in Verbindung stehende „innere Haarzelle" (*c*), ebenso nachaussen vom äusseren Pfeiler eine Anzahl „äusserer Haarzellen" (*d*), (bei Säugethieren 3, beim Menschen 4—5; Vögel und Amphibien haben nur die inneren), welche ebenfalls mit Nervenfasern (*e*) versorgt werden. Die Köpfe der Corti'schen Pfeiler sind mit Fortsätzen versehen, durch welche sie zur Bildung eines stützenden Netzwerkes beitragen, das im Niveau des Epithelsaums liegt (Lamina reticularis, *ff*); in den Ringen dieses zierlichen Netzes sind die Köpfe der Haarzellen, in quincuncialer Anordnung, befestigt. Das ganze Corti'sche Organ ist von einer weichen Deckmembran (*M. t.*) bedeckt, die von der Lamina ossea ausgeht, und in der Flüssigkeit des Can. cochlearis mit freiem Rande endigt (*g*). Die Zeichnung ist schematisch gehalten.

Von den Labyrinththeilen finden sich die Otolithensäckchen überall, soweit Gehörorgane vorkommen, bis herab zu den Würmern und Quallen, die Bogengänge nur bei den Wirbelthieren, und die Schnecke nur bei den Vögeln und Säugethieren, weniger entwickelt auch bei Reptilien.

2. Die Erregung der Nervenendigungen.

Als unzweifelhaft kann angesehen werden, dass das Labyrinthwasser und mit ihm seine häutigen Einschlüsse sammt den auf ihnen befindlichen Apparaten und Nervenendigungen, beim Hören in Schwin-

gungen versetzt werden und dass diese Schwingungen den Hörnerven erregen. Beim Hören durch Knochenleitung werden die Schwingungen vom Schädel, beim gewöhnlichen Hören durch die Membran des ovalen und vielleicht auch (s. oben) durch die des runden Fensters erregt. Dass alle Theile des Ohres stets in gleicher Schwingungsphase begriffen sind, also in toto hin- und herschwingen, ist schon oben bemerkt. Ueber die Richtung der Schwingungen, namentlich in den verzweigten Canaltheilen, lässt sich nichts Sicheres angeben.

Der Umstand, dass das acustische Nervenepithel theils mit Haaren versehen ist, welche in die schwingende Endolymphe hinausragen, theils mit in dieser suspendirten harten Körpern in Berührung ist, hat die Hypothese begünstigt, dass die Erregung der Hörnerven direct auf mechanische Weise durch die Schwingungen geschehe, etwa wie beim mechanischen Tetanisiren eines Nerven. Indess ist diese Erklärung mit Vorsicht aufzunehmen, weil erstens haartragende Nervenepithelien auch bei anderen Sinnesorganen vorkommen, zweitens die Intensität der Bewegung im Labyrinth verschwindend klein ist gegen diejenigen Intensitäten, welche sonst zur mechanischen Nervenerregung nöthig sind; man müsste also mindestens eine besondere Empfindlichkeit der acustischen Nervenenden annehmen, was nicht mehr befriedigt, als das Geständniss, dass die Erregung durch Schall noch ebenso unverständlich ist, als die der Netzhaut durch Licht.

Neuerdings wird behauptet, dass Schall auch mit dem blossen Acusticusstumpf, ohne Gehörorgan, wahrgenommen werden könne (R. Ewald).

Von anderen Acusticus-Erregungen als durch Schall ist nur über electrische Einiges bekannt. Leitet man einen starken Strom durch das Ohr, so entsteht beim Schliessen oder Oeffnen, je nachdem die Cathode oder die Anode im Gehörgang steckt, ein Klingen, welches etwas nachdauert; zugleich treten Geräusche auf; jedoch ist unbekannt, ob der Nerv selbst oder nur gewisse Endorgane gereizt werden (Brenner, Schwartze). Da das Klingen mit dem Eigenton des Ohres übereinstimmt, so könnte man annehmen, dass es nur auf electrischer Steigerung der Erregbarkeit beruht (Kiesselbach).

3. Die Functionen der einzelnen Labyrinththeile.

Die Reihenfolge des Auftretens der einzelnen Labyrinththeile in der Thierreihe (p. 502) lässt vermuthen, dass die Otolithensäckchen mit der elementarsten, die Schnecke mit der höchsten Gehörleistung betraut ist. In der That haben gewisse, bei der Schallwahrnehmung zu

erörternde Thatsachen zu dem Schlusse geführt, dass die Schnecke zur Unterscheidung der Tonhöhen und Klangfarben, also zum musicalischen Hören, bestimmt ist, so dass den übrigen Hörapparaten vielleicht nur die Wahrnehmung von Schall überhaupt, nach Intensität, Geräuschart etc., vielleicht auch die Wahrnehmung der Richtung zukäme.

Den Bogengängen ist neuerdings von vielen Autoren die acustische Function ganz abgesprochen worden, und zwar auf Grund der sog. Flourens'schen Erscheinungen, welche nach Verletzung der Bogengänge, namentlich bei Vögeln, beobachtet werden. Die constanteste derselben ist Pendeln des Kopfes in der Ebene des verletzten Ganges; die übrigen, Neigung zum Fallen um eine zur Ebene des Canals senkrechte Axe, Zwangsdrehungen um diese Axe, Kopfverdrehung, so dass (bei Tauben) der Schnabel im Nacken steht, etc., können ganz fehlen, oder treten nur auf Reizung und Aufregung des Thieres ein, oder entwickeln sich so spät, dass sie auf Mitleidenschaft des nahen Kleinhirns bezogen werden können. Man hat nun aus diesen Phänomenen, sowie aus dem auffallenden Umstande, dass die Bogengänge stets in drei zu einander senkrechten Ebenen angeordnet sind, geschlossen, dass die Bogengänge ein nicht acustisches, sondern zur Wahrnehmung der absoluten Kopfstellung (Goltz) oder zur Wahrnehmung von Kopfbewegungen (Breuer, Mach) bestimmtes Sinnesorgan seien, oder neben der acustischen Function diese Rolle spielen. Druck, resp. relative Bewegung der Endolymphe sollte die Nervenenden erregen, und so die Drehungen, nach den drei Axen der Bogengänge zerlegt, wahrgenommen werden. Die auf Verletzung auftretenden Störungen wurden von den Einen durch Ausfall von Orientirungsfunctionen, von Andern aus Reizung des Organs, Auftreten abnormer Bewegungsempfindungen, sog. Schwindelempfindungen erklärt. Von diesen Organen sollten auch die p. 439 f. erwähnten reactiven Drehungen bei passiver Rotation und bei galvanischer Durchströmung des Kopfes reflectorisch ausgelöst werden. Aber nach der Mehrzahl der Beobachter (Cyon, Tomaszewicz u. A.) sind nach Durchschneidung beider Acustici die Thiere nicht desorientirt, und reagiren auf passive Drehung und galvanische Durchströmung wie gewöhnlich; gegenüber steht die Angabe, dass nach Exstirpation des inneren Ohres kein galvanischer Schwindel mehr auftrete (R. Ewald), und dass Application von Strömen an blosgelegte Bogengänge Drehungen bewirke (Breuer). Fische verlieren auf Durchschneidung der Bogengänge nicht das Gleichgewicht (Tomaszewicz, Kiesselbach, Sewall). Auch zeigen Taubstumme, obwohl sie grossentheils (68 pCt., Mygind) ein

abnormes Labyrinth haben, keine Bewegungsstörungen; die Angabe, dass bei ihnen Schwindelgefühle, Seekrankheit u. dgl. weniger häufig seien als bei Normalen (James), beruht nur auf den Individuen Einer Anstalt und auf Ausfragung, bedarf daher der Bestätigung.

Nach einer neueren Theorie (R. Ewald) soll Wegnahme des Utricularapparats einer Seite eine Schwäche der gleichseitigen Musculatur, herrührend von mangelhaftem Gebrauch, nach sich ziehen, der Apparat also Empfindungen vermitteln, welche für den Gebrauch der Musculatur wesentlich sind.

Auf der andern Seite wird die acustische Function der Bogengänge durch anatomische Betrachtung überzeugend dargethan. Die Bogengänge hängen mit dem Utriculus ganz so zusammen, wie der Schneckencanal mit dem Sacculus, und sind bei niederen Wirbelthieren das Hauptorgan. Ferner giebt der N. cochlearis auch an Utriculus und Ampullen Fasern ab (Breschet, Retzius).

Das Flourens'sche Pendeln würde sich vielleicht durch ängstigende Geräusche, welche das Thier in bestimmter Richtung hört, erklären lassen, wenn die Richtungen der Bogengänge etwas mit Wahrnehmung der Schallrichtung zu thun hätten. Diese letztere Annahme bietet freilich grosse Schwierigkeiten. Erstens wird überhaupt, wenigstens beim Menschen, die Schallrichtung nur sehr unsicher wahrgenommen; zweitens könnte eine solche Wahrnehmung mittels der Bogengänge nur dann stattfinden, wenn die Schwingungen des Labyrinths der Schallrichtung, etwa nach dem Savart'schen Princip, entsprächen; dies ist aber nur denkbar für den Schall, welcher den Schädel direct trifft, und nicht für denjenigen, welcher dem Labyrinth mittels der Steigbügelplatte zugeleitet wird.

Aehnliche Behauptungen wie für die Bogengänge werden auch für die Otolithensäcke gemacht, deren Exstirpation bei Cephalopoden und Crustaceen Desorientirungserscheinungen machen soll (Delage). Bei den Rippenquallen (Ctenophoren) ist der Otolith so auf vier in Sinneszellen wurzelnde Federn gestützt, dass er bei Neigung des Thierkörpers ungleich auf letztere drücken, und durch Verbindung der Sinneszellen mit den Schwimmplättchen eine Wiederaufrichtung bewirken könnte (Chun, Engelmann). Bei Wirbelthieren sind nach Breuer die Otolithen so auf den Haaren befestigt, dass sie durch ihre Schwere an denselben ziehen; bei niederen Wirbelthieren sollen diese Zugebenen an den drei vorhandenen Otolithen zu einander senkrecht stehen; bei den Säugern ist der eine Otolithenapparat (Lagena) zur Schnecke entwickelt.

Nach Einführung reizender Substanz in den Gehörgang (Chloroform, Chloral) werden zuweilen Zwangsbewegungen und Gleichgewichtsstörungen beobachtet (Brown-Séquard u. A.), welche von Einigen einer Einwirkung auf die Bogengänge zugeschrieben werden (Vulpian). Aber ähnlich wirkt zuweilen auch Reizung beliebiger Hautstellen (Brown-Séquard). Dieselbe Wirkung hat auch Eintreibung von

Flüssigkeiten in die Paukenhöhle, aber nicht durch Reizung der Bogengänge, sondern durch Eindringen in den Arachnoidalraum auf dem Wege des runden Fensters und des Aquaeductus cochleae (Baginsky).

IV. Die Schallwahrnehmung.

Die Gehörempfindungen kann man in unmusicalische oder Geräusche (im weiteren Sinne, also auch die kurzen Schalle, welche als Knall, Stoss etc. bezeichnet werden) und in musicalische oder Klänge eintheilen; eine besonders einfache Art der letzteren (vgl. p. 335) sind die Töne. An den Geräuschen und Klängen unterscheiden wir die Intensität und den Character, an den Klängen ausserdem die Tonhöhe, jedoch lassen auch Geräusche meist Höhenunterschiede wahrnehmen (vgl. sub. 3).

1. Die Wahrnehmung der Intensität.

Als objective Intensität einer Schallschwingung bezeichnet man deren lebendige Kraft, welche dem Quadrate der Geschwindigkeit (p. 9), und somit dem Quadrate der Schwingungszahl und der Amplitude proportional ist. Bei Fortpflanzung des Schalles in einem homogenen unbegrenzten Medium nimmt die Intensität mit dem Quadrate der Entfernung ab. Die Intensität der Schallempfindung wächst natürlich mit der objectiven Intensität am Ohre.

Eine scheinbare Ausnahme vom Intensitätsgesetz zeigt sich beim Schall fallender Körper, deren lebendige Kraft gleich $p \,.\, h$ ist, wenn p Gewicht und h Fallhöhe ist. Hiernach sollte die Intensität des Schalles beim Gewicht p' und der Fallhöhe h' dieselbe bleiben, wenn

$$\frac{p}{p'} = \frac{h'}{h}$$

ist. In Wirklichkeit aber tritt dies ein, wenn

$$\frac{p}{p'} = \left(\frac{h'}{h}\right)^{0.54} \text{ oder annähernd } = \sqrt{\frac{h'}{h}},$$

d. h. die Intensität ist annähernd der Wurzel der Fallhöhe, d. h. der Grösse der Bewegung, proportional (Schafhäutl, Vierordt, nach Oberbeck ist der Exponent 0,63). Hieraus wäre zu schliessen, dass beim Fall die lebendige Kraft nicht vollständig in Form von Schallbewegung auftritt. (Neuerdings wird von Starke wieder behauptet, dass die Intensität der lebendigen Kraft des Auffallens proportional ist). Der Fall ist noch hörbar, wenn $p = 1$ mgrm. und $h = 1$ mm. ist.

Die Reizschwelle des Schalles in Bezug auf Intensität wird meist durch das Quadrat der Entfernung gemessen, in welcher Geräusche, z. B. eine tickende Uhr, gewisse Sprachlaute (vgl. p. 377), gehört werden, genauer mit Fall-Phonometern (s. oben), oder mit einem

Telephon, dessen Ströme bis zur Hörgrenze geschwächt werden. Bezeichnet s die Reizschwelle eines Normalen, s' diejenige einer beliebigen Person, so kann man den Werth s/s' die Hörschärfe der letzteren nennen.

Aus der Entfernung, bis zu welcher Orgelpfeifen hörbar sind, hat man berechnet, dass Hören noch stattfindet, wenn die Lufttheilchen am Ohre eine Druckschwankung von 0,018 mm. Wasser und eine Schwingungsamplitude von 0,00004 mm. haben (das Trommelfell eine noch viel geringere); die lebendige Kraft des ganzen Trommelfells betrüge dabei für jede Schwingung $^1/_{542000}$ mgrm.-mm. (Töpler & Boltzmann). Noch viel niedriger liegt die Reizschwelle nach den Telephonversuchen von Wien, nämlich bei einer Energie des Trommelfells von $^1/_{454000}$ mgr.-mm. für die ganze Secunde oder $5{,}1 \cdot 10^{-18}$ cal. Hiernach würde man das Gras wachsen hören, wenn seine Energie als Schall aufträte.

Intensitätsunterschiede müssen, um gleich gut erkannt zu werden, annähernd der absoluten Intensität proportional sein (E. H. Weber, Wien, J. Merkel); es ist also auch hier das psychophysische Gesetz gültig (p. 475 f.).

2. Die Wahrnehmung der Tonhöhe.

a. Die Tonempfindung und ihre Grenzen.

Die Empfindung der Tonhöhe hängt von der Zahl der Schwingungen in der Zeiteinheit ab, die Höhe nimmt mit letzterer zu. Die absolute Höhe der Schwingungszahl wird viel weniger leicht wahrgenommen, als gewisse Höhenbeziehungen, welche Verhältnissen der Schwingungszahlen entsprechen, z. B. das Octavenverhältniss (Schwingungszahlen wie 1 : 2) u. s. w.

Es bedarf einer gewissen, anscheinend individuell variirenden Schwingungszahl, damit überhaupt ein Ton, und nicht getrennte Stösse, empfunden werde. Die Angaben schwanken zwischen 40 und 15 p. sec., ja es wird 8—10 als Grenze angegeben (Appunn jun.). Auch eine obere Grenze existirt; hier schwanken die Angaben zwischen 16000 und 41000 p. sec. Manche können so hohe Töne wie das Zirpen der Heimchen, die hohen Partialtöne der Zischlaute, nicht mehr hören. Die Hörfähigkeit erstreckt sich nach Obigem auf mindestens $8^1/_2$ und höchstens $12^1/_2$ Octaven.

Zur Hervorbringung der tiefsten Töne eignen sich breite, lange, am Ende belastete Metalllamellen, für die höchsten sehr kurze Stimmgabeln, oder ein sehr kurzes verstellbares (Galton'sches) Pfeifchen. Ueber Accommodation an hohe Töne s. p. 499. Im Alter erlischt das Wahrnehmungsvermögen für die höchsten Töne (Zwaardemaker).

Zur Wahrnehmung der Tonhöhe müssen mindestens 16—20 Schwingungen auf das Ohr wirken (Exner, Auerbach), die Präsentationszeit (p. 461 f.) ist also um so länger, je tiefer der Ton. Aber auch bei

weniger als 16 Schwingungen, ja bis zu 2 herab, ist die Tonhöhe noch, wenn auch immer ungenauer, erkennbar (W. Kohlrausch).

Ferner dürfen die Oscillationen unterbrochen sein, ja es genügen schon 2 derselben, um aus ihrem Zeitabstande die Tonhöhe bestimmt zu erkennen, wenn nur diese Stosspaare genügend häufig nach einander einwirken (Savart, Pfaundler, W. Kohlrausch). Der letztere Versuch kann so ausgeführt werden, dass in einem rotirenden Zahnrade, dessen Zähne durch Stoss gegen ein Kartenblatt Töne hervorbringen, die Zähne bis auf 2 benachbarte entfernt werden (Savart), oder durch Anblasen einer Lochsirene mit zwei Röhren zugleich (Pfaundler), oder durch Hinüberfahren mit den Nägeln zweier Finger über geripptes Papier (W. Kohlrausch). In den letzteren Fällen hört man neben dem Ton der Sirene resp. der Papierleistchen noch einen besonderen Ton, der vom Abstande der beiden Röhren oder Fingernägel abhängt. Fig. 94, *A* verdeutlicht dies indem die Reihe . . . den einen, , , , den zweiten Ton darstellt; man hört dann noch einen dritten, vom Abstand ., abhängigen Ton. Auf demselben Princip der Wiederholung von je zwei äquidistanten Impulsen beruhen auch die sog. Reflexionstöne (Baumgarten), welche z. B. entstehen, wenn das Geräusch eines Wasserfalles durch eine nahe Wand reflectirt wird, so dass jedem Stosse ein reflectirter in constant bleibendem Zeitabstand nachfolgt; in Fig. 94, *B* sind mit . die Stösse des ursprünglichen, mit , die des reflectirten Geräusches bezeichnet; der Reflexionston ist der dem Abstand ., entsprechende.

A ., ., ., ., ., ., ., ., ., ., .,
B ., ., ., ., .,., ., ., .,

Fig. 94.

Wenn die Unterbrechungen einer Schwingung in regelmässiger Periodik erfolgen, so geben sie zu einem besonderen, dieser Periode entsprechenden „Intermittenzton“ Anlass (König, Dennert, Hermann). Ein solcher entsteht z. B. wenn man am Savart'schen Rade in regelmässigem Abstande Zahnreihen verklebt, oder in der Löcherreihe einer Lochsirene periodische Lücken herstellt, oder eine Röhren- oder Telephonleitung, durch welche man einen Ton hört, periodisch unterbricht.

b. Die Unterschiedsempfindlichkeit für Tonhöhen.

Die Empfindlichkeit für Höhenunterschiede hängt mehr als alles Andere von Anlage und Uebung ab. Sie ist schärfer für die Unreinheit von Intervallen als für die Differenz benachbarter Töne (Preyer). So konnte in einem Falle noch unterschieden werden der Ton 503 von 500 ($^1/_{21}$ Ton), dagen 500,4 von 500,5 bei Vergleichung

mit der Octave 1001 ($^1/_{620}$ Ton). Geübte Musiker sollen noch die Töne 1000 und 1001 ($^1/_{128}$ Ton) unterscheiden können (E. H. Weber). Ob das Weber'sche Gesetz (p. 475) auch hier gilt, d. h. die noch wahrnehmbare Differenz der Schwingungszahlen diesen selbst proportional ist, ist im höchsten Grade streitig.

3. Die Wahrnehmung der Klangfarbe und des Geräuschcharacters.

Die Erkennung der Klangfarbe (z. B. der Instrumentart, welche eine Note hervorgebracht hat) ist Erkennung des zeitlichen Verlaufes der Schwingung (vgl. p. 334 f.); sie geschieht mit grosser Sicherheit und Vollkommenheit. Da jeder zeitliche Verlauf durch ein bestimmtes Intensitätsverhältniss der Partialtöne ausgedrückt werden kann, so wird angenommen, dass das Ohr aus jedem Klange seine Partialtöne in ihrem Intensitätsverhältniss heraushört, die Klangunterscheidung also auf Tonempfindung beruht (Helmholtz; Näheres s. sub 5).

Auch die Geräusche sind grossentheils periodische, also klangartige Erscheinungen, aber von nicht musicalischem Character, indem die Höhenempfindung zurücktritt. Dass aber eine bestimmte Höhe vorhanden ist, erkennt man, wenn man verschiedene gleichartige Geräusche hintereinander hervorbringt, z. B. mehrere ungleiche Holzstücke nach einander hinwirft, oder mehrere Pappfutterale nach einander plötzlich (mit Knall) öffnet; mit Geräuschen ersterer Art kann man Musik machen (Holz- und Strohinstrument). Viele Geräusche haben vocalartigen Character, der sich in ihrer Benennung ausspricht (Knattern, Knittern, Klirren, Schmettern, Donnern, Summen); für andere ist der gröbere zeitliche Verlauf characteristisch, z. B. für den Knall rasche Intensitätsabnahme, für die R-Laute langsame Intermission. Zur feineren Unterscheidung für Geräusche werden vermuthlich dieselben Mittel dienen wie für die der Klänge; gröbere Eigenschaften, z. B. die letzterwähnten, könnten wohl auch mit den elementarsten Hörapparaten durch den Zeitsinn wahrgenommen werden.

4. Die Erscheinungen bei gleichzeitigem Erklingen mehrerer Töne.

Aus einem Gemisch zahlreicher Töne, Klänge und Geräusche können einzelne Bestandtheile herausgehört werden. So hört man selbst im grössten Strassenlärm die Stimme eines Sprechenden, kann einzelne Instrumente einer Orchestermusik verfolgen, und einzelne Partialtöne eines Klanges heraushören, besonders wenn man sie sich vorher am Klavier angegeben hat. Dies Heraushören ist sehr bemerkenswerth, da alle gleichzeitigen Schallbestandtheile gemischt, d. h. in ihren Ordinaten algebraisch zusammengesetzt, schon in der Luft zugeführt werden, und das Trommelfell nur der gemischten Schwingung folgen kann.

Werden zwei in der Höhe nicht sehr verschiedene Töne gleichzeitig angegeben, so dass die Schwingungen abwechselnd mit Berg und Berg, und mit Berg und Thal coincidiren, so entsteht eine periodisch an- und abschwellende Gehörempfindung: die Schwebungen oder Stösse. Ihr Zahle in der Secunde ist $m-n$, wenn m und n die Schwingungszahlen beider Töne.

Liegen die Töne weiter von einander ab, so dass die Frequenz $m-n$ gross genug ist um selber als Ton wahrgenommen zu werden, so entsteht neben beiden primären Tönen ein dritter Ton von der Schwingungszahl $m-n$, der Tartini'sche oder Sorge'sche Ton. Sind die primären Töne sehr kräftig, so soll ausserdem ein Ton von der Schwingungszahl $m+n$ auftreten, der Summationston (Helmholtz), den aber bisher nur wenige bestätigen konnten.

Das genauere Gesetz der resultirenden Töne ist nach R. König folgendes: Beim Zusammenklingen der Töne m und n hört man keineswegs immer Schwebungen oder einen Ton von der Frequenz $m-n$, sondern allgemein, wenn $h\,n$ und $(h+1)\,n$ diejenigen beiden vielfachen von n sind, zwischen welchen m liegt, so hört man Schwebungen von der Frequenz $q=(h+1)\,n-m$, d. h. es ist so als wenn der tiefere Ton (n) Obertöne hätte, und der höhere mit den beiden ihm zunächst liegenden Obertönen schwebte; sind diese beiden Schwebungsfrequenzen sehr verschieden, so hört man nur die langsamere Schwebung, d. h. diejenige mit dem nächstliegenden (scheinbaren) Oberton; es wird dies der Fall sein, wenn $m-h\,n$ von $^1/_2\,n$ sehr verschieden ist. Ist $m-n<{}^1/_2\,n$, d. h. $n>{}^2/_3\,m$, also die primären Töne weniger als um eine Quinte verschieden, so erhält man nur den Tartini'schen Ton. Diese Gesetze lassen sich theoretisch aus den Coincidenzen herleiten (Radau, Voigt).

Schwebungsfrequenzen über 32 p. sec. geben zu Tönen Veranlassung („Schwebungstöne" oder „Stosstöne", König). Daneben hört man aber immer noch die Stösse selbst, bis zu mehr als 100 p. sec. Die Schwebungstöne können unter einander wieder Schwebungen und Schwebungstöne geben („secundäre Schwebungstöne", König), auch mit wirklichen Tönen schweben, was zu ihrer Erkennung benutzt werden kann.

Bei zwei primären Klängen können auch die Obertöne zu Schwebungstönen Veranlassung geben. Hierdurch können unter Umständen auch Summationstöne der primären Grundtöne zu Stande kommen. Zwei Obertöne gleicher, z. B. $x$ter Ordnung werden einen Summationston geben, wenn $m\,x-n\,x=m+n$, d. h. wenn $x=(m+n)/(m-n)$ und dieser Werth eine ganze Zahl ist; z. B. geben, wenn $m:n=3:2$, die dritten Partialtöne als Schwebungston den Summationston; ist dagegen $m:n=8:5$, so giebt die Schwebung zwischen dem 6. Partialton von m und dem 7. von n den Summationston. (König.)

Ueber die Ursache dieser Töne s. unten.

5. Zur Theorie der Ton- und Klangwahrnehmung.

Die scheinbar einfachste Annahme, dass der Hörnerv durch jeden Ton, Klang etc. in besonderer Weise erregt werde, widerspricht dem

Princip der specifischen Energie, welches vielmehr erfordern würde, dass jede Qualität des Schalles eine besondere Acusticusfaser erregt, wozu eine unendliche Zahl der letzteren vorhanden sein müsste.

Indess kann wie schon erwähnt die Unterscheidung der Klänge und Geräusche möglicherweise auf ein Heraushören ihrer tonartigen Componenten zurückgeführt werden; dann würden also nur so viel Acusticusfasern vorhanden sein müssen, als Tonhöhen unterscheidbar sind, was der Anatomie nicht widersprechen würde. Jenes Heraushören findet in der That statt; um Partialtöne eines Klanges zu hören, genügt die Aufmerksamkeit (vgl. p. 509). Auch das schon erwähnte Verfolgen einzelner Instrumente im Concert u. dgl. kann nur auf getrennter Wahrnehmung der tonartigen Bestandtheile beruhen (Helmholtz).

Ferner spricht für diese Theorie das Vorkommen von Basstaubheit und von Taubheit für die höchsten Töne. In manchen solchen Fällen ist durch die Section eine Läsion der Schnecke, und zwar bei Basstaubheit eine solche der Spitze, beobachtet (Moos), und andrerseits sollen partielle Exstirpationen beim Hunde ergeben, dass die Organe für die höchsten Töne in der ersten Windung liegen (Baginsky). Die Schnecke würde hiernach das Organ für Unterscheidung von Tonhöhen sein (Duverney, Boerhave, Helmholtz), wie auch ihr ausschliessliches Vorkommen bei den höchsten Thierklassen für eine besonders hohe acustische Function spricht.

Um weiter zu erklären, wieso jeder Ton eine besondere Acusticusfaser erregt, hat man die sinnreiche Annahme gemacht, dass das Ohr, und zwar die Schnecke, ein System von Resonatoren enthält, deren jeder auf einen besonderen Ton abgestimmt, und mit einer besonderen Acusticusfaser verbunden ist (Helmholtz). Diese Annahme wurde zugleich auf die einfachste Weise erklären, wie der Schall in seine tonartigen Componenten zerlegt und diese gesondert wahrgenommen, also die Klangfarbe, der Geräuschcharacter unterschieden wird.

Der anatomische Bau der Schnecke begünstigt diese Hypothese. Anfangs wurden die Corti'schen Bögen, deren Dimensionen regelmässig abgestuft sind, als die gesuchten Resonatoren betrachtet (Helmholtz). Da ihre Zahl gegen 3000 ist (Kölliker), so würden für die 7 Octaven des musicalischen Bereichs über 400 auf jede Octave, also über 33 auf jeden halben Ton kommen; wenn bei geübten Musikern 128 verschiedene Höhenempfindungen im Bereich eines ganzen Tonintervalls möglich sind (p. 509), so müsste angenommen werden, dass auch zwischen je zwei Resonatoren noch eine Tonstufe wegen gleich starker Erregung beider möglich ist. Noch leichter wird die Theorie durchführbar, wenn man annimmt (Hensen, Helmholtz), dass die Membrana basilaris, welche von der Basis zur Spitze der Schnecke immer schmaler wird, in radiärer Richtung viel stärker gespannt ist, als in lon-

gitudinaler; eine solche Membran verhält sich wie ein continuirliches System radialer Saiten. Aber unverständlich bleibt es, dass so kurze Saiten (die längsten Radien messen etwa 0,5, die kürzesten 0,05 mm.) so tiefe Eigentöne haben sollten, wie dem musicalischen Bereich entsprechen. Hierzu müsste, selbst bei Berücksichtigung der Belastung durch die Endolymphe, eine so verschwindend kleine Spannung angenommen werden, dass eine Schwingungsfähigkeit kaum denkbar ist.

Die Theorie der Resonatoren ergiebt, dass sie bei Erregung durch einen Ton gleichzeitig in der Periode desselben und derjenigen ihres Eigentones schwingen. Bei gedämpften Resonatoren hört die Eigenschwingung schnell auf, so dass nur diejenige nach dem einwirkenden Tone in Betracht kommt. Dieselbe ist cet. par. um so schwächer, je entfernter der Ton vom Eigenton ist. Ferner wird der Einfluss dieser Entfernung um so geringer, d. h. der Bereich des Mitschwingens um so grösser, je grösser die Dämpfung ist. Der Dämpfungsgrad der etwaigen Resonatoren im Ohre lässt sich aus der Thatsache entnehmen, dass ein Triller von 10 Tonschlägen p. sec. in allen Tonlagen bis zum *A* (110 Schw.) herab ohne Vermischung beider Töne gehört wird, woraus man schliessen kann, dass jeder der beiden Resonatoren, wenn der Ton wiederkehrt, d. h. nach $^1/_5$ sec. schon wesentlich verklungen, also etwa auf $^1/_{10}$ der ursprünglichen Intensität herabgegangen, mithin stark gedämpft ist. Dem angegebenen Dämpfungsgrad würde ein Mitschwingungsbereich von etwa $^1/_2$ Ton entsprechen, d. h. der Resonator *A* wird durch die Töne *As* und *Ais* noch mit $^1/_{10}$ derjenigen Intensität erregt werden wie durch seinen Eigenton. Die geringste anzunehmende Zahl von Resonatoren würde also den halben Tönen entsprechen (Helmholtz).

Entscheidend für die Zulässigkeit der Resonatorentheorie würde es sein, ob die Klangfarbe ausser vom Intensitätsverhältniss auch vom Phasenverhältniss der Partialtöne abhängt oder nicht. Die Zusammensetzung zweier Töne liefert bei jedem anderen Phasenverhältniss auch eine andere resultirende Curve; sehr einfach wird dies durch Fig. 95 erläutert, welche oben zwei Tonschwingungen, unten deren Combination zeigt. Da das Phasenverhältniss sich wegen der Verschiebung der Partialschwingungen gegen einander periodisch ändert, ändert sich auch die resultirende Curve. Die Resonatorentheorie verlangt, dass das Phasenverhältniss ohne Einfluss auf das Gehörte ist, da ja das Ohr die combinirte Schwingung in ihre Bestandtheile auflösen und jeden derselben wie einen besonderen Ton wahrnehmen soll. Nach Versuchen mit dem p. 353 erwähnten Vocalapparat, an welchem man die Phasen der einzelnen Stimmgabeln willkürlich ändern kann, soll nun in der That diese Veränderung auf die Klangfarbe des Vocals keinen Einfluss haben (Helmholtz). In neueren Versuchen (König) wurden

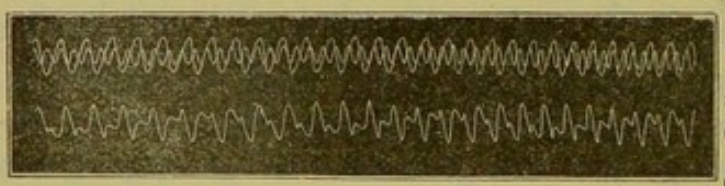


Fig. 95.

dagegen Curven, welche aus gegebenen Partialtönen bei verschiedenen Phasenverhältnissen combinirt wurden, in Blech ausgeschnitten und durch einen der Ordinate parallelen Spalt, an welchem sie rasch vorübergeführt wurden, angeblasen („Wellensirene"), und hierbei zeigte sich ein entschiedener Einfluss des Phasenverhältnisses auf die Klangfarbe; wenn diese und ähnliche Versuche (mit gleichzeitiger Anblasung mehrerer Sinuscurven bei verschiedenem Phasenverhältniss) einwandfrei wären, so würden sie die Resonatorentheorie widerlegen.

Den stärksten Einwand gegen die Resonatorentheorie bilden aber die oben besprochenen Schwebungstöne. Dieselben sind rein subjectiv, und erregen niemals einen Resonator (König); ihre Hörbarkeit erscheint also mit der Theorie unvereinbar. Ein Gemisch zweier einfacher Töne ergiebt durch Zerlegung immer nur diese, kann also keinen dritten, dem Schwebungston entsprechenden Resonator in Schwingung versetzen. Diese Schwierigkeit schien beseitigt werden zu können durch den mathematischen Nachweis, dass zwei Töne von den Schwingungszahlen m und n, wenn sie auf einen Körper von unsymmetrischer Elasticität so stark einwirken, dass das Gesetz der ungestörten Superposition (algebraischen Summation) der Schwingungen nicht mehr gilt, an diesem Körper objective Schwingungen von den Frequenzen $m-n$ und $m+n$ hervorbringen können, welche man Combinationstöne nannte, und zwar Differenz- und Summationston (Helmholtz). Der asymmetrisch elastische Körper wurde im Trommelfell, auch im Hammer-Ambossgelenk (p. 495) erblickt. Die Tartini'schen Töne sollten Differenztöne sein, also Schwebungstöne gar nicht existiren. Allein diese Aufstellung erscheint unhaltbar: 1) weil die resultirenden Töne in vielen Fällen ganz verschieden sind von den Differenz- und Summationstönen (vgl. p. 510), 2) weil die mathematisch abgeleiteten Combinationstöne verschwindend schwach sind gegen die primären Töne, während die wirklichen von annähernd gleicher Ordnung mit letzteren sind, 3) weil auch ganz schwache Töne, z. B. von verklingenden Stimmgabeln, Tartini'sche Töne geben, so dass von Nichtgültigkeit der linearen Superposition nicht die Rede sein kann, 4) weil das Trommelfell für das Hören der Tartini'schen Töne nicht wesentlich ist; man hört sie auch mit verstopften Gehörgängen, durch Knochenleitung, und mit defecten Trommelfellen (Dennert, Hermann).

Wenn demnach die Resonatorentheorie an den Tartini'schen Tönen scheitert, und letztere als Schwebungstöne zu betrachten sind (Th. Young), so muss dem Ohre die Eigenschaft zugeschrieben werden, jede Pe-

riodicität, sobald sie in die p. 507 angegebenen Grenzen fällt, als Ton wahrzunehmen. So vereinigen sich nicht nur Schwebungen und mechanische Stösse (Zahnräder gegen Papier) zum Tone, sondern auch periodische Unterbrechungen eines Tones (Intermittenztöne, p. 508). Auch Curven, welche periodische Maxima der Amplituden haben, z. B. Schwebungscurven, geben an der Wellensirene den entsprechenden Ton. So ist auch in den Vocalklängen (p. 354) die gehörte Note der Stimmton, obgleich er als Partialton verschwindend schwach ist, er entspricht aber der Periode der Amplitudenmaxima (Hermann).

Dabei bleibt die Annahme unangetastet, dass jede Frequenz eine besondere Acusticusfaser erregt; jedoch bleibt unerklärt, worauf dies beruht. Ebenso muss, falls das Ohr den Klang in seine Partialtöne zerlegt und diese einzeln wahrnimmt, der Modus dieser Zerlegung vor der Hand unerklärt bleiben. Das zuletzt angeführte Beispiel (Vocale) zeigt übrigens, dass die Klangwahrnehmung nicht allein auf Zerlegung beruhen kann.

Die Resonatorentheorie betrachtete nur die Schwebungen als subjectiv und erklärte sie aus periodischer Erregung eines zwischen beiden Tönen liegenden und von ihnen gemeinsam erregten Resonators (Helmholtz). Aber während bei hohen Tönen in der That nur sehr nahe übereinstimmende Töne Schwebungen geben, schweben in den tiefsten Octaven auch weit entfernte, obwohl nach der Tonunterscheidung zu urtheilen hier auf die Octave etwa ebensoviel Resonatoren kommen. Das Entscheidende für das Zustandekommen von Schwebungen ist also nicht die Beziehung der Töne zum Resonatorensystem, sondern nur die absolute Differenz ihrer Schwingungszahlen.

6. Die Consonanz und die Dissonanz.

Mehrere gleichzeitige Töne geben je nach dem Verhältniss ihrer Schwingungszahlen eine consonanten (wohlgefälligen) oder dissonanten Zusammenklang. Das Octavenverhältniss (1 : 2) und die Duodecime (1 : 3) bilden die vollkommenste Consonanz; dann folgen in der Richtung zur Dissonanz: Quinte (2 : 3), Quarte (3 : 4), grosse Sexte (3 : 5), grosse Terz (4 : 5), kleine Sexte (5 : 8), kleine Terz (5 : 6) u. s. w. Diese Erscheinung lässt sich durch die Annahme erklären, dass die Dissonanz auf den durch sie bedingten Schwebungen der Töne oder (bei Klängen) ihrer Obertöne beruhe, welche bei einer gewissen Frequenz (etwa 33 per sec.) einen ähnlich unangenehmen Eindruck auf das Ohr machen, wie das Flackern eines Lichtes auf das Auge (Helmholtz).

Um das Gesagte zu erläutern, stellt die Figur 96 die Schwingungszahlen der 8 ersten Partialtöne für die Tonleiter innerhalb einer Octave dar; sollten sich alle Bedingungen der Dissonanz ergeben, so müsste die Figur auch die Schwebungstöne darstellen, welche hier nicht berücksichtigt sind. Die Puncte haben einen

den Schwingungszahlen entsprechenden Horizontalabstand. Man erkennt, dass einzelne Partialtöne um so näher an solche der Prim heranrücken, je complicirter das Intervall-Verhältniss. Die Zahl von 33 Schwebungen würde beim Grundklang *c* 128 schon durch die grosse Terz, beim Grundklang *c* 256 erst durch die grosse

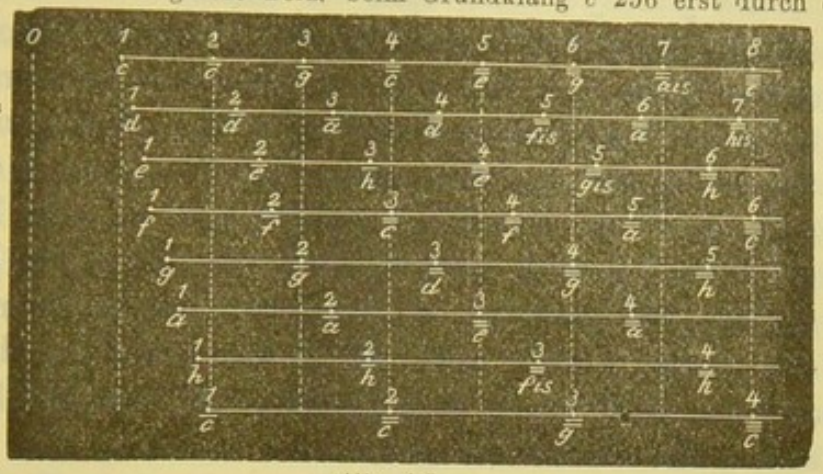


Fig. 96.

Secunde und grosse Septime erreicht. Je tiefer das Intervall liegt, um so leichter wird es dissonant. Absolute Consonanz besitzen nur Octave, Duodecime, zweite Octave etc., bei welchen nur Partialtöne der Prim sich wiederholen.

Ist n die Schwingungszahl des tieferen und m die des höheren Grundtons und reducirt man den unächten Bruch m/n auf die kleinsten ganzen Zahlen m_1/n_1), so ist die kleinste Schwebungszahl $= n_1/n$, also um so kleiner, je kleiner n (je tiefer das Intervall) und je grösser n_1 (je incommensurabler das Intervallverhältniss).

Für die angeführte Theorie spricht, dass der Zusammenklang reiner Töne von dissonanten Intervallen (z. B. 6 : 7; 15 : 19; 11 : 13) nicht dissonant klingt, wenn sie so hoch liegen, dass keine Schwebungen merklich werden (Preyer).

Auf der Consonanzlehre beruht die Theorie der Harmonie, der Accordarten etc., auf welche hier nicht eingegangen werden kann. Aber auch für die Melodie, d. h. die Aufeinanderfolge der Klänge, ist das Verhältniss der Partialtöne von Bedeutung; folgt auf einen Klang die Octave, so wird die Aufmerksamkeit nicht durch neue Töne gefesselt, wohl aber bei Quint, Quart etc.

7. Das An- und Verklingen und die Ermüdung des Ohres.

Ein Schall, welcher dem Ohre nur sehr kurze Zeit durch einen Schlauch zugeleitet wird, wird nicht wahrgenommen; die Schallempfindung tritt also nicht augenblicklich ein, sondern erfordert eine Zeit, welche mit der Schwäche der Töne zunimmt und bei den schwächsten 1—2 Secunden betragen kann (Urbantschitsch). Diese Zeit des Anklingens ist nicht zu verwechseln mit der zur Erkennung der Tonhöhe nöthigen (p. 507). Andererseits klingt die Schallempfindung nicht augenblicklich mit dem objectiven Schall ab, sondern überdauert denselben eine kurze Zeit (Helmholtz u. A.), so dass man z. B. bei kurzem Intervall zweier Töne keine Pause hört. Die Zeit des Abklingens beträgt

für tiefe Töne	(c^1)	0,0395 sec.	(A. M. Meyer)
„ hohe „	(c^5)	0,0055 „	„
„ Geräusche		0,016 „	(Mach)
„ „		0,002 „	(Exner).

Das Nachtönen kann ebenso gut auf unvollkommener Dämpfung der schwingenden Theile im Ohre wie auf Persistenz der nervösen Erregung beruhen. Das Nachtönen bewirkt bei schnell auf einander folgenden Tönen (wie sie entstehen, wenn man den Abstand der Zähne am Savart'schen Rade von Strecke zu Strecke wechseln lässt) eine Mischung derselben in Form eines Geräusches, analog der Farbenmischung auf dem Farbenkreisel. Sehr lang anhaltende Nachtöne, z. B. das in den Ohren Klingen eines Tones oder gar eines Musikstücks lange nach dem Aufhören gehören zu den psychischen Erscheinungen; ebenso andere Gehörhallucinationen.

Bei anhaltender Einwirkung eines Tones nimmt der Eindruck bald an Intensität ab, oder schwindet ganz, offenbar durch Ermüdung des Hörnerven oder seiner Centralorgane. Hält man z. B. vor beide Ohren zwei gleich tönende Stimmgabeln, und dreht die eine so um ihre Axe, dass der Ton durch Interferenz beider Zinken abwechselnd verschwindet und wieder auftritt, so hört man nicht etwa die andere continuirlich, sondern beide tönen abwechselnd, die nicht gedrehte nur während die andere nicht gehört werden kann (Dove). Der continuirliche Ton wirkt also schwächer als der eben wiedererscheinende. Ferner wird ein hoher continuirlicher Pfeifenton bald unhörbar, aber nach kurzem Pausiren sogleich wieder hörbar (Rayleigh). Eine Stimmgabel, welche vor dem Ohr, auf das sie wirkte, nicht mehr gehört wird, kann am anderen unermüdeten Ohr noch gehört werden; erst nach 5—6 Secunden hören beide Ohren den Ton wieder gleich gut; ein neuer Ton von anderer Höhe wird vom ermüdeten Ohre so gut gehört wie vom anderen, die Ermüdung erstreckt sich also nur auf die gehörte Tonhöhe und dauert mehrere Secunden (Urbantschitsch). Auf Ermüdung für die Obertöne beruht auch die Erscheinung, dass ein Klang leerer erscheint, wenn unmittelbar vorher Obertöne desselben stark angegeben worden sind (J. J. Müller).

8. Subjective und entotische Gehörempfindungen.

Subjective Gehörempfindungen nennt man solche, welche nicht auf wirklichen Schallschwingungen beruhen. Hierher wird das Ohrenklingen und Ohrensausen gerechnet, Töne und Geräusche, welche von Erregungen des Hörnerven durch unbekannte Einflüsse, namentlich bei krankhaft erhöhter Erregbarkeit, herrühren sollen, von Anderen

aber als Eigentöne der Ohrtheile selbst, also als entotische Phänomene betrachtet werden; die Höhe des Ohrenklingens wird zu h^3 bis e^4 angegeben, was zum Eigenton des Gehörgangs stimmen würde (Lucae). Die zuweilen beobachteten subjectiven musicalischen Töne sind höchstwahrscheinlich durch abnorme Erregung einzelner Acusticusfasern zu erklären, da in den betreffenden Fällen zugleich Hyperästhesie gegen die entsprechenden objectiven Töne vorhanden war (Moos, Czerny, Samelson).

Von den subjectiven Gehörempfindungen sind die entotischen zu unterscheiden, objective Wahrnehmungen, deren Ursache jedoch im Gehörorgan selbst liegt. Hierher gehören: 1. Brausende Geräusche, hervorgebracht durch Schwingungen der Luft im äusseren Gehörgang oder in der Paukenhöhle, wenn diese von der äusseren Atmosphäre abgesperrt sind (ersterer durch vorgehaltene oder eingesteckte verschliessende Körper, durch Ohrenschmalz u. s. w., letztere durch Verschliessung der Tuba Eustachii); jene erscheinen besonders stark, wenn die Luft in einem an den Gehörgang als dessen Verlängerung angesetzten hohlen Körper, z. B. einer Röhre, mitschwingt. Sie rühren unzweifelhaft davon her, dass man jetzt besser durch Knochenleitung hört und daher die Muskelgeräusche, namentlich des Kopfes, die Reibungsgeräusche des Blutes in den Kopfgefässen etc. wahrnimmt. 2. Das p. 498 erwähnte knackende Geräusch. 3. Klopfende Geräusche, hervorgebracht durch das Pulsiren der Arterien im Gehörgang, oder das fortgeleitete fernerliegender Arterien, besonders wenn man mit dem Ohre auf einem harten Körper liegt. 4. Reibungsgeräusche, durch die Blutcirculation. 5. Muskelgeräusche etc. 6. Möglicherweise das Ohrenklingen (s. oben).

9. Das Hören mit beiden Ohren und die Localisation des Schalles.

Der Nutzen zweier Ohren liegt nicht allein in der grösseren Sicherung gegen völlige Taubheit und in gegenseitiger Ergänzung im Falle einseitiger Mängel, sondern vorzugsweise in der Beihülfe zu der, übrigens stets unsicheren, Beurtheilung der Richtung des Schalls, da meist das eine Ohr stärker getroffen wird. Ob eine unmittelbarere Richtungsempfindung stattfindet, ist nicht bekannt (vgl. p. 505); vorn und hinten wird sehr leicht verwechselt (v. Kries). Es liegt in der Natur der Schallausbreitung, dass sie höchstens im freien Raum eine genaue Localisation zulässt. Schall, welcher nicht durch das Trommelfell, sondern durch Knochenleitung zugeführt wird (z. B. unter Wasser bei luftfreien Gehörgängen), wird überhaupt nicht nach aussen projicirt, sondern erscheint im Kopfe (E. H. Weber). Die Entfernung

der Schallquelle wird nur indirect (nach der scheinbaren Stärke bei bekannter absoluter) beurtheilt; daher die bekannte Art herannahende und abziehende Musik auf dem Theater darzustellen.

Die reflectirenden Flächen beider Ohrmuscheln lassen sich auf zwei sich vorn schneidende Ebenen reduciren, und somit sind vier Schallquellenlagen unterscheidbar: Schall im vorderen Winkel trifft direct beide Ohren, in den seitlichen nur Eines und im hinteren keines (Steinhauser, S. P. Thompson).

Ein Schall, welcher beide Ohren ungleich stark trifft, wird im Allgemeinen auf die Seite des stärker getroffenen verlegt, wie der p. 516 angeführte Dove'sche Versuch zeigt; so wird auch wenn ein Ohr hyperästhetisch ist, der Schall in dieses verlegt (W. v. Bezold). Auch auf den Schädel gesetzte Stimmgabeln scheinen im näheren Ohr zu tönen; jedoch ist die Localisationsgrenze beider Ohren nicht genau median (Urbantschitsch). Bei genau gleich starker Erregung beider Ohren durch zwei Telephone soll das Geräusch in der Medianebene seinen scheinbaren Sitz haben (Tarchanoff), ebenso bei zwei unisonen Stimmgabeln (Schäfer). Einen sehr merkwürdigen und unerklärten Einfluss soll die Phase haben; bei gleich starker Erregung beider Ohren, aber mit entgegengesetzter Schwingungsphase (z. B. in den negativen Schwebungsphasen zweier fast unisoner Gabeln, oder bei zwei Telephonen mit entgegengesetzter Stromphase) soll der Schall jedesmal in den Hinterkopf verlegt erscheinen (Thompson).

Ueber die nervösen Beziehungen beider Ohren ist wenig Sicheres bekannt. Ein Ton klingt stärker, wenn er beiden Ohren gleichzeitig zugeleitet wird, aber das Hören eines Ohres wird auch verstärkt, wenn das andere überhaupt durch irgend einen Schall gleichzeitig erregt wird (Le Roux, Urbantschitsch). Vertheilt man zwei mit einander schwebende Töne auf beide Ohren, so tritt die Schwebung ein, ob auch ein Schwebungston ist zweifelhaft. Meist empfinden beide Ohren den gleichen Ton ungleich hoch (Fessel, Fechner), und pathologisch kann der Unterschied, welcher auf Verstimmung der Resonatoren zurückgeführt wird, vorübergehend sehr gross sein (v. Wittich, Burnett).

VI. Die Schutzorgane des Ohres.

In gewissem Sinne kann die Ohrmuschel, namentlich bei Thieren, wo sie äusserlich beweglich ist, als Schutzorgan für das Ohr betrachtet werden, da die Vorlagerung von Vorsprüngen (z. B. des Tragus beim Menschen) das Eindringen von Staub und kalter Luft in das Ohr erschwert. Fernere Schutzorgane des Ohres sind die steifen borstenähnlichen Haare (Vibrissae) des äusseren Gehörgangs und die Ohrenschmalzdrüsen, deren Secret die Wand des Gehörgangs schlüpfrig erhält.

Die Bedeutung des Ohreoschmalzes ist unklar; bei Mangel desselben tritt Schwerhörigkeit und Brausen auf, ohne bekannte Ursache. — Das innere Ohr ist durch seine Lage im Innern des Felsenbeins vollkommen vor jedem Eingriff geschützt.

E. Der Gesichtssinn.

Geschichtliches (hauptsächlich nach Helmholtz, physiol. Optik). Die Dioptrik des Auges wurde zuerst von Kepler 1602 in ihren Grundzügen erkannt und dargestellt, nachdem schon Porta, der Erfinder der Camera obscura, das Auge mit letzterer verglichen hatte. Der Jesuitenpater Scheiner (1609) stellte das verkehrte Netzhautbild an Thieraugen und 1625 auch am menschlichen Auge durch Bloslegung der Netzhaut von hinten dar, und erfand den nach ihm benannten Versuch über Zerstreuungsbilder. Huyghens construirte 1695 ein künstliches Auge und demonstrirte an demselben die Wirkung der Brillengläser. Die Berechnung und experimentelle Bestimmung der Cardinalpuncte erfolgte, besonders nachdem Gauss 1841 die Theorie derselben begründet hatte, hauptsächlich durch Volkmann 1836 und 1846, Moser 1844 und Listing 1845. Helmholtz gab diesen Bestimmungen durch die Erfindung des Ophthalmometers 1855 eine festere Grundlage und gab der Dioptrik des Auges durch seine 1856—1866 erschienene physiologische Optik einen Abschluss. Den Astigmatismus bemerkte zuerst Young 1801, als allgemeineres Vorkommniss aber erst Donders und Knapp 1861. Die Dioptrik schief einfallender Strahlenbündel wurde erst 1874 in Angriff genommen. Die Lehre von der Reflexion im Auge und dem Augenleuchten wurde, nachdem Mariotte 1668, Prevost und Gruithuisen 1810 gezeigt hatten, dass das Leuchten der Augen nur von reflectirtem Licht herrührt, durch Cumming 1846 und Brücke 1847 begründet und durch Helmholtz's Erfindung des Augenspiegels 1851 zum Abschluss gebracht.

Die Nothwendigkeit einer Accommodation erkannte schon Kepler 1604, welcher auch die seit Anfang des 14. Jahrhunderts bekannte Wirkung der Brillengläser richtig erklärte. Scheiner bemerkte 1619 die mit der Accommodation verbundene Pupillenverengerung. Der eigentliche Mechanismus wurde aber erst in den letzten Jahrzehnten nach Ueberwindung zahlreicher irriger Ansichten aufgeklärt; die schon seit Descartes (1637) vielfach behauptete Formveränderung der Linse konnte Th. Young 1801 an sich selbst durch einen sinnreichen Versuch nachweisen; objectiv aber wurde sie erst durch die Spiegelbildchen 1849 von M. Langenbeck und 1851—53 von Cramer und Helmholtz nachgewiesen. Als Motor für die Accommodation wurde der von Brücke 1846 nachgewiesene Ciliarmuskel erkannt, für dessen Wirkungsweise Helmholtz 1856 die jetzt herrschende Hypothese aufstellte und dessen Innervation Hensen & Völckers 1868 ermittelten.

Den Nachweis, dass es nur eine positive Accommodation giebt, und eine elegante numerische Bezeichnung der Accommodationsgrösse verdankt man Donders.

Die Zurückführung des Sehactes auf eine Reizung der Netzhaut durch das Licht wurde, obgleich das Sehen schon von den Alten vielfach discutirt wurde, hauptsächlich durch Haller's Irritabilitätslehre (vgl. p. 258) und durch die Erfahrungen über Druckphosphene und electrische Lichtempfindungen (Pfaff, Ritter,

Volta 1794—1805, Purkinje 1819—1825), sowie durch J. Müller's Lehre von den specifischen Energien (1826) angebahnt. Die Erkennung der lichtempfindlichen Schicht wurde, nachdem Mariotte schon 1668 den blinden Fleck entdeckt hatte, hauptsächlich durch H. Müller's Untersuchungen über die Netzhautstructur 1855 begründet; schon 1851 hatte Helmholtz die Stäbchen- und Zapfenschicht durch Exclusion als den Ort der Erregung bezeichnet. Das Verständniss des Sehactes wurde namentlich gefördert durch Volkmann's Vergleichungen zwischen der Grösse der Empfindungskreise und der Netzhautelemente (1863), durch Aubert's & Förster's Gesichtsfeldmessungen (1857), durch M. Schultze's vergleichende Beobachtungen der Netzhautelemente 1866, durch Boll's Entdeckung des Sehpurpurs 1876 und durch die Entdeckung der Actionsströme der Netzhaut (Holmgren 1871, Dewar & M'Kendrick 1874, Kühne & Steiner 1880).

Die Lehre vom Farbensehen datirt von Newton's Entdeckung der verschiedenen Brechbarkeit der Farben und der Zusammensetzung des weissen Lichtes 1657. Nachdem Huyghens 1690 die Undulationstheorie aufgestellt hatte, erkannte Euler 1746, dass der Unterschied der Farben auf der Verschiedenheit der Schwingungsdauer und Wellenlänge beruht. Die Lehre von der Farbenmischung und den Grundfarben, welche auf den Erfahrungen der Maler beruht, wurde besonders durch Grassmann, Maxwell und Helmholtz 1852—56 wissenschaftlich begründet, und die von Young 1807 aufgestellte Theorie der Farbenempfindung besonders durch Helmholtz mit dem Princip der specifischen Energie in Verbindung gebracht. Eine andere Theorie des Farbensehens wurde 1872 von Ewald Hering aufgestellt.

Die positiven und negativen Nachbilder wurden 1634 von Peiresc beschrieben, Newton berechnete aus ihnen die Dauer des Lichteindrucks. Der Farbenkreisel wird von Musschenbroek 1760 erwähnt, die stroboscopische Scheibe wurde von Plateau und von Stampfer 1832 erfunden. Die Contrasterscheinungen erwähnt Leonardo da Vinci († 1519), die farbigen Schatten Otto v. Guericke 1763, Buffon 1743 u. A. Die Irradiation, welche von den Alten erwähnt wird, erklärte schon Kepler 1604, in neuerer Zeit namentlich Volkmann aus mangelhafter Accommodation, während Descartes (1637) und später Plateau (1838) sie auf nervöse Ausstrahlung zurückzuführen versuchten. Zahlreiche subjective Gesichtserscheinungen entdeckte Purkinje um 1820.

Die Bewegungen des Augapfels fasste zuerst J. Müller 1826 in der Hauptsache richtig auf; er entdeckte die sog. Raddrehung, war aber hinsichtlich der Lage des Drehpunctes im Irrthum, welche erst Donders & Doijer 1862 richtig bestimmten. Die Gesetze der Augendrehung wurden von Listing, Meissner, Donders und Helmholtz ergründet, und von letzterem 1863 auf das Princip der leichtesten Orientirung zurückgeführt.

Die Erklärung des Aufrechtsehens trotz der umgekehrten Netzhautbilder gab schon Kepler mittels des Projectionsgesetzes, welches Volkmann 1836 in die jetzt angenommene Gestalt brachte. Die Entfernungs- und Tiefenwahrnehmung wurde ebenfalls von Kepler ziemlich richtig aufgefasst; genauere Theorien datiren namentlich von der Erfindung des Spiegel-Stereoscops durch Wheatstone 1833 und des Linsenstereoscops durch Brewster 1843 und dem Dove'schen Momentanbeleuchtungsversuch 1841. In den damit innig zusammenhängenden Fragen des binocularen Doppelt- und Einfachsehens, des Horopters und des Wettstreites der Sehfelder stehen sich schon seit Jahrhunderten zwei Anschauungen gegenüber: die-

jenige der absoluten Identitätslehre, welche schon von Galen vertreten wird, welcher je zwei Sehfasern sich im Chiasma vereinigen lässt, und die Projectionstheorie von Kepler. Die Horopterlehre wurde von Aguilonius 1613 begründet und namentlich von J. Müller 1826, Prevost 1843, Helmholtz 1862, Volkmann 1863 und Hering 1863 gefördert. Den stereoscopischen Glanz entdeckte Dove 1850.

Die Entwickelung der Lehre vom Sehen ist auch für allgemeinere Fragen über die Sinneswahrnehmung, besonders für den Streit zwischen der nativistischen und empiristischen Sinnestheorie, von Bedeutung gewesen. Doch kann auf die Geschichte dieses Streites hier nicht eingegangen werden.

Allgemeines.

Die Perception des Lichtes geschieht durch die in der Netzhaut gelegenen Aufnahmeapparate des Sehnerven. Durch dieselben kann Intensität und Farbe (Wellenlänge) des Lichtes percipirt werden, während für die Schwingungsrichtung (Polarisation) keine unmittelbare Wahrnehmung existirt (vgl. jedoch unten die Haidinger'schen Büschel).

Auf den niedersten Thierstufen beschränkt sich wahrscheinlich das Sehvermögen auf die Unterscheidung von Hell und Dunkel und von Farben; bei den höheren Thieren wird jedoch auch der Ort jedes leuchtenden Punctes in seiner Lage zum Auge wahrgenommen, und dadurch die Unterscheidung der verschiedenen neben einander vorhandenen Helligkeiten und Farben, d. h. das Sehen von Gegenständen ermöglicht. Hierzu ist nöthig, dass jeder Punct der Aussenwelt sein Licht nur auf ein einziges Nervenelement wirken lassen kann; es müssen also zu den Aufnahmeappareten noch optische Hilfsapparate hinzukommen. Bis jetzt sind zwei Arten solcher bekannt: 1. In den facettirten Augen der Insecten und Crustaceen ist jedes nervöse Element am Grunde eines Krystallkegels angebracht, und alle Krystallkegel sind radial gruppirt und von einander optisch isolirt; jeder lässt also zu seinem Nervenelement nur das in der Richtung seiner Axe einfallende Licht zutreten, so dass ein musivisches Sehen zu Stande kommt, welches um so genauer sein muss, je näher die Gegenstände (J. Müller); das so entstehende aufrechte Bild ist microscopisch nachweisbar (Exner). 2. In den refractorischen Augen der Wirbelthiere, Mollusken etc. wird durch Brechung in einem gemeinsamen dioptrischen Apparat das von einem äusseren Puncte ausgehende Lichtstrahlenbündel in einem bestimmten Netzhautpuncte wieder vereinigt, d. h. ein reelles Bild der Gegenstände erzeugt wie in der Camera obscura (Kepler, Scheiner). Nur die refractorischen Augen werden hier erörtert.

Dass auch jedes Feld des Insectenauges von entfernten Gegenständen ein

reelles Bildchen liefert, welches man unter dem Microscope sehen kann, hat wahrscheinlich für das Sehen keine Bedeutung, denn es ist unwahrscheinlich, dass innerhalb einer Abtheilung noch Bilddetails unterschieden werden können, und es wäre schwer begreiflich, wie ein Multiplum von Bildern desselben Objects zu einer einheitlichen Wahrnehmung führen sollte. (Die Entstehung der reellen Bildchen rührt nicht von gekrümmten Endflächen der Krystallkegel her, sondern vermuthlich von conaxialen Verschiedenheiten des Brechungsindex; Gelatinecylinder, welche man in Wasser vom Mantel her quellen lässt, geben trotz ebener Grundflächen bei verticalem Lichtdurchtritt reelle Bilder, Exner.)

I. Die Abbildung der Gegenstände im Auge.

1. Die optischen Constanten des Auges.

a. Die Schematisirung des dioptrischen Apparates.

Die brechenden Medien des Auges sind, der Reihe nach wie sie der einfallende Lichtstrahl durchläuft, folgende; 1. die Cornea, 2. der Humor aqueus, 3. die Linse mit ihrer Kapsel, 4. der Glaskörper. Diesen Medien entsprechen vier trennende oder brechende Flächen: zwischen Luft und Corneasubstanz, zwischen Cornea und Humor aqueus u. s. w. Um nun den Gang eines einfallenden Strahles durch das Auge bis zur Retina zu verfolgen, müssen gegeben sein: 1. die Brechungsindices sämmtlicher Medien, 2. die Gestalten sämmtlicher brechenden Flächen, 3. die Entfernungen der letzteren von einander und von der Projectionsfläche (Retina).

Die Linse ist kein einfaches brechendes Medium; ihre Consistenz und ihr Brechungsvermögen werden von aussen nach innen immer grösser und die Flächen gleichen Brechungsvermögens nehmen nach innen an Krümmung zu. Das Schema Fig. 97, welches den Bau der Linse vereinfacht darstellt, zeigt, dass man dieselbe sich zusammengesetzt denken kann aus einer starken Convexlinse *c* und zwei Concavlinsen *a* und *b*. Letztere neutralisiren einen Theil der Wirkung von *c*; und zwar einen um so geringeren Theil, je kleiner ihr Brechungsindex ist. Dadurch, dass *a* und *b* einen kleineren Brechungsindex haben als *c*, ist also die Gesammtwirkung der Linse grösser, als wenn sie denselben Index mit *c* hätten, d. h. die Linse homogen wäre und durchweg das hohe Brechungsvermögen des Kerns hätte. Für die Rechnungen am Auge denkt man sich an die Stelle der Linse eine homogene Linse von gleicher Brennweite und gleicher Gestalt gesetzt; man muss dann derselben einen Brechungsindex ertheilen, den man den Totalindex der

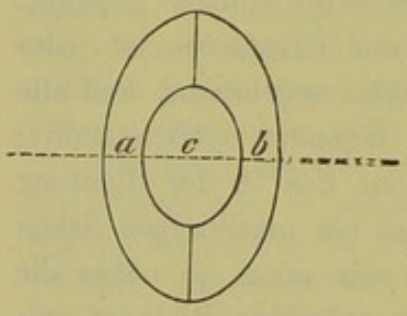


Fig. 97.

Linse nennt, und der nach dem eben Gesagten grösser ist als der stärkste wirkliche Index der Linse (in ihrem Kern). Ueber den Nutzen der Linsenschichtung s. unten bei der Prüfung der Vollkommenheit des dioptrischen Apparates.

Das Problem der optischen Behandlung des Auges vereinfacht sich ferner dadurch bedeutend, dass die Cornea eine parallelwandige Platte ist, welche vorn und hinten an Flüssigkeiten annähernd gleichen Brechungsvermögens grenzt (vorn die bespülende Thränenflüssigkeit, hinten den Humor aqueus); ein solcher Körper kann aber bekanntlich (wie eine beiderseits von Luft begrenzte Glasplatte, eine Fensterscheibe, ein Uhrglas) dem durchgehenden Lichtstrahl keine neue Richtung geben, sondern ihn nur parallel mit sich selbst ein wenig verschieben. Man kann daher die Cornea ganz vernachlässigen, und so rechnen, als wenn der Humor aqueus bis zur vorderen Corneafläche, genauer der vorderen Grenze der Thränenschicht, reichte. Es bleiben demnach für das schematische Auge nur drei brechende Medien übrig, nämlich Humor aqueus, Linse und Glaskörper, somit drei brechende Flächen: vordere Corneafläche, vordere und hintere Linsenfläche. Diese drei Flächen sind annähernd centrirt, d. h. ihre Krümmungsmittelpuncte liegen annähernd in Einer geraden Linie, der optischen Axe des Auges.

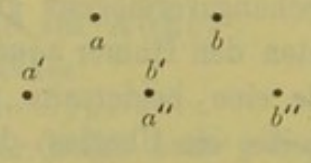
b. Die Bestimmungsmethoden für die Constanten.

Die hauptsächlichsten Methoden zur Bestimmung der optischen Constanten des Auges sind folgende:

1. Die Brechungsindices. a) Man füllt den Raum zwischen einer Linse und einer Glasplatte mit dem Augenmedium, und bildet so eine Concav- oder Convexlinse aus dem letzteren, aus deren Brennweite und Gestalt sich der Index berechnen lässt. b) Man bringt das Medium in dünner Schicht zwischen die Hypotenusenflächen zweier Glasprismen und bestimmt durch Neigung des Systems den Winkel der totalen Reflexion (Abbe). Bei der Krystalllinse ergiebt sich der Totalindex (s. oben), indem man ihre Brennweite wie für eine gewöhnliche Linse bestimmt, und die Gleichung, welche für homogene Linsen die Beziehung zwischen Krümmungsradien, Dicke, Index und Brennweite angiebt, für den Index löst, nachdem die übrigen Werthe eingeführt sind.

2. Die Krümmungsradien. Sie werden durch die Grösse der Spiegelbilder gemessen; als Object dienen zwei Lichtpuncte, deren Entfernung von einander und von der spiegelnden Fläche bekannt ist. Um das aus zwei Lichtpuncten a und b bestehende Bild genau zu

messen, dient das Ophthalmometer (Helmholtz): Betrachtet man das Bild durch eine schief gehaltene planparallele Platte, so scheint dasselbe verschoben, um einen Betrag, welcher von Dicke und Index der Platte und vom Durchfallswinkel der Strahlen abhängt. Am ophthalmometer sind vor einem Fernrohr zwei solche Platten angebracht, deren jede das halbe Gesichtsfeld bedeckt; beide werden um eine zur Bildlinie senkrechte Axe nach entgegengesetzten Seiten gedreht, und jede verschiebt demnach das Bild $a\ b$ in seiner eigenen Richtung nach einer Seite. Man dreht nun so lange, bis im Gesammtbilde 3 Lichtpuncte erscheinen, d. h. das Bild b' mit dem Bilde a'' zusammenfällt. Jede Platte hat, da die Drehungen vermöge einer Triebverbindung gleich gross waren, das Bild $a\ b$ um seine halbe Länge verschoben, und aus dem abgelesenen Drehungswinkel lässt sich letztere genau berechnen. Indem man das Object (und die Axe der Platten) auf verschiedene Meridiane der spiegelnden Fläche einstellt, kann man untersuchen, ob alle Meridiane gleiche Krümmung besitzen, d. h. ob die Fläche genau sphärisch ist. Für die Hornhaut z. B. findet sich meist der verticale Meridian am stärksten, der horizontale am schwächsten gekrümmt (s. unten beim Astigmatismus). Für die beiden Linsenflächen ist die ophthalmometrische Messung am lebenden Auge mit Schwierigkeiten verbunden, und ausserdem ist bei der Berechnung der Krümmungsradien aus den Bildern zu berücksichtigen, dass das gespiegelte Licht an der Hornhaut, resp. Hornhaut und vorderen Linsenfläche, Brechungen erleidet; auf die hier anzuwendenden Kunstgriffe und Messungen kann aber an dieser Stelle nicht eingegangen werden.



3. Die Flächendistanzen kann man an Durchschnitten gefrorener Augen messen. Am Lebenden misst man die Distanz zwischen Hornhaut- und Linsenscheitel durch Bestimmung der parallactischen Verschiebung eines Hornhautspiegelbildchens gegen das runde Pupillarfeld (Helmholtz), oder durch Einstellung eines sog. Cornealmicroscopes einmal auf die mit etwas Calomel bestreute Hornhaut und einmal auf den der Linse anliegenden Pupillenrand (Donders); die Details dieser Methoden, bei denen auch die Brechung an der Hornhaut zu berücksichtigen ist, müssen hier übergangen werden; ebenso die noch complicirteren Methoden für die Bestimmung der Lage des hinteren Linsenscheitels.

4. Die Centrirung der drei Flächen wird geprüft, indem man die Lagen ihrer Scheitel zur Sehaxe bestimmt, worauf erst unten bei

der Bestimmung der Lage der Sehaxe einzugehen ist; die Centrirung ist nicht vollkommen.

c. Die Werthe der Constanten.

Die genauen Werthe für die optischen Constanten sind ziemlich variabel, und die Angaben der Autoren verschieden. Folgende Werthe werden dem schematischen Auge gewöhnlich zu Grunde gelegt:

Brechungsindices:	Humor aqueus . .	$^{103}/_{77}$
	Linse (Totalindex)	$^{16}/_{11}$
	Glaskörper . . .	$^{103}/_{77}$
Krümmungsradien:	Vordere Hornhautfläche .	8 mm.
	Vordere Linsenfläche . .	10 „
	Hintere Linsenfläche . .	6 „
Distanzen:	Vordere Hornhaut- zu vord. Linsenfläche	3,6 mm.
	Linsendicke	3,6 „
	Hinterer Linsenscheitel zur Netzhaut ca.	15 „

2. Die Brechung an einer sphärischen Fläche.

1. CD (Fig. 98) sei eine kuglig gekrümmte brechende Fläche, K ihr Krümmungsmittelpunct, AB eine durch ihn gelegte Gerade, die Axe. Von den beiden durch CD getrennten Medien habe das links gelegene (vordere oder erste) den Brechungsindex m, das andere (hintere oder zweite) den Brechungsindex n.

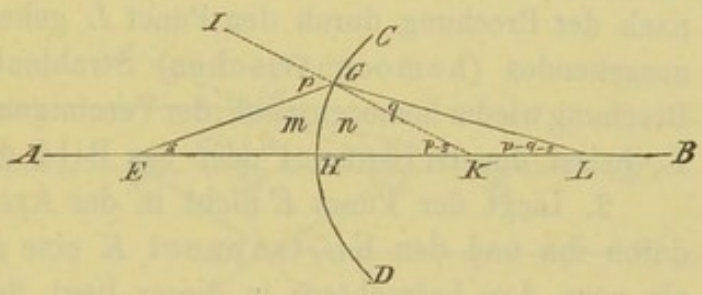


Fig. 98.

Der von dem Axenpuncte E im ersten Medium auf die Fläche CD fallende Strahl EG wird bei G gebrochen; das Einfallsloth für den Punct G ist der Radius KI, also $EGI = p$ der Einfallswinkel, $KGL = q$ der Brechungswinkel. Nach dem Brechungsgesetz liegen EG, KL und GL in Einer Ebene, GL muss also wie EG die Axe schneiden. Der Abstand des Punctes E von dem Hauptpunct H, EH sei gleich a_1, der Abstand des Punctes L vom Hauptpunct H, LH sei gleich a_2. Die Beziehung der Abstände a_1 und a_2 ergiebt sich dann folgendermassen: Der Winkel HEG sei $= s$, es ist dann Winkel $HKG = p - s$, und Winkel $HLG = p - q - s$; endlich sei der Radius $KH = KG = r$. Nach dem Brechungsgesetz ist

$$\sin p : \sin q = n : m \quad \ldots \ldots \ldots \quad (1)$$

Im Dreieck EGK ist

$$a_1 + r : r = \sin (180^0 - p) : \sin s \quad \ldots \ldots \quad (2)$$

und im Dreieck GKL

$$a_2 - r : r = \sin q : \sin (p-q-s) \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (3)$$

Liegt E von H sehr entfernt, oder liegt G an H sehr nahe, ist also der Strahl EG nur wenig von der axialen Richtung abweichend und fällt er nahe der Axe auf die brechende Fläche, so sind die Winkel p, q und s so klein, dass man ihre Sinus den Bogen gleich setzen kann. Thut man dies, und berücksichtigt man, dass $\sin (180^0 - p) = \sin p$ so verwandelt sich

Gl. 1 in $$n q = m p \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (4)$$

Gl. 2 in $$p r = s (a_1 + r) \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (5)$$

Gl. 3 in $$q r = (p-q-s) (a_2 - r) \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (6)$$

Eliminirt man aus diesen drei Gleichungen q und s, so fällt p von selbst heraus und man erhält zwischen a_1 und a_2 folgende einfache Beziehung:

$$\frac{m}{a_1} + \frac{n}{a_2} = \frac{n-m}{r} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (7)$$

Da diese Beziehung von den Winkeln p und s unabhängig ist, so müssen auch alle anderen von E aus auf CD auffallenden Strahlen, immer vorausgesetzt (s. oben) dass die Winkel p und s nicht zu gross werden, nach der Brechung durch den Punct L gehen. Ein von einem Puncte ausgehendes (homocentrisches) Strahlenbündel ist also nach der Brechung wieder homocentrisch; der Vereinigungspunct nach der Brechung, L, heisst der Bildpunct oder das Bild des leuchtenden Punctes E.

2. Liegt der Punct E nicht in der Axe, so kann man doch immer durch ihn und den Knotenpunct K eine grade Linie legen und diese als neue Axe betrachten; in dieser liegt dann der Bildpunct L.

3. Der Satz von den homocentrischen Strahlenbündeln gilt also allgemein, wo auch der Punct E liegen möge. Jedem leuchtenden Punct entspricht demnach ein Vereinigungspunct, und zwar liegt dieser immer in einer durch den leuchtenden Punct und den Knotenpunct gelegten graden Linie; diese Linie nennt man Hauptstrahl oder Richtungslinie. Der Vereinigungspunct oder das Bild heisst reell, wenn die Strahlen wie in Fig. 98 in ihrer wirklichen Verlaufsrichtung denselben erreichen, virtuell dagegen, wenn er nicht von den Strahlen selbst, sondern nur durch Rückwärtsverlängerung derselben erreicht werden kann. Im letzteren Fall nimmt a_2 in Gleichung 7 einen negativen Werth an. Für Gl. 7 ist ferner zu beachten, dass r negativ zu nehmen ist, wenn die Fläche nach hinten convex ist.

4. Werden die gebrochenen Strahlen zu einfallenden (also der reelle oder virtuelle Bildpunct zum reellen resp. virtuellen Ausgangs-

punct von Strahlen), so vereinigen sie sich, wie die einfachste Betrachtung lehrt, wieder im früheren Lichtpuncte. Lichtpunct und Bildpunct stehen also in reciprokem Verhältniss; man bezeichnet sie deshalb auch richtiger als conjugirte Vereinigungspuncte und ihre Abstände vom Hauptpunct (a_1 und a_2 in § 1) als conjugirte Vereinigungsweiten.

5. Wird der einfallende Strahl EG in Fig. 98 der Axe parallel, also $a_1 = \infty$, so wird das erste Glied in Gleichung 7 zu Null und a_2 erhält demnach den Werth

$$\frac{nr}{n-m} = f_2 \quad \ldots \ldots \ldots \ldots \quad (8)$$

Wird umgekehrt der vom zweiten Medium herkommende Strahl LG der Axe parallel, also $a_2 = \infty$, so wird a_1 in Gleichung 7 zu

$$\frac{mr}{n-m} = f_1 \quad \ldots \ldots \ldots \ldots \quad (9)$$

Alle im ersten Medium parallel der Axe verlaufenden Strahlen vereinigen sich also nach der Brechung (Fig. 99) im Puncte F_2 ($HF_2 = f_2$), dem hinteren oder zweiten Brennpunct. Ebenso vereinigen sich alle im zweiten Medium der Axe parallelen Strahlen im ersten oder vorderen Brennpunct F_1 ($HF_1 = f_1$). Die Entfernungen vom Hauptpunct, f_1 und f_2, heissen erste und zweite Brennweite. Umgekehrt werden natürlich alle von den Brennpuncten ausgehenden Strahlen nach der Brechung der Axe parallel. Ergeben sich für die Brennweiten negative Werthe, so sind die Brennpuncte virtuell (§ 3), und das System heisst dispersiv, bei positiven Brennweiten dagegen collectiv.

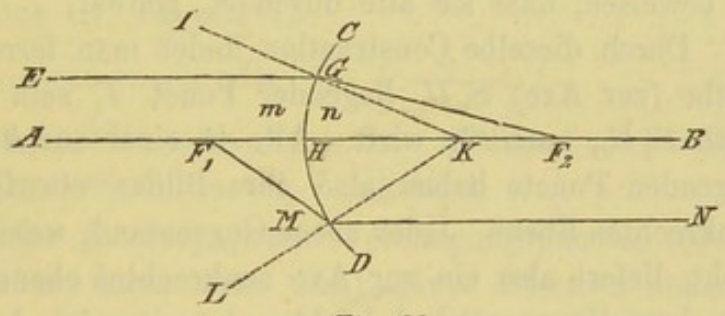


Fig. 99.

6. Aus Gl. 8 und 9 folgt ferner

$$f_1 : f_2 = m : n \quad \ldots \ldots \ldots \ldots \quad (10)$$

$$f_2 - f_1 = r \quad \ldots \ldots \ldots \ldots \quad (11)$$

d. h. die erste und zweite Brennweite verhalten sich wie der erste und der zweite Brechungsindex, und die Differenz beider Brennweiten ist gleich dem Krümmungsradius; in Fig. 99 ist also $HF_1 = KF_2$, also der Abstand des ersten Brennpuncts vom Hauptpunct gleich dem des zweiten Brennpuncts vom Knotenpunct.

7. Die Brennpuncte kann man sehr vortheilhaft benutzen, um den Bildpunct S_2 zu einem gegebenen Lichtpunct S_1 durch Construction zu finden. Wo zwei von S_1 ausgehende Strahlen nach der Brechung sich schneiden, müssen auch alle übrigen es thun (§ 1); zur Construction dieses Schneidepuncts kann man am besten folgende Strahlen benutzen (s. Fig. 100); 1. den ungebrochen hindurchgehenden Hauptstrahl (§ 3) $S_1 K S_2$; 2. den mit der Axe parallelen Strahl $S_1 G$, der nach der Brechung durch den zweiten Brennpunct geht, also nach $G F_2 S_2$ fällt; 3. den durch den ersten Brennpunct einfallenden Strahl $S_1 F_1 I$, der nach der Brechung der Axe parallel wird ($I S_2$). Zwei dieser Strahlen genügen, um S_2 zu finden, auch ist leicht geometrisch zu beweisen, dass sie alle durch S_2 gehen.

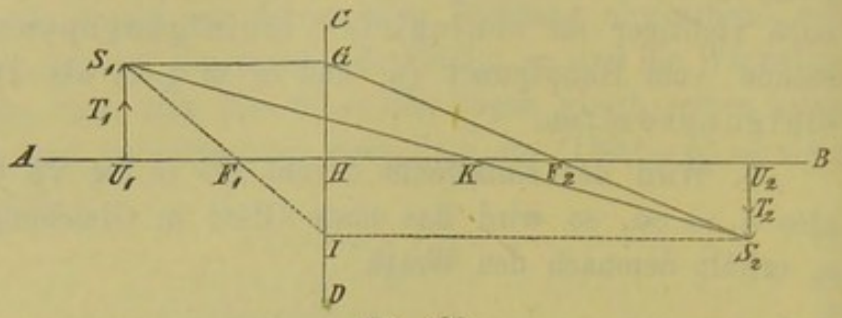


Fig. 100.

Durch dieselbe Construction findet man ferner, dass ein auf dem Lothe (zur Axe) $S_1 U_1$ liegender Punct T_1 sein Bild ebenfalls in das Loth $S_2 U_2$, nach T_2 wirft. Alle in einer zur Axe senkrechten Ebene liegenden Puncte haben also ihre Bilder ebenfalls in einer zur Axe senkrechten Ebene. Jeder ebene Gegenstand, welcher zur Axe senkrecht steht, liefert also ein zur Axe senkrechtes ebenes Bild, und zwar ist, wie ebenfalls geometrisch leicht zu beweisen ist, das Bild dem Gegenstande ähnlich.

Nach § 6 müssen auch alle unendlich entfernten Puncte ihre Bilder in Eine zur Axe, und zwar im Brennpunct senkrecht stehende Ebene werfen, die Brennebene. Unter einander parallele Strahlen haben also immer ihren Vereinigungspunct in einem Puncte der Brennebene.

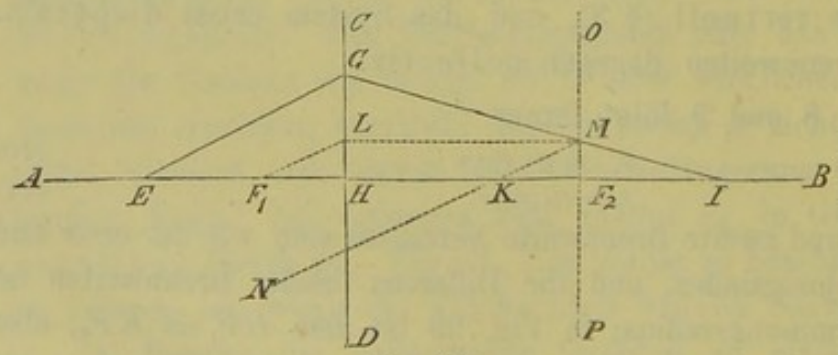


Fig. 101.

8. Hieraus ergiebt sich eine einfache Construction, um zu einem gegebenen einfallenden Strahl EG (Fig. 101) den gebrochenen Strahl GI zu construiren. OP sei die Brennebene. Ein zu EG parallel einfallender Strahl muss sich mit dem gesuchten Strahl in einem Puncte der Brennebene (M) schneiden; um diesen Punct zu finden, kann man entweder den zu EG parallelen ungebrochenen Hauptstrahl NKM benutzen, oder durch den Brennpunct F_1 einen zu EG parallelen Strahl legen (F_1L), welcher nach der Brechung der Axe parallel wird, und so ebenfalls nach M führt.

9. Setzt man in Figur 100 (§ 7) $HU_1 = a_1$ und $HU_2 = a_2$, ferner die Grösse des Gegenstandes $U_1S_1 = l_1$, die des Bildes $U_2S_2 = -l_2$ (negativ, weil es unter der Axe liegt), so ergeben sich folgende Beziehungen:

In den ähnlichen Dreiecken $S_1U_1F_1$ und IHF_1 ist $a_1 - f_1 : l_1 = f_1 : -l_2$ . . (12)

„ „ „ „ $S_2U_2F_2$ „ GHF_2 „ $a_2 - f_2 : -l_2 = f_2 : l_1$ . . (13)

Aus Gl. 12 folgt $$\frac{l_1}{l_2} = 1 - \frac{a_1}{f_1} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (14)$$

Aus Gl. 13 folgt $$\frac{l_2}{l_1} = 1 - \frac{a_2}{f_2} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (15)$$

Endlich ergiebt sich aus Gl. 14 und 15:

$$a_1f_2 + a_2f_1 = a_1a_2 \text{ oder } \frac{f_1}{a_1} + \frac{f_2}{a_2} = 1 \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (16)$$

Dieselbe Gleichung erhält man, wenn man mittels 8 und 9 den Radius r und die Indices m und n aus 7 eliminirt.

10. Ebenen, welche in conjugirten Vereinigungspuncten (§ 4) senkrecht zur Axe stehen, kann man conjugirte Ebenen nennen, weil das Bild der einen sich in der anderen befindet. Das Verhältniss der Grösse ihrer Bilder wird durch l_1 und l_2 (vgl. § 9) ausgedrückt. Jeder Punct der einen Ebene hat also einen Bildpunct in der anderen, und zwar verhalten sich die Abstände dieser beiden Puncte von der Axe wie $l_1 : l_2$. Kennt man demnach Lage und Bildgrössenverhältniss zweier conjugirter Ebenen, so kann man sie zur Construction des Bildes eines beliebigen Punctes verwenden; denn jeder von letzterem zur ersten Ebene gerichtete Strahl muss nach der Brechung durch einen genau bestimmbaren Punct der zweiten Ebene gehen; wählt man nun die beiden Constructionsstrahlen (§ 7) so, dass sie noch eine zweite Bedingung zu erfüllen haben (z. B. Strahlen, die durch die Brennpuncte gehen), so sind sie dadurch vollkommen bestimmt. Am bequemsten sind natürlich zum Zwecke dieser Construction diejenigen conjugirten Ebenen, deren Bilder nicht bloss ähnlich, sondern

auch gleich gross, also congruent sind und welche man Hauptebenen nennt. Man findet ihre Lage, wenn man in Gleichung 14 und 15 $l_1 = l_2$ setzt. Es ergiebt sich dann $a_1 = 0$ und $a_2 = 0$, d. h. die beiden Hauptebenen fallen unter einander und zugleich mit der brechenden Fläche*) zusammen. Diese ist also ihr eigenes Bild. Gründet man hierauf die eben angedeutete Construction, so ergiebt sich die schon im § 7 angegebene.

11. Zwischen den beiden Winkeln AEG und AIG (Fig. 101), welche der einfallende und der gebrochene Strahl mit der Axe bilden, findet man leicht aus den Dreiecken EGH und IGH die Beziehung $tg\ AEG : tg\ AIG = -a_2 : a_1$. Beide Winkel sind also gleich, wenn $-a_1 = a_2$ oder wenn (Gleichung 16) $a_1 = -(f_2 - f_1)$. Der Punct, welcher um $f_2 - f_1$ hinter dem Hauptpuncte liegt, hat also die Eigenschaft, dass jeder auf ihn gerichtete einfallende Strahl nach der Brechung den gleichen Winkel wie beim Einfall mit der Axe macht, also parallel mit sich selbst gebrochen wird. Puncte, welche diese Eigenschaft besitzen, nennt man allgemein Knotenpuncte, und Strahlen, welche durch sie hindurchgehen, Hauptstrahlen. Bei der einfachen brechenden Fläche fällt ein Knotenpunct K in den Krümmungsmittelpunct, und sein Bild (wie man durch Einsetzen von $(f_2 - f_1)$ für a_1 in Gleichung 16 findet, ebendahin, also beide Knotenpuncte in einen zusammen, und der Hauptstrahl geht ungebrochen hindurch (was schon vorher aus seinem senkrechten Auffall auf die brechende Fläche abgeleitet wurde).

3. Die Brechung durch Systeme von zwei und mehr sphärischen Flächen.

12. Hat man zwei kuglige brechende Flächen, so ist die durch die beiden Krümmungsmittelpuncte gelegte Grade die gemeinsame Axe. Da ein auf die erste Fläche fallendes homocentrisches Strahlenbündel, dessen Strahlen nicht zu grosse Winkel mit der Axe bilden, auch nach der Brechung homocentrisch bleibt, also homocentrisch und unter kleinem Winkel auf die zweite Fläche fällt, so wird es auch nach der zweiten Brechung homocentrisch sein.

13. Der gegenseitige Abstand der beiden brechenden Flächen auf der Axe sei e; ferner seien f_1, f_2 die Brennweiten der ersten, g_1, g_2 die der zweiten Fläche. Ist jetzt a_1 der Abstand eines Gegenstandes vor der ersten Fläche, so entwirft die erste Fläche ein um die Entfernung a_2 hinter ihr gelegenes Bild; liegt dies Bild um b_1 vor der

*) Genauer mit dem kleinen Bezirk derselben, welcher in Betracht kommt, und als eben angesehen werden kann; daher durfte in den Figuren 100 und 101 die Hauptebene CD mit der brechenden Fläche identificirt werden.

zweiten Fläche, so liegt das von dieser entworfene, definitive Bild um b_2 hinter dieser. Es bestehen nun folgende Beziehungen:

Aus Gl. 16 $\frac{f_1}{a_1} + \frac{f_2}{a_2} = 1$ und $\frac{g_1}{b_1} + \frac{g_2}{b_2} = 1$,

ferner (s. oben) $a_2 + b_1 = e$.

Hieraus ergiebt sich $b_2 = \frac{(a_1 e - f_1 e - f_2 a_1) g_2}{(e - f_2 - g_1) a_1 - (e - g_1) f_2}$ . . . . . (17)

14. Ist ferner l_1 die Grösse des Gegenstandes, l_2 die seines Bildes durch die erste Fläche, m_2 die des definitiven Bildes durch die zweite Fläche, so ist nach Gl. 14 und 15

$$l_2 = \frac{f_1}{f_1 - a_1} \cdot l_1 \quad \text{und} \quad m_2 = \frac{g_2 - b_2}{g_2} \cdot l_2.$$

Hieraus ergiebt sich mit Einsetzung des Werthes Gl. 17 für b_2:

$$m_2 = \frac{f_1 g_1 l_1}{(e - f_2 - g_1) a_1 - (e - g_1) f_1} \quad . . . . . (18)$$

15. Sucht man die Lagen der Hauptebenen (§ 10), so muss man in Gl. 18 $m_2 = l_1$ setzen, und für a_1 lösen, man erhält dann als Abstand der ersten Hauptebene vor der ersten brechenden Fläche

$$\mathfrak{a}_1 = \frac{f_1 e}{e - f_2 - g_1} \quad . . . . . (19)$$

und als Abstand der zweiten Hauptebene hinter der zweiten brechenden Fläche, durch Einsetzung des Werthes Gl. 19 für a_1 in Gl. 17:

$$\mathfrak{b}_2 = \frac{g_2 e}{e - f_2 - g_1} \quad . . . . . (20)$$

Die beiden Hauptebenen fallen also hier nicht in Eine zusammen, sondern liegen auseinander um

$$\mathfrak{a}_1 + \mathfrak{b}_2 + e.$$

16. Den definitiven Vereinigungspunct der vor der ersten Brechung parallelen Strahlen, also den hinteren Hauptbrennpunct, findet man, wenn man in Gl. 17 $a_1 = \infty$ setzt; b_2 ist dann der Abstand des hinteren Hauptbrennpuncts hinter der zweiten brechenden Fläche, und zwar

$$\mathfrak{B}_2 = \frac{(e - f_2) g_2}{e - f_2 - g_1} \quad . . . . . (21)$$

Ebenso ergiebt sich der Ausgangspunct der Strahlen, welche nach der letzten Brechung der Axe parallel werden, d. h. der vordere Hauptbrennpunct, wenn man in Gl. 17 $b_2 = \infty$ setzt; a_1 ist dann der Abstand des vorderen Hauptbrennpuncts vor der ersten brechenden Fläche, und zwar

$$\mathfrak{A}_1 = \frac{(e - g_1) f_1}{e - f_2 - g_1} \quad . . . . . (22)$$

17. Der Abstand des ersten (vorderen) Hauptbrennpuncts

vom ersten Hauptpunct, d. h. die erste Hauptbrennweite ist $\mathfrak{A}_1 - a_1 = F_1$, also

$$F_1 = \frac{f_1 g_1}{f_2 + g_1 - e} \quad \ldots \ldots \ldots \ldots \quad (23)$$

Entsprechend ist der Abstand des zweiten (hinteren) Hauptbrennpuncts vom zweiten Hauptpunct, d. h. die zweite Hauptbrennweite $\mathfrak{B}_2 - b_2 = F_2$, also

$$F_2 = \frac{f_2 g_2}{f_2 + g_1 - e} \quad \ldots \ldots \ldots \ldots \quad (24)$$

Man hat also aus Gl. 23 und 24

$$F_1 : F_2 = f_1 g_1 : f_2 g_2 \quad \ldots \ldots \ldots \ldots \quad (25)$$

Ist nun m der Brechungsindex des ersten, n der des zweiten, o der des dritten Mediums, so ist

(aus 10, § 6) $\quad f_1 : f_2 = m : n$

$\quad g_1 : g_2 = n : o$

also $\quad F_1 : F_2 = f_1 g_1 : f_2 g_2 = m : o \quad \ldots \ldots \ldots \quad (26)$

d. h. die beiden Hauptbrennweiten verhalten sich wie die Brechungsindices des ersten und des letzten Mediums.

18. Mit Hilfe der beiden Hauptebenen ($h_1 h_1$ und $h_2 h_2$ in Fig. 102) und der beiden Hauptbrennpuncte F_1 und F_2 kann man nun leicht

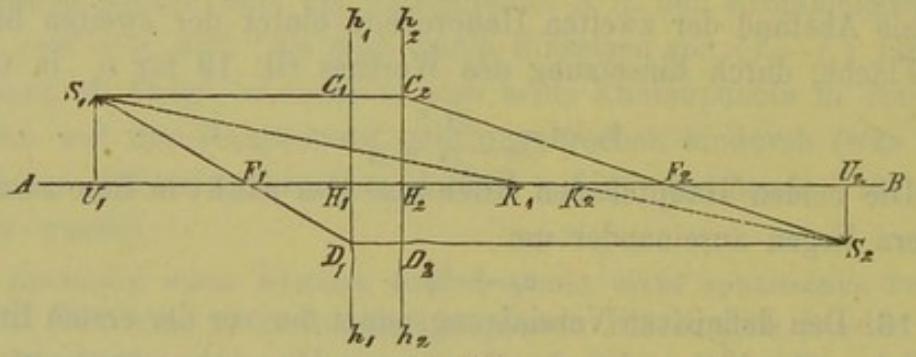


Fig. 102.

zu jedem gegebenen Lichtpunct S_1 den Bildpunct S_2 construiren; wiederum benutzt man hierzu zwei Strahlen: der von S_1 ausgehende der Axe parallele Strahl $S_1 C_1$ geht nach der Brechung sowohl durch den C_1 congruent liegenden Punct der zweiten Hauptebene, C_2, als durch F_2, muss also in $C_2 F_2 S_2$ liegen; der von S_1 durch F_1 gehende Strahl $S_1 D_1$ muss nach der Brechung erstens der Axe parallel sein, zweitens durch den D_1 congruent liegenden Punct der zweiten Hauptebene, D_2 gehen, also nach $D_2 S_2$ fallen, S_2 ist also der gesuchte Bildpunct.

19. Setzt man jetzt die Länge $H_1 U_1 = A_1$, $H_2 U_2 = A_2$, d. h. rechnet man die conjugirten Vereinigungsweiten (s. § 4) von den Hauptpuncten aus, so erhält man aus der Betrachtung der ähnlichen

Dreiecke in Figur 102, die dem § 9, Gleichung 16 entsprechende Gleichung

$$A_1F_2 + A_2F_1 = A_1A_2 \quad \text{oder} \quad \frac{F_1}{A_1} + \frac{F_2}{A_2} = 1 \quad . \quad . \quad . \quad (27)$$

20. Die beiden Knotenpuncte (§ 11) findet man auch hier, indem man $-A_1 = A_2$ setzt; es wird dann $A_1 = -(F_1 - F_2)$ und $A_2 = F_1 - F_2$, d. h. der erste Knotenpunct (K_1 in Fig. 102) liegt um die Differenz beider Brennweiten hinter dem ersten Hauptpunct, und sein Bild, der zweite Knotenpunct (K_2) um ebensoviel hinter dem zweiten Hauptpunct. Jeder durch K_1 gehende einfallende Strahl geht also nach der Brechung parallel mit der Einfallsrichtung durch K_2. Auch diese Strahlen, die Hauptstrahlen, kann man, wie die punctirten Linien in Fig. 102 andeuten, zur Construction des Bildpunctes S_2 benutzen*).

21. Kommt zu dem eben betrachteten System aus zwei brechenden Flächen noch eine dritte brechende Fläche, oder ein zweites System zweier brechenden Flächen hinzu, so sind die gleichen Vereinfachungen wie bisher zulässig, sobald alle brechenden Flächen eine gemeinsame Axe haben (centrirt sind), d. h. ihre Krümmungsmittelpuncte in derselben graden Linie liegen, was bei nur zwei Flächen natürlich stets der Fall ist; denn nur dann wird ein homocentrisches Strahlenbündel auf jede folgende Fläche unter so kleinen Winkeln mit der Axe auffallen wie auf die erste, also homocentrisch bleiben. Immer lässt sich dann für das ganze System die Lage der Cardinalpuncte angeben, die zu den Constructionen der Bilder dienen, nämlich der beiden Hauptpuncte, der beiden Brennpuncte und der beiden Knotenpuncte. Sind die Brennweiten zweier Systeme ermittelt, und der Abstand ihrer Hauptebenen e bekannt, so ergeben sich die Cardinalpuncte des resultirenden Systems immer mittels der Gleichungen 19—24 und § 20. Auch bleibt wie man leicht findet auch bei noch so complicirten Systemen immer das in Gl. 26 ausgedrückte einfache Verhältniss der Hauptbrennweiten bestehen.

*) Man kann die beiden Hauptebenen als zwei das brechende System repräsentirende brechende Flächen von gleicher Krümmung (wegen der Kleinheit des wirksamen Abschnitts als eben gezeichnet) und die beiden Knotenpuncte als ihre Krümmungsmittelpuncte betrachten. Die Constructionsregeln stimmen dann ganz mit den für eine einzige Fläche gegebenen überein (vgl. § 7), nur dass jeder einfallende Strahl so behandelt wird, als ob er statt an der ersten Fläche gebrochen zu werden, parallel mit sich selbst verschoben auf den congruenten Punct der zweiten auffiele nnd hier gebrochen würde. Auch ergiebt sich leicht die Regel für die Construction des gebrochenen Strahls zu einem einfallenden (vgl. § 8). Man hat nur durch den zweiten Knotenpunct eine Parallele zum einfallenden Strahl zu ziehen, und den Durchschnittspunct derselben mit der Brennebene zu verbinden mit dem dem Einfallspunct congruenten Punct der zweiten Hauptebene.

Anhang über Linsen. Für eine Linse, die beiderseits an Luft grenzt, sind nach Gleichung 26 die beiden Hauptbrennweiten gleich; nach § 20 fallen in Folge dessen die Knotenpuncte mit den Hauptpuncten zusammen. Um den Werth der Brennweite u finden, seien für eine biconvexe Linse r_1 und r_2 die beiden Krümmungsradien, n der Brechungsindex (Luft = 1); dann sind die 4 Brennweiten der beiden Flächen nach Gl. 8 und 9:

$$f_1 = \frac{r_1}{n-1}, \quad f_2 = \frac{nr_1}{n-1}, \quad g_1 = -\frac{nr_2}{1-n}, \quad g_2 = -\frac{r_2}{1-n}$$

Hiernach folgt aus Gl. 23 oder 24, wenn die Dicke der Linse, e, vernachlässigt wird:

$$\frac{1}{F} = (n-1)\left(\frac{1}{r_1} + \frac{1}{r_2}\right) \quad \ldots\ldots\ldots \quad (28)$$

Ist eine der Flächen concav, so muss ihr Radius negativ genommen werden. Biconcave und convex-concave Linsen (bei denen die concave Fläche den kleineren Radius hat) haben daher negative Brennweiten, sind also dispersiv (§ 5). Ist eine der Flächen plan, ihr Radius also ∞, so fällt ein Glied unter der Klammer fort. Für Glaslinsen ist annähernd $n = 1{,}5$, also wenn die Linse symmetrisch, d, h. $r_1 = r_2$ $(= r)$ ist, $F = r$, die Brennweite gleich dem Krümmungsradius.

Folgen zwei Linsen von den Brennweiten f und g so nahe aufeinander, dass ihre Entfernung e vernachlässigt werden kann, so folgt aus Gl. 23 für die Brennweite F der Combination:

$$F = \frac{fg}{f+g} \text{ oder } \frac{1}{F} = \frac{1}{f} + \frac{1}{g} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (29)$$

und ebenso für eine Combination mehrerer sich berührender Linsen

$$\frac{1}{F} = \Sigma\left(\frac{1}{f}\right) \quad \ldots\ldots\ldots \quad (30)$$

Ist a_1 die Entfernung eines Gegenstandes von einer Linse, l_1 dessen Grösse, f die Brennweite, und a_2, l_2 Abstand und Grösse des Bildes, so folgt aus Gl. 16:

$$\frac{1}{a_1} + \frac{1}{a_2} = \frac{1}{f} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (31)$$

ferner aus Gl. 14:

$$\frac{l_1}{l_2} = 1 - \frac{a_1}{f} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (32)$$

Den reciproken Werth der Brennweite einer Linse $(1/f)$ nennt man ihre optische Kraft. Da nach Gl. 30 die optische Kraft eines Systems einfach gleich der algebraischen Summe der einzelnen optischen Kräfte ist, so ist es sehr zweckmässig, die Wirkung einer Linse durch die optische Kraft auszudrücken. Als Einheit der optischen Kraft gilt die Dioptrie, d. h. die optische Kraft einer Linse von 1 Meter Brennweite. Es entspricht also z. B.

1/4	Dioptrie	der	Brennweite	4000 mm.
1/2	„	„	„	2000 „
1	„	„	„	1000 „
2	Dioptrien	„	„	500 „
10	„	„	„	100 „
100	„	„	„	10 „

Bilder collectiver und dispersiver Systeme. Die Gleichungen 16 (27) 14, 31 und 32 gestatten für jeden denkbaren Abbildungsfall, Lage, Grösse und Richtung des Bildes anzugeben.

I. Collectivsysteme (Convexlinsen, Auge), Brennweiten positiv.

1) a_2 ist positiv und l_2 negativ, d. h. die Bilder reell und verkehrt, wenn $a_1 > f_1$;
a_2 ist negativ und l_2 positiv, d. h. die Bilder virtuell und aufrecht, wenn $a_1 < f_1$.

2) $l_2 < l_1$, d. h. die Bilder sind verkleinert, wenn $a_1 > 2f_1$;
$l_2 = -l_1$, wenn $a_1 = 2f_1$;
$l_2 > l_1$, d. h. die Bilder sind vergrössert, wenn $a_1 < 2f_1$.

Hiernach giebt ein Collectivsystem, wenn $a_1 > 2f_1$, reelle verkehrte, verkleinerte Bilder (Objectiv der Fern- und Operngläser, Camera obscura, Auge); wenn $2f_1 > a_1 > f_1$, so sind die Bilder reell, verkehrt und vergrössert (Sonnenmicroscop, Objectiv des zusammengesetzten Microscops); endlich wenn $a_1 < f_1$, so sind die Bilder virtuell, aufrecht und vergrössert (Loupe, Ocularlinse des astronomischen Fernrohrs und des zusammengesetzten Microscops).

II. Dispersivsysteme (Concavlinsen, Brennweiten negativ.

1) a_2 ist immer negativ, und l_2 immer positiv.

2) l_2 ist immer $< l_1$

Concavlinsen geben also von jedem Gegenstande virtuelle, aufrechte, verkleinerte Bilder —.

Ist eine Convexlinse so aufgestellt, dass sie ein reelles verkehrtes Bild von einem Gegenstande giebt, und wird nun eine zweite Linse in die gebrochenen Strahlen gebracht, ehe sie sich zum Bilde vereinigt haben, so bildet dies letztere gleichsam ein virtuelles Object für die eingeschaltete Linse, dessen Abstand von der letzteren, a_1, negativ zu nehmen ist. Die Wirkung der eingeschalteten Linsen ist dann folgende:

III. Eingeschaltete Collectivlinsen (f positiv, a_1 negativ).

Für jeden negativen Werth von a_1 wird a_2 positiv, $a_2 < -a_1$, l_2 von gleichem Vorzeichen mit l_1, und $l_2 < l_1$, d. h. die eingeschaltete Convexlinse lässt das reelle verkehrte Bild reell und verkehrt, nähert es aber der ersten Linse und macht es kleiner. Diese Wirkung hat u. A. die Collectivlinse des zusammengesetzten Microscops.

IV. Eingeschaltete Dispersivlinsen (f negativ, a_1 negativ).

1) a_2 ist positiv und l_2 hat entgegengesetztes Vorzeichen mit l_1, wenn $-a_1 > f$, dagegen ist a_2 negativ und l_2 und l_1 von gleichem Vorzeichen, wenn $-a_1 < f$.

2) $l_2 < l_1$ wenn $-a_1 > 2f$; $l_2 = l_1$ wenn $-a_1 = 2f$; $l_2 > l_1$ wenn $-a_1 < 2f$.

Eine zwischen Convexlinse und reelles Bild eingeschaltete Concavlinse lässt also das letztere Bild reell und verkehrt, wenn sie um weniger als ihre Brennweite von ihm absteht; dagegen macht sie es virtuell und aufrecht, wenn sie um mehr als ihre Brennweite von ihm absteht; diese Wirkung hat die Ocularlinse des Opernglases. Sie verändert dabei die Grösse des Bildes nicht, wenn sie von ihm um ihre doppelte Brennweite absteht.

Die Cardinalpuncte des Auges und das reducirte Auge.

Um für das centrirte dreiflächige System des Auges die Cardinalpuncte aufzusuchen, sind zunächst die Brennweiten jeder einzelnen Fläche zu ermitteln. Hierzu dienen Gleichung 8 und 9 oder 8 und 11.

1. Vordere Hornhautfläche: $r = 8$ mm., $m = 1$, $n = {}^{103}/_{77}$.
Also $f_1 = 23{,}692$, $f_2 = 31{,}692$ mm.

2. Vordere Linsenfläche: $r = 10$, $m = {}^{103}/_{77}$, $n = {}^{16}/_{11}$.
   Also $f_1 = 114{,}444$, $f_2 = 124{,}444$.
3. Hintere Linsenfläche: $r = -6$, $m = {}^{16}/_{11}$, $n = {}^{103}/_{77}$.
   Also $f_1 = 74{,}667$, $f_2 = 68{,}667$.

Combinirt man jetzt zunächst 2. und 3. zu einem System, d. h. sucht man die Cardinalpuncte der von den Augenflüssigkeiten umgebenen Linse, so ist $e = 3{,}6$, $f_1 = 114{,}444$, $f_2 = 124{,}444$, $g_1 = 74{,}667$, $g_2 = 68{,}667$. Also (durchweg in Millimetern):

der 1. Hauptpunct der Linse liegt hinter der vorderen Linsenfläche (nach Gl. 19) um $-\mathfrak{a}_1 = 2{,}1073$;

der 2. Hauptpunct der Linse liegt vor der hinteren Linsenfläche (nach Gl. 20) um $-\mathfrak{b}_2 = 1{,}2644$;

die beiden Brennweiten der Linse, welche (nach Gl. 26) wegen des gleichen Brechungsindex von Humor aqueus und vitreus einander gleich sind, sind (nach Gl. 23 oder 24) $F_1 = F_2 = 43{,}707$.

Wird nun schliesslich die Hornhaut mit der Linse zum vollständigen System des Auges combinirt, so ist für diese Combination $f_1 = 23{,}692$, $f_2 = 31{,}692$, $g_1 = 43{,}707$, $g_2 = 43{,}707$, endlich $e = 3{,}6 + 2{,}1073 = 5{,}7073$. Man erhält also für das ganze Auge folgende Resultate:

1. der Hauptpunct liegt (nach Gl. 19) um $-\mathfrak{a}_1 = \mathbf{1{,}9403}$ hinter dem Hornhautscheitel;

der 2. Hauptpunct liegt (nach Gl. 20) um $-\mathfrak{b}_2 = 3{,}5793$ vor dem 2. Hauptpunct der Linse, also um $3{,}5793 + 1{,}2644 = 4{,}8437$ vor der hinteren Linsenfläche, oder **2,3563** hinter dem Hornhautscheitel;

die 1. Hauptbrennweite ist (nach Gl. 23) $F_1 = 14{,}858$, der 1. Brennpunct liegt also **12,918** vor dem Hornhautscheitel;

die 2. Hauptbrennweite ist (nach Gl. 24) $F_2 = 19{,}875$, der 2. Brennpunct liegt also **22,231** hinter dem Hornhautscheitel.

Da der Abstand der Knotenpuncte von den Hauptpuncten $= F_2 - F_1 = 5{,}017$, so liegt

der 1. Knotenpunct **6,957** hinter dem Hornhautscheitel;

der 2. Knotenpunct **7,373** hinter dem Hornhautscheitel.

Das Auge bildet demnach ein collectives System mit ungleichen Brennweiten (weil erstes und letztes Medium ungleich sind, vgl. § 17). Figur 103 stellt dasselbe schematisch dar. Vernachlässigt man den kleinen gegenseitigen Abstand der Haupt- oder Knotenpuncte ($HH' = KK' = 0{,}416$ mm.), so erhält man das reducirte Auge. Dasselbe besteht aus einer einzigen brechenden Fläche hh, welche

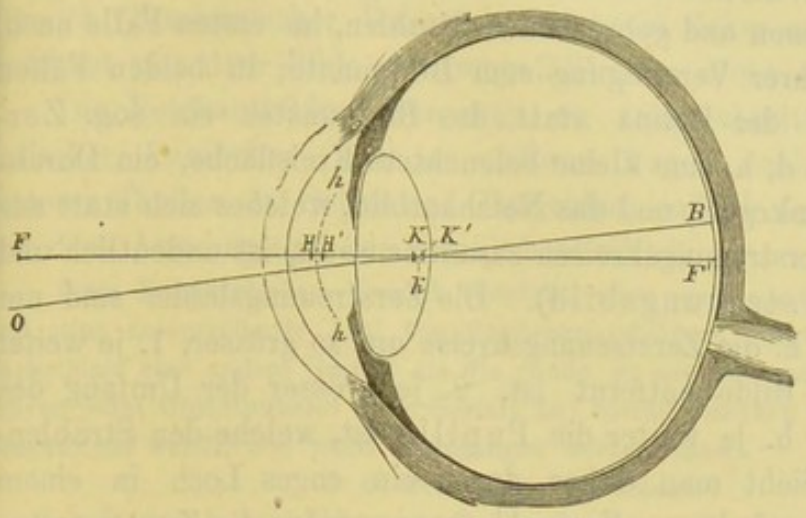


Fig. 103.

um den reducirten Knotenpunct k mit dem Radius $KH = F_2 - F_1 =$ 5,017 mm. beschrieben ist (vgl. Gleichung 11), und deren Brechungsverhältniss $= F_2 : F_1 = {}^{103}/_{77}$ ist (Gleichung 10). Man kann also das Auge dahin reduciren, dass der Glaskörper bis an diese Fläche reicht, und hier an Luft grenzt. Die optische Kraft des Auges, aus der hinteren Brennweite berechnet, beträgt 50,8 Dioptrien.

Es giebt auch Methoden zur empirischen Bestimmung der Lage einzelner Cardinalpuncte, z. B. des Knotenpunctes; doch sind die Fehlerquellen zu gross, um eine ganz genaue Controlle der berechneten Lagen zu gestatten.

5. Die Netzhautbilder.

Das verkehrte reelle Bild, welches das collective System des Auges von den äusseren Gegenständen entwirft (verkleinert, wenn sie $> 2\ F_1$ entfernt sind, was beim Sehen stets der Fall ist), schwebt im Glaskörper, wenn derselbe sich weit genug nach hinten erstreckt. Man kann es nach Entfernung aller Häute am Hintergrunde ausgeschnittener Augäpfel sehen. Durch Einrichtungen, welche unten erörtert werden, ist dafür gesorgt, dass (innerhalb gewisser Grenzen) sich stets die Netzhaut am Orte des Bildes befindet.

Dies vorausgesetzt, lässt sich für jeden Objectpunct einfach der Bildpunct finden, indem man von jenem aus eine gerade Linie durch den reducirten Knotenpunct k auf die Retina zieht. Solche Linien (z. B. OB, Fig. 103) nennt man Richtungslinien oder Sehstrahlen, und den Punct k den Kreuzungspunct der Richtungslinien; den Winkel, den zwei Sehstrahlen mit einander bilden, nennt man den Sehwinkel. — Will man ermitteln, in welcher Richtung der zu einem Netzhautpuncte gehörige Objectpunct liegt, so braucht man nur umgekehrt einen Sehstrahl vom Netzhautpunct aus durch den Punct k zu legen und nach aussen zu verlängern.

Liegt die Netzhaut nicht am Orte des Bildes, sondern hinter oder

vor demselben, so durchschneidet sie den Kegel der von dem Objectpuncte ausgegangenen und gebrochenen Strahlen, im ersten Falle nach, im zweiten vor ihrer Vereinigung zum Bildpuncte; in beiden Fällen entsteht also auf der Retina statt des Bildpunctes ein sog. Zerstreuungskreis, d. h. eine kleine beleuchtete Kreisfläche, ein Durchschnitt des Strahlenkegels, und das Netzhautbild, welches sich statt aus Bildpuncten aus Zerstreuungskreisen zusammensetzt, ist undeutlich und verwaschen (Zerstreuungsbild). Die Zerstreuungsbilder sind um so undeutlicher, d. h. die Zerstreuungskreise um so grösser, 1. je weiter die Netzhaut vom Bilde entfernt ist, 2. je grösser der Umfang des Strahlenkegels, d. h. je weiter die Pupille ist, welche den Strahlenkegel begrenzt. Sieht man daher durch ein enges Loch in einem dicht vor das Auge gehaltenen Kartenblatt, so werden die Zerstreuungsbilder deutlicher, wenn auch lichtschwächer. In Fig. 104 stellt ab

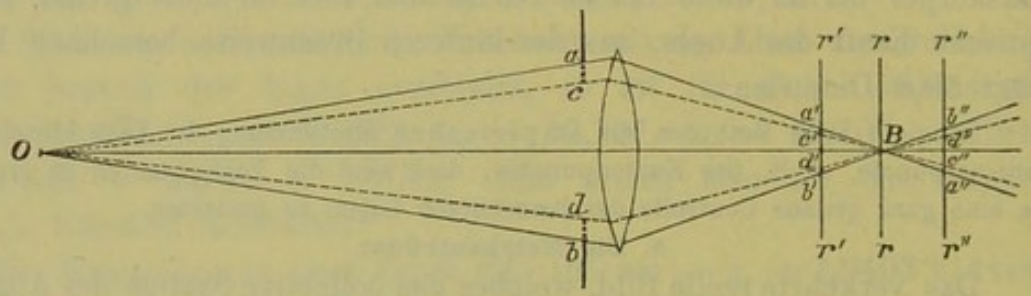


Fig. 104.

eine weite, cd eine enge Pupille dar; B ist der Bildpunct, rr die richtige, r' r' und r'' r'' unrichtige Lagen der Netzhaut, $a'b'$, $a''b''$ die Durchmesser der Zerstreuungskreise bei weiter, $c'd'$, $c''d''$ dieselben bei enger Pupille.

Ersetzt man die Pupille durch zwei feine Löcher in einem Kartenblatt (e und f, Fig. 105), so entsteht, wenn die Netzhaut $r\,r$ am Orte

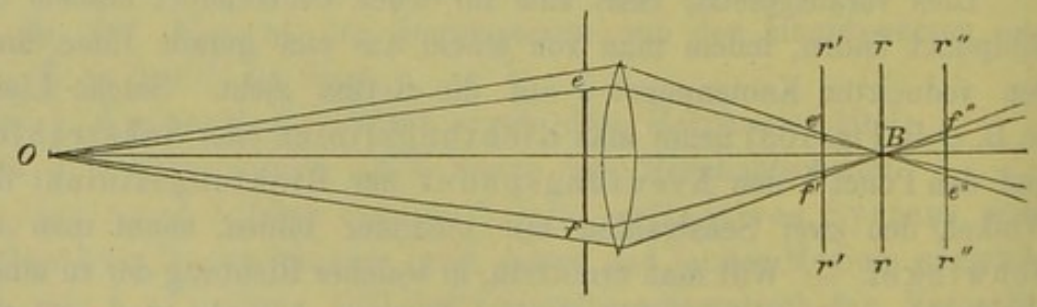


Fig. 105.

des Bildpunctes B liegt, nur Ein scharfes Bild; liegt sie dagegen anders (in $r'r'$ oder $r''r''$), so entstehen zwei Zerstreuungskreise $e'f'$,

resp. $e''f''$, der Gegenstand erscheint daher doppelt. Durch diesen Versuch (Scheiner'scher Versuch) lässt sich daher entscheiden, ob die Netzhaut mit dem Bilde zusammenfällt oder nicht.

Die Netzhautbilder kann man an ausgeschnittenen Augen albinotischer Kaninchen, oder an anderen Augen nach Abtragung des hinteren Theiles der Sclera und Chorioidea, endlich am lebenden Auge mit dem Augenspiegel (s. unten) beobachten.

Beim Scheiner'schen Versuch entsteht, wenn mehr als 2 Löcher vorhanden sind, eine entsprechende Zahl von Zerstreuungsbildern. Hat der Ausschnitt im Kartenblatt eine andere Gestalt als die runde, so nehmen auch die Zerstreuungsfiguren jedes Objectpunctes diese Gestalt an; hierauf beruhen eine Anzahl Erscheinungen, auf welche hier nicht eingegangen werden kann.

6. Die Accommodation.

a. Der Bereich derselben und die Grenzen des deutlichen Sehens.

Wäre das Auge unveränderlich, so würden nur Gegenstände einer ganz bestimmten Entfernung, A_1, scharf gesehen werden; alles Uebrige müsste in Zerstreuungsbildern erscheinen. Jene Entfernung ergäbe sich aus Gleichung 27 (p. 533), wenn man die Brennweiten des Auges und für A_2 die Distanz zwischen Netzhaut und 2. Hauptpunct einsetzt. Die tägliche Erfahrung lehrt aber, dass das Auge in einem grossen Bereich der Entfernungen deutlich sehen kann, von einer gewissen grössten Entfernung, dem Fernpunct, bis zu einer gewissen kleinsten, dem Nahepunct. Es muss also eine Veränderlichkeit des Auges, eine willkürliche Anpassung oder Accommodation desselben an die Entfernung der zu betrachtenden Gegenstände vorhanden sein. Im normalen (emmetropischen) Auge liegt der Fernpunct unendlich entfernt, der Nahepunct sehr variabel, etwa 100—120 mm. vom Auge entfernt. Die bequemste Entfernung zum Betrachten kleinerer Gegenstände (Lesen), die Weite des deutlichen Sehens, ist dagegen für das normale Auge etwa 250 mm.

Die Bestimmung des Nahe- und Fernpuncts nennt man Optometrie. Die bequemste Methode besteht einfach in der Erkennung der Gegenstände, für den Nahepunct parallele Linien oder Schriftproben; doch muss die Grösse der letzteren der Entfernung angepasst werden. Der Scheiner'sche Versuch (sowie die oben erwähnten analogen Erscheinungen) bietet ferner ein gutes Mittel, da der Gegenstand diesseits des Nahepuncts und jenseits des Fernpuncts doppelt erscheint (Stampfer's Optometer). Endlich kann man mit dem Augenspiegel indirect den Brechzustand des Auges und daraus die gesuchten Puncte ermitteln (s. unten sub 8).

Früher glaubte man, dass die Einstellung des Auges in der Ruhe eine mittlere sei, dass es demnach zwei active Accommodationsarten gebe, eine positive für die Nähe und eine negative für die Ferne. Folgende Gründe sprechen jedoch dafür, dass es nur Eine Richtung der activen Accommodation giebt: 1. beim plötzlichen Oeffnen der lange geschlossen gewesenen Lider ist das Auge für die Ferne eingerichtet (Volkmann); 2. das Sehen in die Ferne ist nicht mit dem Gefühl der Anstrengung verbunden, wie das für die Nähe; 3. Atropin, welches den Accommodationsapparat lähmt, bewirkt eine unveränderliche Einstellung für die weiteste Ferne; gäbe es einen negativen Accommodationsapparat, so müsste man die unwahrscheinliche Annahme machen, dass dieser gleichzeitig mit der Lähmung des positiven in tetanische Anstrengung versetzt würde; (Donders); 4. auch bei neurotischen Lähmungen des Accommodationsapparats (durch Oculomotoriuslähmung, s. unten) tritt stets Accommodation für die Ferne ein, dagegen kennt man keine Lähmungszustände mit Accommodation für die Nähe.

Der Ruhezustand des Auges ist also die Einstellung desselben auf den Fernpunct, es giebt folglich nur eine einzige Richtung der Accommodation, nämlich diejenige für die Nähe. Im ruhenden emmetropischen Auge liegt folglich der Brennpunct in der Netzhaut, und die Accommodation verschiebt ihn, wie unten gezeigt werden wird, nach vorn.

Die Bestimmung des Fernpuncts ist also zugleich eine Bestimmung des Refractionszustandes des Auges, d. h. der optischen Verhältnisse des ruhenden Auges; sie giebt Aufschluss, ob der Brennpunct wirklich in der Netzhaut liegt oder nicht. Die Lage des Nahepuncts hängt dagegen ausser von der Refraction auch von der Leistungsfähigkeit des Accommodationsapparates ab. Die letztere lässt sich offenbar durch eine dem brechenden Apparat hinzugefügte Convexlinse (Accommodationslinse) ersetzen und ausdrücken (Donders).

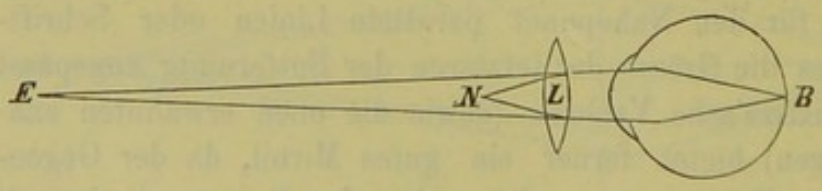


Fig. 106.

Diese Linse *L* (Fig. 106) bewirkt also, dass die vom Nahepunct *N* ausgehenden Strahlen in dieselbe Bahn einlenken, welche die vom Fernpunct *E* ausgehenden ohne Accommodationslinse haben; oder mit anderen Worten: Der

Fernpunct ist das durch die Accommodationslinse geliefert e virtuelle Bild des Nahepuncts. Sind E und N zugleich die Abstände des Fern- und Nahepuncts vom Auge und A die Brennweite der Accommodationslinse, so ergiebt sich also aus Gleichung 31 p. 534:

$$\frac{1}{A} = \frac{1}{N} - \frac{1}{E}.$$

Für das emmetropische Auge, wo $E = \infty$, ist also $A = N$, oder die Accommodationslinse entsprechend 8—10 Dioptrien.

b. Die Ametropie.

In vielen Augen liegt der Brennpunct in der Ruhe nicht in der Netzhaut, sondern, wegen abnormer Länge oder Kürze der Augenaxe, vor der Retina (Myopie) oder hinter derselben (Hypermetropie). Der Fernpunct myopischer Augen liegt daher abnorm nahe, der Fernpunct hypermetropischer Augen ist dagegen ein virtueller, hinter dem Auge liegender Punct, d. h. convergent auffallende Strahlen werden in der Netzhaut vereinigt, und um parallel auffallende in der Netzhaut zu vereinigen, d. h. die unendliche Ferne deutlich zu sehen, muss schon eine Accommodationsanstrengung gemacht werden. Bei normaler Leistungsfähigkeit des Accommodationsapparats muss nun offenbar auch der Nahepunct bei Myopischen abnorm nahe, bei Hypermetropischen abnorm entfernt sein. Daher sind myopische Augen kurzsichtig, hypermetropische weitsichtig.

Myopische und hypermetropische (ametropische) Augen müssen ihren für die Lage der Netzhaut zu starken oder zu schwachen Brechzustand durch ein vor das Auge gesetztes Brillenglas corrigiren; dasselbe muss natürlich im ersten Falle concav, im zweiten convex sein. Die Brennweiten der zur Correction der Ametropie erforderlichen Linsen ergeben sich auf gleichem Wege wie die der Accommodationslinse (s. oben). Ist E die Entfernung des Fernpuncts, welche normal ∞ sein soll, so wird die Brennweite $\pm \Phi$ der corrigirenden Brille durch die Gleichung bestimmt:

$$\frac{1}{\infty} - \frac{1}{E} = \frac{1}{\Phi} \text{ oder } \Phi = -E.$$

Beim hypermetropischen Auge hat E einen negativen, Φ also einen positiven Werth. Die Brechkraft $1/\Phi$ (in Dioptrien) ist der bequemste Ausdruck für den Grad der Myopie oder Hypermetropie. Die Nahepunctsentfernung N eines uncorrigirten ametropischen Auges ergiebt sich, wie man leicht einsieht, aus der Gleichung (A ist die Brennweite der Accommodationslinse):

$$\frac{1}{N} = \frac{1}{A} - \frac{1}{\Phi}.$$

Unter Wasser ist das menschliche Auge enorm hypermetropisch, weil die Wirkung der ersten brechenden Fläche ganz fortfällt (vgl. p. 523); beim Fischauge ist dies durch die starke Krümmung der Krystallinse compensirt. Zum deutlichen Sehen unter Wasser ist eine Convexbrille oder (Dudgeon) eine aus Uhrgläsern und einem Rohr zusammengesetzte concave Luftlinse erforderlich, welche letztere zugleich in der Luft das Sehen nicht hindert. Die p. 536 berechnete Brennweite der Linse für sich in den Augenflüssigkeiten (43,707 mm.; entsprechend 22,9 Dioptrien) ist zugleich die des Auges unter Wasser; die corrigirende Convexbrille müsste also im Wasser 28 Dioptrien haben (vgl. p. 537).

c. Der Mechanismus der Accommodation.

Die objectiven Veränderungen bei der Accommodation bestehen in einer Vorwölbung der vorderen Linsenfläche (Cramer) und in einer Verengerung der Pupille. Die letztere ist ohne Weiteres sichtbar, die erstere am besten durch die Spiegelbildchen der drei brechenden Flächen (p. 523), bei seitlich aufgestelltem leuchtenden Objecte (Purkinje, Sanson); das mittlere, grösste und verwaschenste derselben, welches von der vorderen Linsenfläche herrührt, verkleinert sich bei der Accommodation für die Nähe und nähert sich dem ersten, von der Hornhaut gebildeten, woraus man schliesst, dass die vordere Linsenfläche sich stärker krümmt und nach vorn bewegt. Zur genaueren ophthalmometrischen Messung der Veränderung ist es zweckmässig, zwei helle Quadrate als Object zu nehmen (Helmholtz). Fig. 107 stellt die Bilder derselben dar, *A* für Ruhe, *B* für den accommodirten Zustand (*a* Hornhautbild, *b* vorderes, *c* hinteres Linsenbild). Auch die hintere Linsenfläche krümmt sich ein wenig stärker. Die Vorwölbung der Linse lässt sich auch an der Iris, deren Pupillarrand jener direct aufliegt, durch das Vordrängen derselben bei strenger Profilbetrachtnng des accommodirenden Auges nachweisen, und ebenso durch die Ortsveränderung der caustischen Linie, welche ein seitlich aufgestellter Lichtpunct durch die schiefe Brechung an der Hornhaut auf die gegenüberliegende Irishälfte wirft, und welche sich beim Accommodiren dem Ciliarrande nähert (Helmholtz).

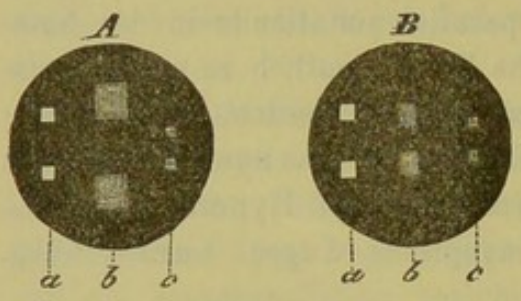


Fig. 107.

Verlagerung der Netzhaut, etwa durch Compression des Bulbus mittels der äusseren Augenmuskeln (also ein Accommodationsmodus, welcher dem des Photographen an der Camera entsprechen würde),

ist sicher nicht an der Accommodation betheiligt, da die letztere durch Mangel der äusseren Augenmuskeln nicht gestört wird. Die Pupillenverengerung kann nicht das Wesentliche des Accommodationsactes sein, da sie keine Wirkung auf die Lage des Bildes haben kann, auch die Accommodation vor der Verengerung eintritt (Donders), und bei Mangel oder Spaltung der Iris nicht gestört ist, während sie bei Mangel der Linse durchaus fehlt (Young, Donders). Der Sinn der Pupillenverengerung ist vermuthlich darin zu suchen, dass bei einer stärker gewölbten Linse die sphärische Abweichung grösser wird und daher eine umfangreichere Abblendung der Randstrahlen erforderlich ist. Der eigentliche accommodirende Act ist also die Formveränderung der Linse, und der Effect derselben im Sinne der Verkleinerung der Brennweiten ergiebt sich auch sogleich, wenn man die Cardinalpuncte für das ruhende und das accommodirte Auge berechnet (Helmholtz).

(Negatives Vorzeichen bedeutet Lage vor der Hornhaut).	Ruhend (p. 525, 536)	Accommodirt
Ophthalmometrisch gefunden:		
Krümmungsradius der Hornhaut	8	8
„ „ vord. Linsenfläche	10	6
„ „ hint. „	6	5,5
Ort der vord. Linsenfläche	3,6	3,2
„ „ hint. „	7,2	7,2
Daraus berechnet (p. 536):		
Ort des 1. Hauptpunctes	1,9403	2,0330
„ „ 2. „	2,3536	2,4919
„ „ 1. Knotenpunctes	6,957	6,515
„ „ 2. „	7,373	7,974
„ „ 1. Brennpunctes	−12,918	−11,241
„ „ 2. „	22,231	20,248
Erste Brennweite	14,838	13,274
Zweite „	19,875	17,756

Die accommodative Veränderung der Linse geschieht durch den Ciliarmuskel oder Brücke'schen Muskel, welcher aus meridianalen und circulären Fasern besteht. Die ersteren, welche die Hauptmasse bilden, entspringen vorn von der Umschlagsstelle der Membrana Descemetii, da wo sie von der Cornea auf die Iris übergeht (Lig. iridis pectinatum) und setzen sich an die Processus ciliares der Chorioidea an; die unbedeutenden circulären Fasern, welche nach innen von den ersteren im vordersten Theile des Muskels liegen, umgeben den Rand der Linse. Die radiären Fasern ziehen für sich den vorderen Rand der Choriodea nach vorn; nach einer sehr wahrscheinlichen Annahme (Helmholtz) wird hierdurch die Zonula Zinnii, deren Spannung

in der Ruhe den Linsenrand nach hinten und aussen zieht, also die Linse abflacht (die Linse ist nach dem Ausschneiden stärker gewölbt als im Auge), durch Näherung ihrer hinteren Insertion an die vordere abgespannt und somit ein Dickerwerden der Linse bewirkt.

Während diese Theorie den Circulärfasern keine wesentliche Rolle zuschreibt, sind sie nach einer anderen (Schön) der Hauptfactor. Linse und Glaskörper sind in eine aus der Lamina suprachorioidea, dem Ciliarmuskel, der Zonula und der derben vorderen Linsenkapsel gebildete Kapsel prall eingeschlossen; die Spannung wird durch tonische Contraction der Meridianfasern, deren Sehne gleichsam die Lamina suprachorioidea darstellt, unterhalten; in der Gegend des Linsenrandes wird diese Kapsel von den Circulärfasern des Ciliarmuskels sphincterartig umspannt. Contraction dieser Fasern schnürt hier die Gesammtkapsel ein, und macht dadurch den vorderen Theil, dem die vordere Linsenfläche angedrückt ist, stärker convex.

Fig. 108 zeigt einen Durchschnitt des vorderen Augentheils, links für die Ferne, rechts für die Nähe eingestellt.

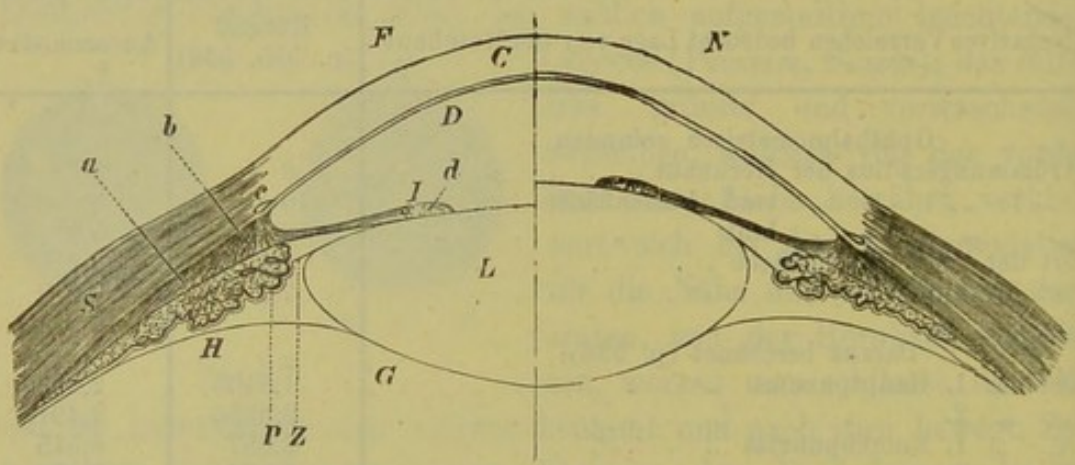


Fig. 108.

C Cornea, S Sclera, I Iris, L Linse, G Glaskörper, D Membrana Descemetii, P Processus ciliares, H Hyaloidea, Z Zonula Zinnii, a radiäre, b circuläre Fasern des Ciliarmuskels, c Canalis Schlemmii, d Sphincter iridis.

Die Geschwindigkeit der Accommodation ist ziemlich gering. Nach der Mehrzahl der Beobachter erfolgt die Einstellung für die Ferne schneller als für die Nähe (Vierordt, Aeby u. A.), d. h. die Erschlaffung des Accommodationsapparats erfolgt schneller als die Anspannung. Nach Anderen (Schmidt-Rimpler) soll die Accommodation für den Convergenzpunct beider Sehaxen am schnellsten erfolgen, sei es von näherer oder fernerer Einstellung aus. Die Einstellung für den Nahepunct erfordert etwa 1,6, die für den Fernpunct etwa 0,8 Secunden; die Pupillenveränderung braucht mehr Zeit als die Accommodation selbst (Angelucci & Aubert).

Die Nervenfasern für den Accommodationsapparat liegen in den Nervi ciliares, deren Reizung bei Thieren Vorwölbung der Linse her-

vorbringt; sie stammen aus dem Oculomotorius, und haben ein Centrum in den Vierhügeln (Hensen & Völckers).

Zwischen den Nerven für die Accommodation, die Iris und die äusseren Augenmuskeln besteht ein centraler Connex, wie das Verhalten der Pupille bei der Accommodation zeigt; ferner ist mit Rotation der Bulbi nach innen Verengerung der Pupillen und unwillkürliche Accommodation für die Nähe verbunden (Czermak). Ausserdem lähmt peripherisch das Atropin zugleich mit dem Sphincter iridis auch die Accommodation, umgekehrt bewirkt die Calabar-Bohne Verengerung der Pupille und krampfhafte Accommodation für die Nähe.

Mit zunehmendem Alter, schon vom 15. Jahre an (Mac-Gillavry), nimmt das Accommodationsvermögen ab, vermuthlich durch Härterwerden der Linse (Donders); auch Abnahme der Refraction (Presbyopie) stellt sich im Alter ein.

Bringt man eine Cylinderlinse (s. sub 9. d) vor das Auge, so wird das Sehen undeutlich wegen der verschiedenen Refraction in den Meridianen; nach einiger Zeit aber sieht man wieder scharf; es scheint also die Accommodation nach Meridianen verschieden erfolgen zu können, wohl durch Partialwirkungen des M. ciliaris (R. & A. Ahrens).

7. Die Iris und die Pupille.

a. Muskeln und Nerven der Iris.

Als Diaphragma zur Abblendung der Randstrahlen, analog den Diaphragmen optischer Linseninstrumente, sowie zur Regulirung der ins Auge dringenden Lichtmenge, dient die Iris mit ihrer centralen Oeffnung, der Pupille. Die Weite der letzteren wird bestimmt durch den Contractionszustand der beiden antagonistischen Irismuskeln, des Sphincter und Dilatator pupillae. Ersterer bildet eine Ringfaserschicht um die Pupille, letzterer hat radial gerichtete Fasern; jener ist vom Oculomotorius, dieser vom Sympathicus abhängig; die Oculomotoriusfasern treten durch das Ganglion ciliare und die Ciliarnerven zur Iris, die Sympathicusfasern verlaufen grösstentheils durch den Trigeminus (s. unten), und zwar den Nasociliaris, zu den langen Ciliarnerven (Jegorow). Werden beide Muskeln, oder ihre Nerven, gleich stark gereizt, so überwiegt der Sphincter, so dass sich die Pupille verengt. Sie verengt sich ferner bei Durchschneidung des Sympathicus am Halse und erweitert sich bei Durchschneidung des Oculomotorius. Man muss also annehmen, dass beide antagonistische Muskeln durch beständige centrale Erregung ihrer Nerven tonisch contrahirt sind.

Die Existenz des Dilatator ist anatomisch von Einigen angefochten,

(Grünhagen, Eversbusch u. A.). und man hat demgemäss versucht, die Wirkung der Sympathicusreizung, der Dyspnoe etc. auf vasomotorische Wirkungen zurückzuführen, da sie den übrigen Gefässwirkungen ziemlich parallel gehen, und der Verlauf der Irisgefässe dieser Ansicht günstig scheint. Indess tritt bei Sympathicusreizung die Pupillenerweiterung nicht gleichzeitig mit der Gefässcontraction am Auge, und auch bei entbluteten Thieren (Jessop) ein, und der Verlauf der auf die Gefässe des Auges wirkenden Fasern ist zum Theil verschieden von dem der pupillenerweiternden, ein Theil der letzteren verläuft nicht im Grenzstrang, sondern mit der Vertebralarterie (Bernard, François-Franck, bestritten von Guillebeau & Luchsinger); endlich macht local beschränkte, directe Reizung am Irisrande locale Erweiterung (Bernstein & Dogiel u. A.).

Nicht völlig aufgeklärt ist die Betheiligung des Trigeminus an der Pupilleninnervation. Seine Durchschneidung macht eine vorübergehende Erweiterung und dann Verengerung, diese Erfolge sind von der Integrität des Oculomotorius unabhängig. Erstere muss ohne Zweifel als Folge von Reizung betrachtet werden. Die Verengerung rührt grösstentheils davon her, dass die Sympathicusfasern in der Bahn des Trigeminus dem Auge zugeführt werden; jedoch bewirkt nach vielen Autoren (Bernard, Schiff u. A.) auch Reizung des Trigeminus an seinem Ursprung Erweiterung, so dass ihm neben dem Sympathicus dilatirende Fasern zugeschrieben werden. Manche schreiben ihm auch verengernde Fasern zu, worauf einige Beobachtungen nach Lähmung des Oculomotorius zu deuten scheinen (Schiff, v. Gräfe); auch der Abducens enthält zuweilen verengernde Fasern (Adamük).

Die nächsten cerebrospinalen Centra der Iris liegen für die Verengerungsnerven am Boden des 3. Hirnventrikels, dicht am Aquaeductus Sylvii (Hensen & Völckers, vgl. p. 426), für die Erweiterungsnerven im Centrum ciliospinale (p. 420), auf welches aber das Kopfmark (Schiff), die Vierhügel (Hensen & Völckers) und andere Hirntheile einwirken. Der Austritt der Fasern erfolgt beim Frosche durch die vorderen Wurzeln der 3 ersten Spinalnerven (Schipiloff).

Gewisse Erscheinungen deuten darauf, dass in der Iris selbst noch gangliöse Centra enthalten sind, welche die Vermittlung zwischen Nerven und Muskeln bilden: vor Allem findet eine Verengerung der Pupille durch Licht auch an der ausgeschnittenen Iris statt (Brown-Séquard), ferner geschieht die Wirkung der Mydriatica und Myotica (p. 548) bei localer Application auch nach Aufhebung des centralen

Sphinctertonus, z. B. nach Durchschneidung des Ganglion ciliare (Hensen & Völckers), ja am ausgeschnittenen Auge (de Ruyter). Wenn kein Dilatator vorhanden ist, könnte die Sympathicuswirkung auf Hemmung dieser Centra beruhen.

Bei Vögeln hat die Iris quergestreifte Musculatur und ist willkürlich beweglich. Die verengernden Nervenfasern verlaufen im Oculomotorius, die erweiternden nicht im Sympathicus, sondern im Trigeminus (Zeglinski). Jedoch werden auch erweiternde Wirkungen des Sympathicus behauptet (Grünhagen).

b. Physiologisches Verhalten der Pupille.

1. Die Pupille verengt sich reflectorisch, wenn Licht in das Auge fällt, und um so stärker, je intensiver das Licht, und je grösser die beleuchtete Netzhautfläche ist. Hierdurch wird die Beleuchtung der Retina einigermassen regulirt. Die Verengerung beginnt etwa 0,4—0,5 sec. nach dem Lichteinfall und erreicht in etwa 0,1 sec. ihr Maximum (Listing, Arlt jun.). Auch blosse Momentanbeleuchtung zieht den Reflex nach sich (v. Vintschgau). Die Verengerung tritt auch ein bei Reizung des Opticusstammes (Mayo), und bleibt aus nach Durchschneidung des Oculomotorius. Ueber binocularen Reflex s. unten sub IV. 3. Der Sphinctertonus ist reflectorische Wirkung des Opticus, nach dessen Durchschneidung diejenige des Oculomotorius nicht mehr erweiternd wirkt (Knoll). In vollständiger Dunkelheit ist, wie photographische Versuche mit Momentanbeleuchtung lehren, die Pupille enorm weit (Cl. du Bois-Reymond).

2. Bei der Accommodation für die Nähe verengt sich die Pupille durch associirte Erregung der pupillenverengenden Oculomotoriusfasern für den Sphincter; dass letztere später eintritt als die Accommodation, ist schon erwähnt.

3. Drehung des Bulbus nach innen bewirkt Pupillenverengerung, ebenfalls durch associirte Erregung der verengenden Fasern.

4. Im Schlafe sind die Pupillen verengt; es ist streitig, ob dies auf Reizung des Oculomotorius oder auf Nachlass des Dilatatortonus beruht. Die Reaction auf Licht ist im Schlafe erhalten (Hirschberg u. A.).

5. Erregung sensibler Nerven bewirkt reflectorisch eine Pupillenerweiterung (Bernard, Westphal; nach Foa & Schiff genügt schon der schwächste Tasteindruck).

6. Starke Muskelanstrengungen (namentlich starke In- und Exspirationen) sind mit Pupillenerweiterung verbunden (Romain-Vigouroux). Ausserdem bemerkt man schon in der Norm bei jedem

Pulse eine sehr geringe Verengerung, ebenso bei jeder Exspiration; überhaupt scheint jeder Blutzufluss zur Iris eine Verengerung zu bewirken; so erklärt sich auch die bei Abfluss des Humor aqueus eintretende Pupillenverengerung (Hensen & Völckers).

7. Während der Dyspnoe ist eine Pupillenerweiterung vorhanden, die mit dem Eintritt der Asphyxie vorübergeht. Dieselbe bleibt aus, oder ist wenigstens viel schwächer, wenn vorher der Sympathicus durchschnitten worden.

8. Zahlreiche Gifte bewirken, sowohl bei Einführung in das Blut als bei örtlicher Application, Veränderungen der Pupille. Erweiternd wirken die sög. Mydriatica, deren hauptsächlichstes das Atropin ist, verengend die sog. Myotica, namentlich Physostigmin, Nicotin, Muscarin, Morphin. Die mydriatischen Gifte machen zugleich permanente Einstellung des Auges auf den Fernpunct, und die myotischen permanente Einstellung auf den Nahepunct, d. h. erstere bewirken Lähmung und letztere Krampf des Accommodationsapparats. Es ist nachgewiesen, dass die Wirkung der Mydriatica und Myotica hauptsächlich oder ausschliesslich auf Lähmung oder Reizung der Nervenenden im Sphincter (und im Ciliarmuskel) beruht. Bei Vögeln ist Atropin ohne Wirkung (Kieser).

8. Die Reflexion im Auge und der Augenspiegel.

Das Pupillenfeld eines Auges erscheint stets völlig schwarz, d. h. das beobachtende Auge empfängt aus dem beobachteten kein reflectirtes Licht. Eine scheinbare Ausnahme machen die albinotischen Augen, deren Pupillenfeld roth aussieht: dies rührt aber nur von dem durch die Sclera und die pigmentlose Chorioidea eindringenden Lichte her, denn die Pupille wird schwarz, wenn man dies Licht durch einen vor das Auge gestellten Schirm (mit einer Oeffnung von der Grösse der Pupille) abblendet (Donders). Die Ursache der Dunkelheit des Pupillenfeldes liegt theils in der Absorption des auf die Netzhaut fallenden Lichtes durch das schwarze Pigment hinter derselben, theils darin, dass der nicht absorbirte Antheil sich so verhalten muss, als ob die Netzhaut Licht aussendete; die von einem Netzhautpunct ausgehenden Strahlen müssen sich aber in der zur Netzhaut conjugirten äusseren Fläche vereinigen. Bildet sich die Lichtquelle, etwa eine Flamme, in der Netzhaut scharf ab, so ist sie selbst zur Netzhaut conjugirt und das reflectirte Licht kehrt daher zur Lichtquelle zurück

Befindet sich die Pupille des Beobachters in dem Felde der reflectirten Strahlen, so muss das Pupillenfeld des beobachteten Auges

erleuchtet erscheinen. Dies lässt sich auf zwei Arten erreichen: 1. Der Beobachtete A ist für den beleuchtenden Lichtpunct nicht accommodirt, so dass auf seine Netzhaut ein Zerstreuungskreis fällt; diesem Zerstreuungskreise entspricht ein grosses rundes Bild in der zur Netzhaut conjugirten Ebene; befindet sich nun der Beobachter mit seiner Pupille dicht neben dem Lichtpunct, also in dem reflectirten Strahlenkegel, so sieht er die Pupille von A roth erleuchtet (Brücke). 2. Wird zwischen B und A ein unbelegter oder mit einem kleinen Loche versehener Spiegel so aufgestellt, dass er das Licht einer seitlichen Lampe in das Auge A reflectirt, so wird ein Theil der aus A zurückkehrenden Strahlen, statt zur Flamme, in das Auge B gelangen, und auch so erscheint die Pupille A roth erleuchtet (Augenspiegel von Helmholtz, vgl. Fig. 109, 110). Die rothe Farbe rührt von der Blutcirculation der Netzhaut her.

Der Augenspiegel findet eine wichtige Anwendung zur Beobachtung der Netzhaut im lebenden Auge (Helmholtz). Hierzu ist aber nicht allein erforderlich, dass das von A reflectirte Licht in das Auge B gelangt, sondern auch, dass die Netzhaut A sich auf der Netzhaut B abbildet. Ohne Weiteres findet dies statt, wenn beide Augen emmetropisch und in Accommodationsruhe sind; die von der Netzhaut A kommenden Strahlen sind dann parallel und vereinigen sich in der Netzhaut B. Etwas Aehnliches würde stattfinden, wenn das eine Auge myopisch und das andere zufällig in entsprechendem Grade hypermetropisch wäre, oder wenn in einem oder beiden Augen Accommodation zu Hülfe käme. Allgemein aber ist die Forderung nur mit Hülfe von Linsen erfüllbar, entweder mit einer Convexlinse (Fig. 109), in welchem Fall die beobachtete Netzhaut rell und verkehrt erscheint, oder mit einer Concavlinse (Fig. 110), welche ein virtuelles aufrechtes Bild der Netzhaut liefert.

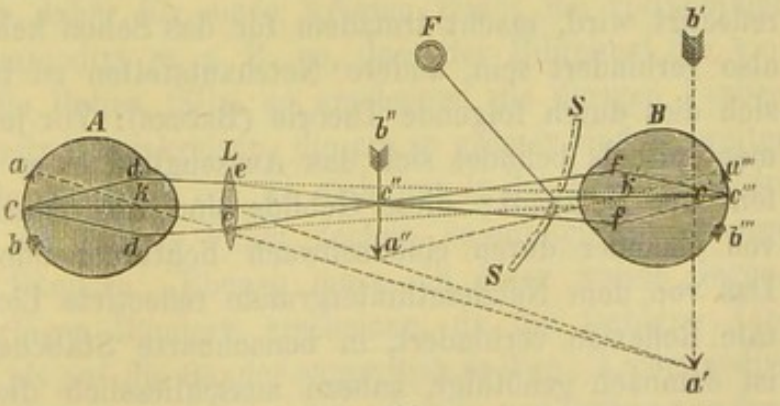


Fig. 109.

In den Figuren 109 und 110 stellt *A* das beobachtete und *B* das beobachtende Auge dar, *L* die Hülfslinse. Der Augenspiegel *S S* (concav behufs grösserer Lichtstärke) und seine Lampe *F* sind nur angedeutet. Der Hintergrund *a b* der beobachteten

Netzhaut bildet sich verkehrt und reell in $a'b'$ ab, d. h. in der zu ab conjugirten Ebene. Dies Bild ist nun für die eingeschaltete Linse L virtuelles Object (vgl. p. 535) und es entsteht das kleinere Bild $a''b''$, welches im Fall der Convexlinse verkehrt und reell bleibt, im Fall der Concavlinse sich umkehrt, also virtuell und aufrecht wird. Das Auge B muss sich in Sehweite vom Bilde $a''b''$ befinden, damit dieses sich auf dessen Netzhaut (in $a'''b'''$) abbilde. Befände sich das Auge B ohne Hülfslinse in Sehweite hinter dem Bilde $a'b'$, so würde es nur einen verschwindend kleinen Theil dieses sehr lichtschwachen Bildes wahrnehmen. In den Figuren ist ein centrales Strahlenbündel (von c aus) mit ausgezogenen Linien dargestellt, um die Orte der Bilder anzugeben, dagegen mit unterbrochenen Linien die von a ausgehenden Hauptstrahlen, um die Grösse der Bilder zu finden.

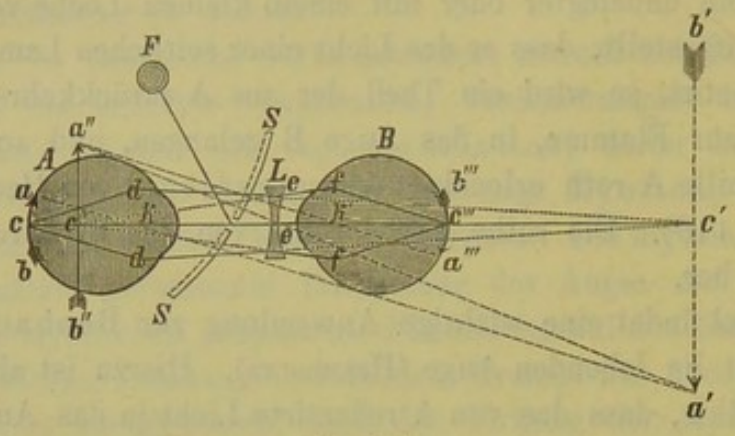


Fig. 110.

Der Augenspiegel kann auch zur Erkennung und Bestimmung der Ametropie dienen. Sind nämlich beide Augen auf ihren Fernpunct eingestellt und das beobachtende emmetropisch, so ist die zum Erkennen des Netzhautbildes nöthige Convex- oder Concavlinse die zur Correction des beobachteten erforderliche und giebt also Sinn und Grad seiner Ametropie an (p. 541); ist auch das beobachtende Auge ametropisch, so muss dies in Rechnung gezogen oder corrigirt werden; stets sind im Falle des Erkennens die Fernpuncte beider Augen für die erforderliche Linse conjugirte Puncte.

Das von dem Pigmentepithel nicht absorbirte Licht, welches also reflectirt wird, macht trotzdem für das Sehen keine Störung; es muss also verhindert sein, andere Netzhautstellen zu treffen. Man erklärt sich dies durch folgende Theorie (Brücke): Vor jedem Puncte des Pigmentepithels befindet sich das Aussenglied eines Stäbchens oder Zapfens der Netzhaut; diese Gebilde sind aber stark lichtbrechend und von einander durch eine schwach lichtbrechende Substanz getrennt. Das von dem Netzhauthintergrunde reflectirte Licht ist also durch totale Reflexion verhindert, in benachbarte Stäbchen überzugehen, und ist demnach genöthigt, nahezu ausschliesslich die zur Netzhautfläche senkrechte Richtung innezuhalten.

Viele Thiere besitzen an einem Theile ihrer Chorioidea eine blaugrün schillernde, stark reflectirende Fläche, deren Bedeutung unbekannt ist, das Tapetum; hier muss die vorstehende Einrichtung besonders wichtig sein. Die Augen dieser Thiere leuchten häufig im Dunkeln, jedoch nur durch Reflexion noch vorhandenen Lichtes. Im absolut dunklen Raum findet nie Leuchten statt (J. Müller). Der Nutzen des Tapetum wird in der nochmaligen Wirkung des reflectirten Lichtes gesucht, ist aber hiermit vermuthlich nicht erschöpft.

Unter Skioscopie (fälschlich Skiascopie) nach Cuignet versteht man eine andere als die oben beschriebene Anwendung des Augenspiegels zur Bestimmung der Refraction. Wird mittels eines Planspiegels Licht auf den Augenhintergrund geleitet, so wird ein von der Pupillenweite abhängendes kreisförmiges Netzhautfeld beleuchtet; dasselbe bildet sich in der zur Netzhaut conjugirten Ebene, d. h. bei ruhendem Auge in der Ebene des Fernpunctes ab, und das Bild bewegt sich in dieser Ebene nach oben, wenn der Spiegel nach unten gedreht wird. Die Pupille erscheint dann nicht mehr in ganzer Fläche roth, sondern ein Theil wird dunkel. Da nun die Bewegung in der Fernpunctsfläche als reelles Object gesehen wird, wenn sie vor dem Auge des Beobachters liegt, dagegen als virtuelles, wenn sie hinter demselben liegt, so erscheint im ersten Falle die Bewegung des Lichtscheins durch das Pupillenfeld der des Spiegels entgegengesetzt (nach oben), im zweiten gleichsinnig (nach unten). Sucht das beobachtende Auge den Ort auf, wo die Bewegung grade ihre Richtung ändert, so befindet es sich im Fernpunct des Beobachteten. Bei Emmetropen und Hypermetropen muss das beobachtete Auge durch eine Convexlinse myopisch gemacht werden.

9. Der Grad der Vollkommenheit des dioptrischen Apparats.

a. Der Grad der Achromasie.

Weisses Licht wird bekanntlich durch die Brechung in seine farbigen Componenten zerlegt, weil diese verschiedene Brechbarkeit besitzen. Geht daher von einem Objectpuncte weisses Licht aus, so muss derselbe im Auge statt eines einzigen eine Ruhe von hinter einander liegenden Bildpuncten haben, der vorderste für die brechbarsten (violetten), der hinterste für die am wenigsten brechbaren (rothen) Strahlen. Das Auge kann daher für einen weissen Punct nie vollkommen accommodiren: accommodirt es z. B. so, dass der Bildpunct der violetten Strahlen in die Retina fällt, so erscheinen die übrigen Farben in concentrischen Zerstreuungskreisen, die um so grösser sind je, weiter die Farbe vom Violet entfernt ist; da sich nun in der Mitte alle Zerstreuungskreise und der violette Punct decken, so entsteht ein weisser Punct mit farbigen Rändern. Ebenso muss ein jeder weisse Gegenstand weiss mit farbigen Rändern erscheinen, da die farbigen Zerstreuungsbilder sich bis auf die Ränder sämmtlich decken. Accommodirt man für eine mittlere Farbe, etwa Grün, so entstehen zwei Reihen von far-

bigen Zerstreuungskreisen, diese decken sich auch an den Rändern zum Theil so, dass complementäre Farben auf einander fallen, so dass auch die Ränder grösstentheils weiss erscheinen. Letzterer Umstand trägt dazu bei, dass wir die farbigen Ränder beim gewöhnlichen Sehen nicht wahrnehmen; dieselben sind überhaupt wegen des geringen Dispersionsvermögens der Augenmedien (etwa gleich dem des destillirten Wassers, Helmholtz) nur unbedeutend und verschwinden vollends gegenüber dem stärkeren weissen Lichteindruck der Mitte; möglicherweise wirkt auch die Zusammenstellung der verschiedenen Linsenschichten (p. 522) etwas achromatisirend, analog den Flint- und Crownglas-Linsen der optischen Instrumente. — Um die farbigen Ränder deutlich wahrzunehmen, muss man, wie aus Obigem hervorgeht, nicht für eine mittlere, sondern für eine extreme Farbe (Roth oder Violet) accommodiren; noch leichter und sicherer erreicht man dasselbe, wenn gar nicht für den Gegenstand selbst accommodirt. Weisse Felder erscheinen daher bei zu ferner Accommodation mit einem schwach rothgelben, bei zu naher mit einem blauen Rande; ein durch ein rothviolettes Glas gesehener Lichtpunct erscheint bei Accommodation für die rothen Strahlen roth mit violettem Zerstreuungskreis, im anderen Falle umgekehrt. Ferner sieht man die Chromasie des Auges sehr leicht, wenn man die Pupille mittels eines Papierblatts grossentheils verdeckt (Helmholtz): Es sei W (Fig. 111) ein weisser Punct und v sein

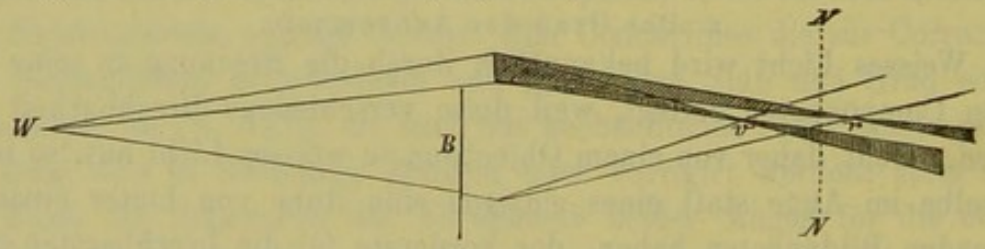


Fig. 111.

violetter, r sein rother Bildpunct; wird jetzt durch den Schirm B der Strahlenkegel grossentheils weggenommen, so dass nur der Theil a wirksam bleibt, so ist der vertical schraffirte Theil der violette, der schräg schraffirte der rothe Antheil der Strahlen; die Netzhaut NN empfängt also, wie sie auch liege, farbige Zerstreuungsbilder, die sich nicht decken, sondern wie im Spectrum auf einander folgen, also im Falle der Figur oben roth, dann gelb, grün etc., unten violett. Im Gesichtsfelde ist natürlich die Lage umgekehrt (s. unten); jeder leuchtende Punct erscheint als ein nach oben violettes, nach unten rothes Spectrum. Hieraus folgt, dass ein dem Rande des bedeckenden Blattes B paralleler weisser Streifen nach der Seite hin, von der

die Bedeckung der Pupille erfolgt, einen rothgelben, nach der andern einen blauvioletten Rand zeigt, oder allgemeiner, dass die Grenze zwischen Schwarz und Weiss, wenn die Bedeckung der Pupille vom Schwarz her erfolgt, gelblich, wenn vom Weiss her, bläulich erscheint (Helmholtz).

Die Farbenzerstreuung im Auge lässt sich auch dadurch nachweisen, dass ein galvanisch glühender Platindrahtring durch ein enges Loch betrachtet, aussen mit rothen, innen mit blauviolettem Rande erscheint; es wirken hier ebenfalls nur die Ränder der brechenden Flächen (Tumlirz).

Aus dem oben Gesagten ergiebt sich auch, dass der Bereich des deutlichen Sehens für verschiedene Farben verschieden ist. Offenbar muss Nahe- und Fernpunct für violettes Licht bedeutend näher liegen, als für rothes; man kann dies daran erkennen, dass man, um Puncte verschiedener Farbe, bei gleichem Abstand, durch ein Fernrohr deutlich zu sehen, das letztere verschieden einstellen muss (Fraunhofer). Rothe Flächen endlich erscheinen näher als in gleicher Ebene befindliche blaue, weil das Auge für erstere stärker accommodiren muss und daraus (s. unten) auf grössere Nähe urtheilt (Brücke).

b. Der Grad der Aplanasie.

Der Satz von der Homocentricität der Strahlenbündel (p. 526) gilt nur für sehr kleine Einfallswinkel; bei umfangreichen Strahlenbündeln schneiden sich die vom Mittelstrahl entfernteren nicht im Vereinigungspunct der centralen Strahlen, sondern haben eine kürzere Brenn- oder Bildweite, so dass sie Zerstreuungskreise um den Bildpunct verursachen. Vorrichtungen, in welchen diese Abweichung der Randstrahlen unschädlich gemacht ist, nennt man aplanatische. Am Auge vermuthet man einen ziemlichen Grad von Aplanasie wegen folgender Umstände (Helmholtz): 1. die Hornhautfläche ist nicht streng sphärisch, sondern stellt ein grossaxiges Rotationsellipsoid dar, indem die Krümmung von der Mitte nach dem Rande abnimmt; hierdurch muss die stärkere Brechung der Randstrahlen in gewissem Grade compensirt werden; 2. in gleichem Sinne muss die Linsenschichtung wirken, da die Randstrahlen Substanz von geringerem Brechungsvermögen durchlaufen und durch die stärkst gekrümmten brechenden Flächen nicht hindurchgehen. Die Abblendung der Randstrahlen durch die Iris macht übrigens die Aberration ziemlich unschädlich.

Die im Pupillarfelde vorhandene Aberration beträgt etwa $^1/_2$—1 Dioptrie (Jackson).

c. Der Grad der Periscopie.

Für schief auffallende Strahlenbündel sind ebenfalls die Einfallswinkel so gross, dass sie sich nicht homocentrisch abbilden können. Ein unendlich dünnes, schief einfallendes Strahlenbündel bildet nach

der Brechung ein System, welches keinen Vereinigungspunct hat, sondern durch zwei Brennlinien hindurchgeht, welche zu einander und zum mittleren Strahl senkrecht stehen; der Abstand zwischen beiden Brennlinien heisst die Brennstrecke (Sturm). Je länger die Brennstrecke eines solchen (astigmatischen) Systems, um so weniger brauchbar ist das Bild, da jeder Bildpunct in eine Linie verzerrt ist, deren Richtung von der Stellung der auffangenden Fläche abhängt. Im Allgemeinen ist die Astigmasie des Bildes dem Quadrate des Sinus der Incidenzschiefe proportional (Hermann). Im Vergleich mit anderen optischen Instrumenten ist nun die Periscopie, d. h. der Winkelbereich des brauchbaren Gesichtsfeldes (genauer: das Verhältniss zwischen Sinusquadrat des Incidenzwinkels und Astigmasie), beim Auge ungemein gross, und dieselbe Eigenschaft hat auch die Krystalllinse für sich (Hermann & Peschel, Rasmus & Wauer). Die Theorie ergiebt, dass die Linsenschichtung die Wirkung hat, die Periscopie sehr bedeutend zu vergrössern, d. h. für gegebene Incidenzschiefe die Brennstrecke kürzer zu machen, als bei einer homogenen Linse von gleicher Brennweite (Hermann, Matthiessen).

d. Die Asymmetrien der brechenden Flächen und Medien.

Auch abgesehen von der elliptischen Gestalt der meridianalen Hornhautdurchschnitte (s. oben) weicht die Hornhaut von der Kugelgestalt ab, sie ist nämlich in verschiedenen Meridianen verschieden stark gekrümmt, meist im verticalen am stärksten, im horizontalen am schwächsten. Dies ist direct durch die Spiegelbilder ophthalmometrisch nachweisbar (vgl. p. 524), bequemer durch die Spiegelung eines Systems concentrischer Kreise, welche sich verzerrt abbilden (Placido). Wiederum macht dies das gebrochene Bündel astigmatisch, und zwar gehen hier die beiden Brennlinien (s. oben) durch die Brennpuncte der beiden Hauptmeridiane hindurch, also im angegebenen Falle hat das Auge statt eines Brennpuncts eine nähere horizontale und eine entferntere verticale Brennlinie. Bei starkem Astigmatismus kann natürlich kein Gegenstand sich scharf abbilden, doch findet man leicht, dass die Verzerrung der Bildpuncte in gewissen Fällen wenig merklich wird, dass nämlich horizontale Linien sich gut abbilden, wenn die Netzhaut mit der vorderen Brennlinie zusammenfällt, verticale, wenn mit der hinteren. Für horizontale Linien wäre also das Auge auch etwas kurzsichtiger als für verticale, was für die meisten Augen zutrifft (Young, Donders, Knapp). Die Correction des Astigmatismus geschieht bei abnormen Graden durch cylindrische Brillengläser, deren

krümmungslose Dimension man (im Falle des Convexglases) nach dem stärkstgekrümmten Hauptmeridian orientirt; oder auch durch schiefgestellte Linsen (vgl. sub c).

Die vorstehende Abweichung wird als regelmässiger Astigmatismus bezeichnet; unregelmässigen Astigmatismus nennt man dagegen die Wirkung von regellosen Krümmungs- und Indexabweichungen im Auge; so hat die Hornhaut beständig kleine Unebenheiten (Thränen, Schleim etc.), die Linse hat vermöge ihrer radialen Faserung in verschiedenen Meridianen nicht denselben Index. In diesen Unregelmässigkeiten liegt der Grund, warum, namentlich im Zerstreuungsbilde, ein leuchtender Punct nicht punctförmig, sondern sternförmig gesehen wird (Fixsterne; entfernte Lichter etc.), und warum Linien u. dgl. bei ungenauer Accommodation zuweilen mehrfach erscheinen (Polyopia monophthalmica).

e. Der Grad der Centrirung.

Die Centrirung der brechenden Flächen ist eine nur annähernde, wie unten sub III. bei Bestimmung der Sehaxenlage gezeigt wird. Die nothwendige Folge unzureichender Centrirung ist wiederum eine Astigmasie der homocentrisch einfallenden Strahlenbündel, da ganz allgemein jedes solches Bündel, wenn es nicht senkrecht zu einer sphärischen Fläche oder einem centrirten System solcher Flächen einfällt, die Eigenschaft hat, nach der Brechung zwei Brennlinien zu bilden. Jedoch sind die Abweichungen der Centrirung meist zu klein, um das Sehen zu stören. In Fällen, wo (wie beim Entdecker des Astigmatismus, Young) Elimination der Hornhaut durch Wasser (p. 542) den Astigmatismus nicht beseitigt, ist vielleicht Centrirungsmangel der Linsenschichtung als Ursache anzusehen.

II. Die Erregung der Licht- und Farbenempfindung.

1. Der Ort der Erregung.

Als Aufnahmeapparate (p. 471) des Sehnerven sind die Stäbchen und Zapfen der äusseren Netzhautlamelle, das sog. Sehepithel, erkannt worden (H. Müller). Die Beweise sind folgende:

1. Die Eintrittsstelle des Sehnerven, an welcher die Netzhaut nur aus Opticusfasern ohne die übri-

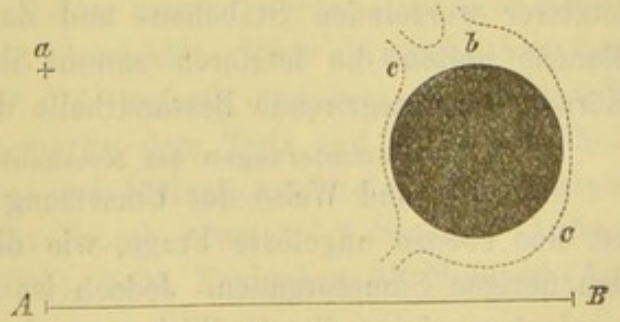


Fig. 112.

gen Netzhautgebilde besteht, ist zur Lichtwahrnehmung unfähig; sie heisst daher der blinde Fleck (auch Mariotte'scher Fleck). Fixirt man mit dem rechten Auge den Punct *a* (Fig. 112) aus einer Entfernung, welche 3mal so gross wie die Linie *A B* ist, so verschwindet der Fleck *b* vollkommen; sein Bild fällt nämlich in den blinden Fleck, der etwa $3\frac{1}{2}$ mm. nach innen von der Netzhautmitte liegt, auf welche das Bild von *a* fällt. Durch das Verschwinden einer hin und her geführten Zeichenspitze kann man die Begrenzung der blinden Stelle noch genauer feststellen; sie liegt etwa in der Punctlinie *c c*, deren Vorsprünge den Gefässabgängen entsprechen. Ueber die Rolle des blinden Flecks im Gesichtsfelde s. unten sub III.

2. Die Sehschärfe (s. unten sub III.) ist auf der Netzhaut entsprechend der Zusammendrängung der Stäbchen und Zapfen, besonders aber der letzteren, vertheilt, und ist in der Fovea centralis, welche nur dicht gedrängte Zapfen enthält, und in welcher die übrigen Netzhautelemente fehlen, am grössten; man schliesst hieraus, dass die Zapfen ein noch vollkommneres Perceptionsorgan sind, als die Stäbchen.

3. Die Purkinje'sche Aderfigur (s. unten, entoptische Erscheinungen) lehrt, dass die percipirenden Netzhautelemente hinter den Netzhautgefässen liegen, und zwar um etwa so viel wie die Stäbchen- und Zapfenschicht.

Ueber die speciellere Function der Stäbchen und Zapfen s. u. beim Farbensinn. Die Function der übrigen specifischen Netzhautelemente, der Körnerschichten und der Ganglienschicht, ist durchaus unbekannt. Die zu innerst liegende Schicht der Opticusfasern muss mit den Stäbchen und Zapfen in einer nervösen Verbindung stehen, welche früher in den Müller'schen Radialfasern gesucht wurde; dieselben werden aber jetzt als Stützfasern betrachtet. Der Zusammenhang zwischen Opticusfasern, Ganglienzellen und den radiären Fibrillen der inneren Körnerschicht gilt als sicher; die letzteren lassen sich jedoch nicht über die Zwischenkörnerschicht hinaus verfolgen, und ihr Zusammenhang mit den in letzterer wurzelnden Stäbchen- und Zapfenfasern ist nicht ermittelt. Manche halten die letzteren sammt ihren Anschwellungen (äussere Körner) für integrirende Bestandtheile des Sehepithels.

2. Veränderungen der Netzhaut selbst durch Licht.

Die Art und Weise der Umsetzung von Licht in Nervenerregung ist eine ebenso ungelöste Frage, wie die entsprechenden Fragen bei den übrigen Sinnesorganen. Jedoch ist es gelungen, in der Netzhaut wenigstens einige directe Wirkungen des Lichtes nachzuweisen.

a. Die Veränderung der Farbe.

Die Netzhaut eines Auges, welches längere Zeit vor Licht geschützt war, hat eine purpurrothe Farbe, welche ausschliesslich den Aussengliedern der Stäbchen angehört; durch Licht wird diese Farbe schnell gebleicht, während des Lebens aber stets wieder regenerirt (Boll, 1876). Die rothe Farbe, der Netzhaut- oder Sehpurpur, ist nur im Lichte sehr vergänglich, wird dagegen durch das Absterben der Netzhaut nicht zerstört (Kühne). Die Bleichung geschieht am schnellsten durch gelb-grünes Licht, dann folgt Grün, Blau, Gelb, Orange, Violet, Ultraviolet, zuletzt Roth; Wärme beschleunigt dieselbe. Die Regeneration erfolgt unter dem Einfluss des Pigmentepithels (früher zur Chorioidea gerechnet), bei dem jedoch das Pigment selbst nicht betheiligt sein kann, da die Regeneration auch in albinotischen Augen und auf dem Tapetum stattfindet (Kühne). Auch lange nach Durchschneidung des Sehnerven sind diese Vorgänge noch vorhanden (Holmgren). Da im Lichte gebleichte Netzhäute noch Lichtempfindung vermitteln, die Zapfen ferner des purpurnen Farbstoffs entbehren, so kann derselbe nicht das Sehen bedingen, sondern scheint nur die Erregbarkeit der Stäbchen zu erhöhen, welche ähnlichen Bedingungen unterliegt, wie die Menge des Farbstoffs (vgl. unten sub 3a). Immerhin ist es möglich, dass auch das Sehen selbst auf ähnlichen photochemischen Veränderungen der Stäbchen und Zapfen beruht, die betr. Substanzen aber farblos oder höchst vergängliche Farbstoffe sind.

Von den Eigenschaften des Sehpurpurs ist noch Folgendes erwähnenswerth (Kühne u. A.): Zur Untersuchung wird das Thier mehrere Stunden im Dunkeln gelassen und die Netzhaut bei Natriumbeleuchtung präparirt. Der Sehpurpur fehlt der stäbchenfreien Fovea centralis und den stäbchenlosen Reptiliennetzhäuten, allen Wirbellosen, ferner beim Menschen in den Stäbchen nahe der Ora serrata; das Kaninchen hat eine besonders purpurreiche horizontale Zone (Sehleiste). Die Bleichung, bei welcher braune und gelbe Zwischenstufen auftreten, kann zur Fixirung der Netzhautbilder benutzt werden (Optogramme), welche freilich dem Lichte nicht Stand hält. Viele chemische Agentien, ferner Temperaturen über 50° (76° sofort) zerstören den Farbstoff; dagegen hält er, wie schon bemerkt, dem Tode und selbst der Fäulniss Stand, ebenso Oxydations- und Reductionsmitteln. Die Regeneration erfordert im Leben beim Frosch etwa 1—2 Stunden (Anfang schon nach 20 Minuten merklich), beim Kaninchen 35 Minuten (An-

fang nach 7 Minuten); beim Menschen scheint sie besonders lebhaft zu sein, da exstirpirte Augen ohne vorherige Dunkelheit Purpur zeigen. Durch Pilocarpin und Muscarin wird sie beschleunigt. Ihr rudimentäres Auftreten auch in abgelösten, also pigmentfreien Netzhäuten beweist, dass auch die isolirte Netzhaut eine farblose Vorstufe des Farbstoffs vorräthig enthält, die aber vermuthlich vom Pigmentepithel geliefert ist. Auch eine Verwendung der Bleichungsproducte zur Regeneration ist nachgewiesen, aber keineswegs Bedingung der letzteren.

Beim Frosche beobachtet man auch gewisse morphologische Veränderungen des Pigmentepithels durch Licht, indem die pigmenthaltigen, zwischen die Stäbchenaussenglieder eindringenden Fortsätze im Lichte anschwellen und an Pigment reicher werden (Boll, Angelucci), ein Vorgang, der mit der regenerirenden Function der Zellen höchst wahrscheinlich in Zusammenhang steht (Kühne).

Der gelbe Farbstoff der Zapfen-Innenglieder, welcher die Macula lutea färbt, ist lichtbeständig, ebenso die Farbstoffe der verschiedenfarbigen Kugeln zwischen Aussen- und Innenglied der Stäbchen der Vogelretina (s. unten beim Farbensehen).

b. Morphologische Veränderungen.

Ausser den soeben erwähnten Veränderungen des Pigmentepithels ist neuerdings an Fröschen und Fischen folgende Veränderung der Zapfen durch Licht festgestellt worden (Engelmann & v. Genderen Stort): Die Innenglieder derselben verkürzen und verdicken sich durch Licht, und verlängern und verdünnen sich im Dunkeln, und zwar auch wenn das Licht nicht das Auge selbst, sondern das andere Auge oder die Körperoberfläche trifft; dasselbe gilt von den Veränderungen des Pigmentepithels. Beide Bewegungen werden durch den Sehnerven vermittelt, welcher also auch centrifugale Functionen hat; nach Abtrennung des Gehirns wirkt das Licht nur noch auf die direct beleuchtete Netzhaut. Die physiologische Bedeutung der Erscheinung ist trotz mancher noch festgestellter Details (Angelucci u. A.) noch nicht aufgeklärt.

c. Galvanische Vorgänge.

Am unversehrten Auge beobachtet man in der Ruhe und im Lichte Ströme, welche auf die Netzhaut bezogen werden (Holmgren, Dewar & M'Kendrick). An der isolirten Netzhaut findet sich Folgendes (Kühne & Steiner): Die Faserseite verhält sich in der Ruhe positiv gegen die Stäbchenseite (im Folgenden mag dieser Strom als einsteigend bezeichnet werden). Durch Licht tritt in der Froschnetzhaut, auch wenn der Ruhestrom fehlt, ein zuerst einsteigender und dann aus-

steigender Strom auf; beim Aufhören des Lichtes von Neuem ein einsteigender. Diese Ströme fehlen, wenn das Licht sehr allmählich einwirkt oder schwindet. An purpurlosen Netzhäuten tritt nur der aussteigende Strom auf, ebenso an der Kaninchennetzhaut (hier sehr vergänglich); am unversehrten Augapfel dagegen macht sich nur die einsteigende Phase geltend, die aussteigende scheint also nur der abgelösten und geschädigten Netzhaut zuzukommen.

Der Ruhestrom der Netzhaut wurde, sogar ehe sein Sitz mit Sicherheit constatirt war, als Beweis für Negativität natürlicher Nervenendigungen angesehen (vgl. p. 383), was bei dem complicirten Bau der Netzhaut durchaus unzulässig ist. Ueber die Bedeutung und speciellere Ursache dieser Ströme ist noch nichts Sicheres bekannt.

3. Die Lichtempfindungen.

Die Lichtempfindungen, welche durch Einwirkung von Licht auf die Stäbchen und Zapfen, oder durch Einwirkung allgemeiner Nervenreize auf den Sehnerven oder seine Ausbreitung in der Netzhaut, ausgelöst werden können, werden nach Helligkeit und Farbe unterschieden; die Empfindung mangelnder Erregung wird als Schwarz bezeichnet.

a. Die Helligkeitsempfindung.

Die Helligkeit oder Intensität der Lichtempfindung hängt in erster Linie von der Intensität des einwirkenden Lichtes, d. h. von der lebendigen Kraft der Aetherschwingung oder vom Quadrate ihrer Geschwindigkeit beim Durchgang durch die Gleichgewichtslage ab; ausserdem aber von der Erregbarkeit der Netzhaut, welche schon während einer constanten Einwirkung rasch abnimmt, so dass ein helles Object bei beständiger Betrachtung immer dunkler erscheint.

Diese Ermüdung der Netzhaut zeigt sich am deutlichsten in der Erfahrung, dass nach längerem Aufenthalt im Hellen die Netzhaut in dunkleren Räumen fast unempfindlich ist, alsbald aber immer deutlicher die Gegenstände erkennt (Adaptation, Aubert), d. h. sich von ihrer Ermüdung erholt; die hohe, hierdurch erreichte Erregbarkeit zeigt sich darin, dass das helle Licht jetzt unangenehm, blendend wirkt. Eine zweite aus der Ermüdung erklärbare Erscheinung sind die negativen Nachbilder (s. unten).

Die absolute Helligkeit ist ohne Einfluss auf die relative Ermüdung, letztere wirkt nur so, als ob das objective Licht um einen Bruchtheil seiner Intensität vermindert würde (Helmholtz). Die Ermüdung während constanter Einwirkung verläuft anfangs steiler als weiterhin (Fick, Exner), und ähnlich verhält sich auch die Ermüdung im Laufe des Tages. Der ganze Tagesverlust beträgt nur etwa 51 pCt., weil das Auge fortwährend Gelegenheit zur Erholung hat; des Morgens ist

der Einfluss der Ermüdung am stärksten (Fick & C. F. Müller). Im Centrum der Netzhaut tritt sie schneller ein als an der Peripherie (Aubert).

Die Netzhauterregung hängt ferner von der Dauer des Lichteindrucks auch insofern ab, als sie nicht sofort in voller Stärke auftritt, sondern erst in einer gewissen, annähernd gradlinigen Curve ihr Maximum erreicht (Curve des Anklingens, Fick, Exner), so dass sehr kurze Einwirkungen überhaupt die volle Erregung nicht zu Stande kommen lassen, und ein schwächeres Licht durch längere Einwirkung dieselbe scheinbare Helligkeit erlangen kann wie ein helleres bei kürzerer Dauer. Nach dem Maximum sinkt die Erregung, wie schon erwähnt, durch Ermüdung herab. Nach dem Aufhören des Lichtes hört ferner die Erregung nicht momentan auf, sondern klingt in einer gewissen Curve ab; hierin liegt die Ursache der positiven Nachbilder (s. unten).

Bei rasch intermittirendem Lichte entsteht im Allgemeinen wegen der positiven Nachbilder eine gleichmässige Helligkeit, deren Betrag so gross ist, als ob die ganze Lichtwirkung gleichmässig auf die Zeit vertheilt wäre (Talbot). Indessen mischen sich die Wirkungen des An- und Abklingens und der Ermüdung complicirend ein. Eine der bemerkenswerthesten hieraus resultirenden Abweichungen vom Talbot'schen Satze ist die, dass eine aus schwarzen und weissen Sectoren bestehende rotirende Scheibe nicht bei allen Rotationsgeschwindigkeiten gleiche Helligkeiten zeigt, sondern am hellsten wirkt bei 17 bis 18 Abwechselungen p. Secunde (Brücke); der Hauptgrund liegt darin, dass das Verhältniss zwischen Ermüdungsgrad und Erholungszeit bei diesem Zeitverhältniss am günstigsten ist.

Auch der Umfang der Netzhauterregung hat auf den Intensitätseffect Einfluss. Für kleine Einwirkungszeiten ist die Wahrnehmbarkeit eines Objectes von seiner Grösse abhängig, und zwar verhalten sich die kleinsten Gesichtswinkel umgekehrt wie die Quadratwurzeln der Lichtintensitäten (Riccò). Je heller und grösser ferner die Netzhautbilder sind, um so weniger Zeit ist zu ihrer Wahrnehmung nöthig, jedoch nimmt die erforderliche Zeit nur in arithmetischer Progression ab, wenn Beleuchtungsintensität und Grösse des Netzhautbildes in geometrischer Progression zunehmen; der reizbarste Theil der Netzhaut liegt der Netzhautmitte ferner, als der am raschsten die Contouren der Gegenstände wahrnehmende Theil (Exner).

Für die Wahrnehmung von Helligkeitsunterschieden ist die Gültigkeit des Weber'schen Gesetzes (p. 475) zweifelhaft. Einige bestreiten sie ganz, andere lassen sie nur innerhalb gewisser Grenzen gelten.

b. Die Farbenempfindung.

1) Begriff und Grenzen.

Die als Farbe bezeichneten Qualitätsempfindungen sind von der Wellenlänge des einwirkenden Lichtes abhängig. Das Spectrum zeigt nebeneinander eine unendliche Zahl von Farben (Wellenlängen), zwischen den Fraunhofer'schen Linien A ($\lambda = 7617 \,.\, 10^{-7}$ mm.) und H ($\lambda = 3929 \,.\, 10^{-7}$ mm.). Das ultrarothe Licht erregt die Netzhaut nicht, sondern kann nur durch seine erwärmenden Wirkungen auf die thermoelectrische Säule nachgewiesen werden; das ultraviolette Licht, von H bis R ($\lambda = 3108 \,.\, 10^{-7}$ mm.) und weiter, am besten durch seine photochemische Wirkung nachweisbar, ist bei Abblendung des übrigen Spectrums schwach sichtbar, und zwar mit lavendelgrauer Earbe (Helmholtz). Die ohne Weiteres sichtbaren Farben umfassen also nicht ganz eine Octave (es fehlt etwa eine halbe Tonstufe), und die überhaupt sichtbaren etwa eine Octave und eine kleine Sext; der Umfang ist demnach viel kleiner als beim Gehörorgan.

Die Unsichtbarkeit der ultrarothen Strahlen hat zur Untersuchung der Diathermansie der Augenmedien geführt, wobei sich ergeben hat, dass letztere über 90 pCt. der Wärmestrahlen absorbiren (Brücke, Jansen). In Bezug auf die einzelnen Spectraltheile verhält sich die Diathermansie der Augenmedien etwa wie die des Wassers (Franz); es wird sonach von den ultrarothen Strahlen noch soviel durchgelassen, dass man ihre Unsichtbarkeit nur durch ihre Unfähigkeit die Retina zu erregen, erklären kann. — Die geringe Wirkung der ultravioletten Strahlen (sie haben nur etwa $^1/_{1200}$ der Wirkung, welche der wahren Intensität entspräche; letztere kann man durch Photographie oder besser durch Fluorescenz ermessen, indem man z. B. das ultraviolette Licht in Chininlösung eintreten lässt), rührt nicht etwa von besonderer Absorption dieser Strahlen durch die Augenmedien her, welche allerdings vorhanden (Brücke), aber viel zu gering ist (Donders), sondern beruht ebenfalls auf Unempfindlichkeit der Netzhaut selbst. Da die Netzhaut ein wenig fluorescirt (Setschenow u. A.), d. h. die Wellenlänge des eingeführten Lichtes vergrössert, so könnte die Wahrnehmung der ultravioletten Strahlen vielleicht nur eine solche des Fluorescenzlichtes sein (Helmholtz). Die Metallspectra haben ein noch längeres Ultraviolett als das Sonnenspectrum; das Ende dieser Spectra ist noch sichtbar, aber ohne Farbencharacter (Mascart).

Die Erkennung der Farbe erfordert eine stärkere Einwirkung als die des Lichtes überhaupt. Das farbige Object erscheint farblos bei zu schwacher Beleuchtung, bei zu kurzer Betrachtung oder bei zu kleinem Sehwinkel. Die einzelnen Earben zeigen in all diesen Hinsichten erhebliche Unterschiede; am schwersten wirkt in jeder der genannten Beziehungen Roth ein. Auch bei immer hellerer Beleuchtung wird der Farbeneindruck neutraler, weisslicher, und zuletzt farblos, weiss; am leichtesten geht Gelb in Weiss über. Ferner ist das

Farbenerkennungs- und -Unterscheidungsvermögen in der Netzhautmitte am schärfsten und nimmt nach der Peripherie ab, und zwar nach der lateralen Seite der Netzhaut schneller als nach der medialen; auch in dieser Hinsicht liegen die Grenzen für die verschiedenen Farben verschieden; die Peripherie kann Roth kaum erkennen (Purkinje, v. Wittich, Aubert u. A.). Als pathologische Erscheinung kommt häufig ein mangelhaftes Farbenunterscheidungsvermögen vor, welches in den meisten Fällen auf Rothblindheit (Daltonismus), d. h. gänzliche Unempfindlichkeit für rothes Licht und die rothe Componente gemischten Lichtes, zurückgeführt werden kann (s. auch p. 566 f.).

Dass Roth die am schwersten erregende Farbe ist, zeigt sich auch darin, dass bei Sehnervenatrophie Rothblindheit vor völliger Blindheit eintritt (Benedict, Leber), dass im Roth das Intensitätsunterscheidungsvermögen am geringsten ist (Lamansky), dass sehr rasch intermittirendes weisses Licht grünlich erscheint, weil seine rothe Componente nicht zur Geltung kommt (Brücke), u. s. w. Die am stärksten erregende Farbe ist nach der nöthigen Beleuchtungsdauer und der scheinbaren Helligkeit das Gelb, demnächst Blau (Vierordt; Burckhardt & Faber); dagegen erkennt die äusserste Netzhautzone nur Blau.

Für die zeitlichen Verhältnisse der Empfindung gelten bei den Farben ähnliche Gesetze wie beim Sehen überhaupt (p. 560); die Curve des An- und Abklingens hat ähnliche Form wie dort, ist aber für die einzelnen Farben verschieden (Kunkel; vgl. auch unten p. 566).

2) Die Farbenmischung.

Farbige Componenten können Weiss oder Grau (d. h. ein weniger intensives oder mit Schwarz gemischtes Weiss) geben, nicht bloss durch objective Mischung, sondern auch durch Vermischung ihrer Eindrücke auf das Auge, und das Resultat der physiologischen Mischung zweier oder mehrerer Farben ist überhaupt immer gleich dem Eindruck der objectiven Mischung. Es ist z. B. gleichgültig, ob zwei Spectralfarben objectiv durch Deckung zweier Spectra oder ihrer Netzhautbilder, oder physiologisch durch rasch abwechselnde Einwirkung auf die gleiche Netzhautstelle (durch den Farbenkreisel) zur Mischung gebracht werden. Weiss entsteht nicht allein durch Mischung sämmtlicher Spectralfarben in dem Intensitätsverhältniss, wie sie im Spectrum enthalten sind, sondern kann auch durch Mischung von je zwei Spectralfarben in bestimmtem Intensitätsverhältniss erhalten werden, welche man dann Complementärfarben nennt. Nicht complementäre Spectralfarben geben immer als Mischfarbe eine zwischen

ihnen liegende Spectralfarbe, jedoch mit weisslicher Beimischung, welche um so stärker ist, je näher die beiden Farben dem complementären Verhältniss stehen. Die Mischung der äussersten Spectralfarben, Roth und Violet, giebt jedoch Farben, welche im Spectrum nicht vorkommen und welche man als Purpur bezeichnet. Die Purpurtöne sind zugleich die Complementärfarben für die gelbgrünen Spectraltöne, während alle übrigen Spectralfarben ihre Complementärfarben im Spectrum selbst haben. Die Purpurfarben, zwischen ihre Componenten Roth und Violet eingeschaltet, bilden also gleichsam eine Ergänzung des Spectrums zu einem Ringe, in welchem die Complementärfarben einander gegenüber liegen. (Newton, Grassmann, Helmholtz, Maxwell.)

Um dieselbe Netzhautstelle gleichzeitig mit zwei Farben, z. B. des Spectrums zu beleuchten, sieht man durch eine zum Spectrum vertical gestellte Glasplatte auf die eine Farbe, während man zugleich durch dieselbe Platte das Spiegelbild einer andern Spectralfarbe empfängt (Helmholtz); oder man entwirft objectiv oder mittels besonderer Spectroscope zwei Spectra über einander, welche sich theilweise decken und der Länge nach gegen einander verschiebbar sind. Ferner kann man den Scheiner'schen Versuch so modificiren, dass man in die beiden kleinen Oeffnungen zwei verschieden gefärbte Gläser bringt: accommodirt man nun so, dass die beiden verschieden gefärbten Zerstreuungskreise sich theilweise decken, so wird die gemeinschaftliche Stelle der Retina von gemischtem Licht beschienen (Czermak). Ueber das Princip des Farbenkreisels s. unten (Nachbilder). Dagegen ist die Farbenmischung durch Mischung von Pigmenten, wie auf der Palette des Malers, physiologisch nicht zulässig; sie giebt ganz andere, vor Allem viel dunklere Mischfarben als die optische Mischung der gleichen Farben mittels der angegebenen Methoden; wäre nämlich jedes Pigment ganz rein, d. h. liesse es nur eine einzige Farbe hindurch, so würde die Mischung ganz schwarz sein, weil das durch die Theilchen des einen Pigments durchgegangene Licht durch die des anderen nicht hindurchgelassen werden würde.

Die Resultate der Farbenmischung werden durch Farbengleichungen ausgedrückt. Nach dem Talbot'schen Satze (p. 560) ist beim Farbenkreisel das Verhältniss der Sectorenbreiten (in Winkelgraden ausgedrückt) zugleich das Intensitätsverhältniss der Componenten, so dass z. B. die Gleichungen

141° Grün + 219° Roth = 73° Gelb + 52° Weiss + 235° Schwarz
212° Blau + 148° Orange = 248° Fuchsin + 18° Weiss + 94° Schwarz
165° Roth + 73° Blau + 122° Grün = 100° Weiss + 260° Schwarz

welche auf der Gleichheit der Eindrücke zweier Farbenkreisel beruhen, leicht verständlich sind.

Allgemeiner lassen sich die Resultate der Farbenmischung constructiv darstellen, indem man das Spectrum in schon erwähnter Weise durch die Purpurtöne zu einem geschlossenen Ringe ergänzt. Verlegt man nun in die Mitte dieses geschlossenen Feldes (Fig. 113)

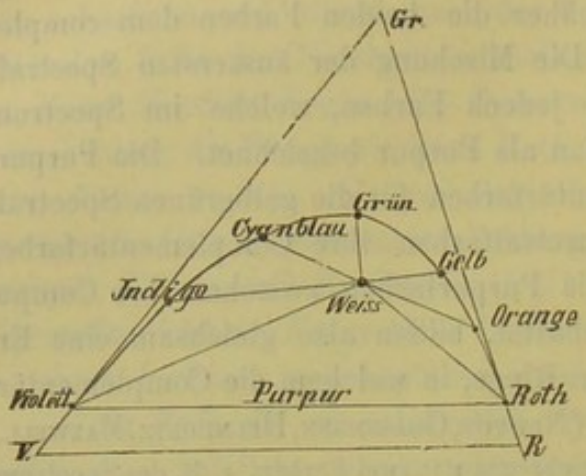


Fig. 113.

das Weiss, und füllt man das Feld in der Weise farbig aus, dass jeder Vector von einer Spectralfarbe zum Weiss die Mischungen derselben mit Weiss in allen Verhältnissen enthält (so dass die Farbe nach dem Weiss zu immer weisslicher wird), so kann das Schema zur unmittelbaren Auffindung des Mischeindrucks bei gegebenen Componenten dienen. Denkt man sich nämlich in die den farbigen Componenten entsprechenden Puncte Massen gelegt, deren Grössen den Intensitäten derselben entsprechen, und sucht man den gemeinsamen Schwerpunct derselben auf, der natürlich innerhalb des ebenen Feldes liegen muss, so bezeichnet der Ort desselben den gesuchten Mischeindruck. Man sieht sofort, dass der Mischeindruck zweier Spectralfarben in der sie verbindenden Graden liegen muss, und dass er (vgl. oben) einer zwischenliegenden Spectralfarbe, mit Weiss gemischt, entspricht; dass ferner die Beimischung von Weiss um so stärker wird, je mehr die beiden Ingredientien einander diametral gegenüber liegen; dass endlich jede durch das Weiss selbst gelegte Grade zwei Complementärfarben verbindet. Die Gestalt der umgebenden Curve und die Lage des Weiss muss deshalb so gewählt werden, dass letzteres immer in der Verbindungslinie zweier Complementärfarben und zwar immer derjenigen Farbe näher liegt, welche relativ stark vertreten sein muss, um mit ihrer Complementärfarbe Weiss zu geben.

3. Theorien der Farbenempfindung.

Die vorstehenden Thatsachen zeigen, dass jede Farbenempfindung sich durch Mischung einer Anzahl von Grundempfindungen, und zwar mindestens drei solchen, reproduciren lässt, und es ist nun nur ein kleiner Schritt weiter, überhaupt alle Farbenempfindungen als aus drei Grundempfindungen zusammengesetzt zu betrachten, deren Qualität gegeben und constant ist, deren Intensitätsverhältniss aber variirt. Es ist dann leicht, auch dem Princip der specifischen Energie Genüge zu leisten, indem man für jede der drei Grundempfindungen ein besonderes percipirendes Element annimmt, welches ausschliesslich oder

hauptsächlich durch Eine Grundfarbe erregt wird und durch seine Nervenfaser den Eindruck dieser Farbe hervorbringt; Weiss entsteht durch gleichzeitige und gleich starke Erregung aller drei Elemente (Th. Young, Helmholtz). Diese Theorie hat, gegenüber der analogen für das Ohr, nur die Schwierigkeit, dass dies Multiplum von Nervenendigungen sich an jeder farbenpercipirenden Netzhautstelle wiederholen muss. Welche drei Grundfarben man annehmen will, ist von geringerer Bedeutung; offenbar ist es am natürlichsten, sie möglichst distant zu wählen, am besten die beiden Endfarben und die mittlere Farbe des Spectrums, also Roth, Grün und Violet.

Die Young'sche Theorie erklärt vor Allem die Identität der objectiven und subjectiven Farbenmischungen, da es gleich sein muss, ob ein gewisses Intensitätsverhältniss der drei Erregungen durch gleichzeitige oder durch alternirende Erregung der drei Fasergattungen hervorgebracht wird; ferner das Weisslichwerden der Mischung distanter Farben, da die gleichzeitige, wenn auch ungleich starke Erregung aller drei Fasergattungen immer ein gewisses Quantum Weiss einführen muss; ferner den Uebergang der Farben in Weiss bei zunehmender Lichtintensität: wird nämlich angenommen, was auch aus anderen Gründen wahrscheinlich ist, dass jede Young'sche Faser durch eine Grundfarbe nicht ausschliesslich, sondern nur hauptsächlich erregt wird, etwa wie es die 3 Curven der Fig. 114 angeben (deren Abscissenaxe das Spectrum, deren Ordinaten die Erregungsintensitäten darstellen), so erregt jede Farbe alle drei Fasern, nur in ungleichem Grade, und erscheint daher schon an sich etwas weisslich; bei zunehmender Intensität aber erreichen alle Erregungen schliesslich ihr Maximum und werden daher gleich gross, so dass Weiss entsteht. Die Farbenblindheit endlich erklärt sich durch relative oder absolute Unerregbarkeit einer Fasergattung, besonders der rothempfindenden, welche ja schon normal am schwersten erregbar erscheint (s. oben).

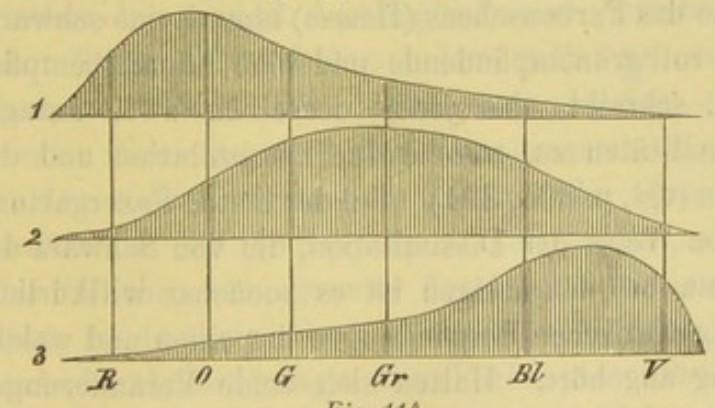


Fig 114.

Die oben angeführten Unterschiede in der Intensität der Farbeneindrücke und im An- und Abklingen erscheinen nunmehr als Ver-

schiedenheiten der drei Fasergattungen. Sehr gut erklären sich auf diese Weise die wechselnden Farben beim Abklingen des Nachbildes sehr heller weisser Objecte, z. B. der Sonne; denn die ursprünglich gleiche Erregung der drei Elemente muss durch die Verschiedenheit der Curven ihres Abklingens ungleich, also farbig werden, und aus dem zeitlichen Wechsel der dominirenden Farbe kann man auf den Verlauf der Abklingcurven Schlüsse ziehen; Roth z. B. klingt anfangs am steilsten ab, persistirt aber länger als die übrigen Componenten. Ueber andere Bewährungen der Young'schen Theorie s. bei den farbigen Nachbildern.

Auf Grund der Young'schen Theorie lässt sich die constructive Uebersicht der Fig. 113 noch vervollständigen; jeder Farbeneindruck des dargestellten Feldes liegt nicht allein im Schwerpunct seiner reellen Componenten, sondern muss auch als Schwerpunct dreier Erregungen der Young'schen Fasern dargestellt werden können. Zu diesem Zwecke müssen diesen Erregungen Orte in der Ebene der Zeichnung, und zwar ausserhalb des Farbenfeldes, ertheilt werden, z. B. in *R*, *Gr*, *V*. Weiss muss im geometrischen Schwerpunct des Dreiecks *RGrV* liegen (die Figur ist hierin ungenau). Der ausserhalb des reellen Farbenfeldes liegende Theil des Dreiecks umfasst solche Farbenempfindungen, welche nur subjectiv, z. B. beim Abklingen weissen Lichtes zu Stande kommen, weil durch reelle Farben so grosse Ungleichheit der drei Erregungen nicht vorkommt. Bei absolut Rothblinden würden alle Farbenempfindungen in die Linie *GrV* fallen; doch ist das Vorkommen absoluter Rothblindheit unwahrscheinlich, es scheint sich nur um graduelle Verstärkung eines schon normal vorhandenen Verhaltens zu handeln.

Eine andere Theorie des Farbensehens (Hering) nimmt eine schwarzweissempfindende, eine roth-grünempfindende und eine blaugelbempfindende Fasergattung an, schreibt aber jeder derselben zwei antagonistische Empfindungsqualitäten zu, welche der Dissimilation und der Assimilation entsprechen (vgl. p. 306, 391). Bei der ersten Fasergattung soll die Empfindung von Weiss der Dissimilation, die von Schwarz der Assimilation entsprechen, bei den übrigen ist es zunächst willkürlich, welche der beiden antagonistischen Empfindungen der einen und welche der andern Veränderung angehört. Halten sich beide Veränderungen das Gleichgewicht, so entsteht keine Empfindung, bei der ersten Fasergattung, welche übrigens jedesmal mit erregt wird, die Empfindung Grau. Diese Theorie erklärt namentlich gut die Erscheinungen der Farbenblindheit. Rothblinde (p. 562) sind meist zugleich grün-

blind, können Roth und Grün nicht unterscheiden, empfinden dagegen Gelb, was nach der Young'schen Theorie nicht verständlich ist. Als Schwäche der Theorie erscheint es vorläufig, dass unklar bleibt, wie Assimilationsprocesse dem Centralorgan zugeleitet werden können.

Aus dem Fehlen der Zapfen bei den Nachtthieren (Eule, Fledermaus), für welche das Farbensehen unnütz wäre, ferner aus der Abnahme des Farbensinns nach der Peripherie der Netzhaut parallel mit der Anzahl der Zapfen, schliesst man, dass die Zapfen die farbenpercipirenden Netzhautelemente sind, während die Stäbchen nur Intensitäten zu unterscheiden vermögen (M. Schultze). Da die Zapfen an ihren Innengliedern eine feine fibrilläre Strichelung zeigen, und auch die von ihnen ausgehenden Radialfasern viel dicker als die der Stäbchen und von fibrillärem Bau sind, auch sich in der Zwischenkörnerschicht in ein Multiplum von Fibrillen auflösen, so wäre es möglich, dass jeder Zapfen ein solches Multiplum von Nervenendigungen darstellt, wie es die Young'sche Theorie verlangt (vgl. jedoch auch unten sub III. 2). Ueber die Ursache aber, weshalb bestimmte Farben vorzugsweise bestimmte Elemente erregen, und über die Art der Zerlegung des gemischten Lichtes in den Zapfen (welche übrigens schon durch eine elective Erregbarkeit der Elemente gegeben sein würde) ist nicht das Mindeste bekannt.

Bei den Vögeln kommt eine Einrichtung vor, welche möglicherweise zu deren Farbenperception in Beziehung steht. Die Zapfen der Vogelretina sind nämlich einfache Elemente, indem sie nur mit einem einfachen Axencylinder verbunden sind, sie sind also im Sinne der Schultze'schen Theorie Stäbchen; dieselben enthalten aber an der Grenze zwischen Innen- und Aussenglied eine fettartige Kugel, welche bei einem Theil roth, bei den andern gelb, bei noch andern farblos ist (Hannover). Sind nun die Aussenglieder die eigentlichen percipirenden Elemente, wofür ihre besonderen chemischen Reactionen, welche von den einfach nervösen der Innenglieder abweichen, ferner ihre Plättchenstructur und ihr Sehpurpurgehalt spricht, so würde bei den Vögeln jedes Stäbchen vorzugsweise durch eine bestimmte Farbe erreicht und erregt, so dass eine Gruppe von Stäbchen mit verschiedenen Pigmentkugeln den Anforderungen eines Farbenperceptionsorgans genügen würde, zumal der Eule die farbigen Stäbchen fehlen (M. Schultze). Neuere Messungen (Brücke) deuten übrigens darauf, dass auch beim Menschen die Farben nicht im Bereiche eines einzigen Zapfens, sondern erst im Bereiche eines Zapfencomplexes unterschieden werden, so dass also vielleicht jeder Zapfen nur Eine Grundfarbe percipirt.

Der gelbe Farbstoff der Macula lutea macht namentlich bei starker Entwicklung die Netzhautmitte empfindlicher für Gelb und weniger empfindlich für Violet, wie manche Erfahrungen lehren (Maxwell u. A.). Das bei Santoninvergiftung eintretende Gelbsehen wird von Einigen (M. Schultze) auf Vermehrung des gelben Pigments zurückgeführt, während Andere (Hüfner) eine Lähmung der violetempfindenden Fasern annehmen, besonders weil Anfangs Violetsehen eintritt, was durch anfängliche Reizung dieser Fasern zu erklären wäre.

III. Die Wahrnehmung der Gegenstände.

1. Das unioculare Gesichtsfeld.

Die Erkennung von Gegenständen beruht darauf, dass mit jeder Erregung eines Netzhautelementes nicht allein eine Helligkeits- und Farbenempfindung, sondern auch eine Ortsvorstellung verbunden ist. Schon oben (p. 537) ist gesagt, dass man von jedem auf der Retina befindlichen Bildpunct zum Objectpunct gelangt, wenn man den zugehörigen Sehstrahl zieht. In dieser Richtung verlegt nun auch das Bewusstsein die Ursache jedes Lichteindrucks, welcher durch Erregung eines Retinaelements entstanden ist, nach Aussen. In welche Entfernung auf dieser Linie der Objectpunct verlegt wird, soll später erörtert werden; vorläufig nehmen wir an, die Verlegung geschehe so, dass sämmtliche Objectpuncte in einer vor dem Auge schwebenden Fläche zu liegen scheinen. Diese Fläche heisst das Gesichtsfeld. Das Bewusstsein hat nun fortwährend eine Vorstellung von dem Erregungszustande sämmtlicher Netzhautelemente in ihrer gegebenen räumlichen Anordnung, es wird also fortwährend ein Gesichtsfeld gesehen; dieses erscheint schwarz, wenn jede Erregung fehlt; jedem erregten Retinaelement entspricht ein leuchtender, jedem unerregten ein schwarzer Punct an den diametral gegenüberliegenden Stellen des Gesichtsfeldes. Letzteres ist also mit genau denselben, nur umgekehrten Bildern erfüllt, welche objectiv auf der Retina vorhanden sind. Da nun diese im Verhältniss zu den gesehenen Gegenständen verkehrt sind, so erscheinen letztere im Gesichtsfelde aufrecht.

Der blinde Fleck verursacht keine bemerkbare Lücke im Gesichtsfelde. Der Mangel der optischen Erregung kann nämlich nur empfunden werden, wo lichtempfindliche Nervenendorgane vorhanden sind. Diese fehlen aber im blinden Fleck. Letzterer verhält sich also zum Licht wie irgend eine Hautstelle: wir empfinden mit der Hand nicht Schwarz, obgleich wir keinen Lichteindruck von ihr erhalten. Da nun aber die Gesichtseindrücke der Umgebung des blinden Flecks mittels der Sehstrahlen im Gesichtsfelde localisirt werden, so muss das Bewusstsein das Bedürfniss zwischenliegender leuchtender Puncte

logisch wahrnehmen, und scheint diese nach Anleitung der Wahrscheinlichkeit sich vorzustellen (E. H. Weber). Daher erscheint bei dem p. 555f. angeführten Versuch an Stelle des verschwindenden Objects nicht ein schwarzer Fleck, sondern die Farbe des Grundes (das Weiss des Papiers) setzt sich als wahrscheinlichste Ergänzung über die Lücke fort.

Die Ausdehnung des Gesichtsfeldes wird mit sogenannten Perimetern bestimmt, d. h. mit Apparaten, welche Objecte in jeder Richtung in jeden beliebigen Winkelabstand von der Sehaxe zu bringen gestatten. Das Gesichtsfeld erstreckt sich nach aussen weiter als nach innen. Der ganze Bereich beträgt vertical etwa 100—120, horizontal etwa 135—145 Winkelgrade bei gradeaus gerichtetem Blick; etwas mehr, wenn der Blick etwas nach aussen gerichtet ist, so dass die Nase nicht beschränkend wirkt. Der Einfluss der Nase, welche den temporalen Bezirken der Netzhaut weniger Gelegenheit zur Uebung giebt, scheint auch die Ursache der Asymmetrie der Gesichtsfeldgrenzen zu sein (Donders). Das Blickfeld, d. h. der Bereich des Sehens mit Zuhülfenahme der Augenbewegungen (Helmholtz), umfasst vertical etwa 200, horizontal etwa 260 Grade.

2. Die Empfindungskreise der Netzhaut und die Gesichtslinie.

Bei vollständiger Accommodation werden Gegenstände, resp. die Details von Gegenständen, um so leichter erkannt, je grösser ihr Netzhautbild ist, oder, was dasselbe ist, je grösser ihr Sehwinkel. Der Grund liegt offenbar darin, dass ein grösseres Netzhautbild mehr percipirende Elemente bedeckt. Für zwei nahe aneinander befindliche Linien oder Puncte giebt es eine Grenze des Abstandes ihrer Netzhautbilder, unterhalb welcher sie nicht mehr getrennt erscheinen; diesen Abstand kann man (p. 478) als Durchmesser eines Empfindungskreises der Netzhaut bezeichnen und als (reciprokes) Maass der Sehschärfe benutzen.

Die Sehschärfe zeigt sich auf der Netzhaut nicht überall gleich gross, sondern in deren Mitte, in der Fovea centralis, am grössten. Diese Stelle wird in der That zum schärfsten Sehen benutzt, d. h. der Sehstrahl der Netzhautmitte, die sog. Sehaxe oder Gesichtslinie, wird auf den scharf betrachteten Punct eingestellt, was man als Fixation dieses Punctes bezeichnet. Das Sehen mit der Netzhautmitte nennt man directes Sehen, der Rest des Gesichtsfeldes wird indirect gesehen. Um die Netzhautmitte nimmt die Sehschärfe in concentrischen Curven nach der Peripherie ab, nach aussen rascher

als nach innen, so dass die Brauchbarkeit des Gesichtsfeldes sich umgekehrt nach aussen weiter erstreckt als nach innen (vgl. oben). Der Rand der Netzhaut nahe der Ora serrata scheint kein Localisationsvermögen zu haben, wohl aber noch Lichtempfindung (Schweigger). Im directen Sehen wird die Grenze des Sehwinkels zu 50 Secunden, d. h. der Durchmesser des Empfindungskreises zu 0,0035 mm. angegeben, nach Andern aber bis zu 0,002 mm. herab, was mit dem Durchmesser eines Zapfens der Fovea stimmen würde.

Der kleinste Abstand, in welchem zwei Netzhautbildpuncte noch getrennt wahrgenommen werden können, kann am besten auf folgende Art gefunden werden (Volkmann): Zwei feine Drähte oder Linien werden, in gleichbleibender Entfernung vom Auge, einander so lange genähert, bis sie nicht mehr unterschieden werden können, und dann der Zwischenraum ihrer Netzhautbilder berechnet. Statt die Objecte einander zu nähern, kann man sie auch durch einen verschiebbaren Verkleinerungsagparat (Macroscop) betrachten. Dabei muss aber stets die Irradiation (s. unten) berücksichtigt werden. In den älteren Messungen stimmte die kleinste wahrnehmbare Netzhautdistanz mit der damals angegebenen Grösse der Zapfendurchmesser (0,004 mm.) überein. Beide Grössen haben sich in neueren Messungen kleiner erwiesen, als sie früher angenommen wurden, und noch jetzt kann man eine Uebereinstimmung beider behaupten; auf 0,01 Quadratmm. der Fovea kommen 130—150 Zapfen und Empfindungskreise (Salzer, C. du Bois-Reymond, Wertheim). Die Zapfen der Fovea centralis haben etwa 0,002 mm. im Durchmesser; es scheint aber nur die Grenzfläche zwischen Aussen- und Innenglied in Betracht zu kommen, welche etwa 0,001 mm. im Durchmesser hat (M. Schultze). Da diese Flächen etwas von einander abstehen, so ist es denkbar, dass beim centralen Sehen kleine Puncte, Sterne, dadurch verschwinden, dass ihr Bild in den Zwischenraum fällt; dies wird in der That behauptet (Hensen).

Zählungen der Fasern im Opticusstamm haben eine sehr viel geringere Zahl ergeben, als die der Zapfen ist, so dass auf 1 Opticusfaser mehr als 7 Zapfen kommen würden (Salzer). Manche schliessen hieraus, dass die Stäbchen überhaupt keine selbstständigen Sehapparate sind, wenigstens keine Empfindungskreise bilden, und selbst mehrere Zapfen erst eine Scheinheit darstellen; immerhin könnte in der Fovea jeder Zapfen einen Empfindungskreis bilden, wie die obigen Versuche gezeigt haben. Jedenfalls erwächst aus diesen Verhältnissen für die angeführten Theorien des Farbensehens eine grosse anatomische Schwierigkeit, jedoch ist eine vollständige Zählung der feinen Opticusfasern kaum möglich (W. Krause). Der Umstand, dass die Netzhautperipherie Bewegungen leichter wahrnimmt als Contoren (Exner), lässt sich durch die Annahme erklären, dass die einen Empfindungskreis bildenden Zapfencomplexe hier so in einandergreifen, dass kleine Verschiebungen des Bildes es leicht in einen anderen Empfindungskreis bringen, während für die Sehschärfe dies Verhalten ungünstig ist (v. Fleischl).

Die Sehschärfe verschiedener Augen vergleicht man in der Praxis nicht durch Bestimmung der Empfindungskreise, sondern dadurch, dass man die Entfernung d aufsucht, in welcher eine Schriftprobe, welche normal in der Entfernung D erkannt wird, gelesen werden kann

(Emmetropie, oder im Falle von Ametropie Correction vorausgesetzt); die Grösse $d/D = S$ ist dann ein Maass der Sehschärfe (Donders). Bei normaler Sehschärfe werden lateinische Buchstaben, deren Linien durchweg gleich dick sind, und welche 5 mal so hoch und so breit sind als die Dicke ihrer Linien (Snellen'sche Schriftproben) unter einem Sehwinkel von etwa 5 Minuten, d. h. in der 688fachen Entfernung ihrer Grösse, noch erkannt. Im Alter nimmt die Sehschärfe ab, vermuthlich wegen optischer Mängel des Refractionsapparates. Für gelbes Licht ist die Sehschärfe grösser als für andere Farben (Macé & Nicati).

Die Gesichtslinie fällt nicht mit der optischen Axe des Auges zusammen, sondern weicht von ihr (vorn) etwas nach innen und ein wenig nach oben ab; der Winkel zwischen beiden Axen wird mit α bezeichnet und beträgt 3,5—7 Grad (Helmholtz); in Fig. 103, p. 537, welche das rechte Auge von oben gesehen darstellt, ist OB die Gesichtslinie. Befindet sich seitlich vom Auge eine Flamme, so sieht ein auf der anderen Seite befindliches Auge die 3 Spiegelbildchen (p. 542) aus geometrischen Gründen dann in gleichem Abstand (. . .), wenn die optische Axe nicht auf die Mitte zwischen Licht und Auge, sondern um einen Winkel δ näher dem Lichte eingestellt ist (Hermann & Ehrnrooth); hierzu muss jedoch die Gesichtslinie stets auf einen weiter nasalwärts gelegenen Punct gerichtet werden (Helmholtz); diese Abweichung von der Mitte beträgt $\alpha+\delta$, oder $\alpha-\delta$, je nachdem das Licht auf der Nasen- oder Schläfenseite steht. Auch mit Berücksichtigung der Winkel α und δ zeigen sich jedoch noch Abweichungen, welche nur von mangelhafter Centrirung der drei brechenden Flächen herrühren können; z. B. stehen die drei äquidistanten Bildchen bei nasalem Licht einander näher als bei temporalem, was sich durch die Annahme erklären lässt, dass der Krümmungsmittelpunct der Hornhaut temporalwärts von der Linsenaxe liegt (Ehrnrooth). Der Winkel α lässt sich auch durch ophthalmometrische Methoden bestimmen.

3. Die optischen Instrumente.

Sehr kleine oder sehr weit entfernte Gegenstände erscheinen unter zu kleinem Sehwinkel, um erkannt zu werden. Zur Vergrösserung des Sehwinkels dienen die optischen Instrumente, nämlich für kleine Objecte Loupe und Microscop, für entfernte die Fernrohre.

Die Loupe ist eine Convexlinse; innerhalb ihrer Brennweite befindet sich das Object, welches also ein virtuelles, aufrechtes, vergrössertes Bild liefert (p. 535). — Beim Sonnenmicroscop liegt das Object ausserhalb der Brennweite, nahe dem Brennpunct, liefert also ein reelles, vergrössertes, verkehrtes Bild, das auf einem Schirm aufgefangen wird. — Beim zusammengesetzten Microscop

wird das ebenso beschaffene reelle Bild nicht aufgefangen, sondern, ehe es zu Stande kommt, durch eine eingeschaltete Convexlinse (die sog. Collectivlinse) etwas genähert und verkleinert (p. 535) und dann durch eine Loupe (Ocularlinse) betrachtet, bleibt also verkehrt. — Bei allen Fernröhren wird zunächst durch die convexe Objectivlinse oder einen Concavspiegel ein reelles verkehrtes Bild des entfernten Gegenstandes entworfen. Beim astronomischen Fernrohr wird dies Bild durch eine convexe Ocularlinse (Loupe) betrachtet, bleibt also verkehrt und wird virtuell; beim terrestrischen Fernrohr wird das reelle verkehrte Bild durch ein zusammengesetztes Microscop, welches das Ocularsystem bildet, betrachtet, also noch einmal umgekehrt, so dass es aufrecht wird; beim holländischen Fernrohr (Opernglas) kommt das vom Object entworfene reelle Bild nicht zu Stande, sondern wird durch eine eingeschaltete Concavlinse (Ocular) virtuell und umgekehrt (vgl. p. 535), so dass die Gegenstände aufrecht erscheinen.

Die Vergrösserung eines optischen Instrumentes ist gleich dem Verhältniss zwischen Sehwinkel des Bildes und Sehwinkel des Objects. Bei Loupen und Microscopen denkt man sich Object und Bild in Sehweite, so dass das Verhältniss der Sehwinkel einfach gleich dem Verhältniss zwischen Object- und Bildgrösse ist, auf welches jedoch bei virtuellen Bildern die Sehweite Einfluss hat. Beim Sonnenmicroscop ist die Vergrösserung

$$V = \frac{l_2}{l_1} = \frac{a_2}{a_1} = \frac{f}{a_1 - f},$$

worin die Bezeichnungen dieselben sind wie p. 534. — Bei der Loupe muss das virtuelle Bild in der Sehweite S liegen, also $-a_2 = S$ sein, wodurch a_1 bestimmt ist, nämlich (nach Gleichung 31, p. 534)

$$\frac{1}{a_1} = \frac{1}{f} + \frac{1}{S},$$

folglich

$$V = \frac{a_2}{a_1} = \frac{S}{a_1} = \frac{S+f}{f}.$$

Die Vergrösserung einer Loupe ist also für Kurzsichtige geringer. — Beim zusammengesetzten Microscop giebt das Object für sich, wenn f_1 seine Brennweite ist, wie oben beim Sonnenmicroscop, die Vergrösserung $V_1 = \frac{f_1}{a_1 - f_1}$; vom Collectiv wird hier abgesehen; die Ocularloupe, deren Brennweite f_2 sei, giebt für sich wie eben entwickelt die Vergrösserung $V_2 = \frac{S+f_2}{f_2}$. Die Gesammtvergrösserung ist also

$$V = V_1 V_2 = \frac{f_1 (S+f_2)}{f_2 (a_1 - f_1)}.$$

Der Abstand zwischen Objectiv und Ocular, die Länge des Microscops, muss dann gleich sein der Summe der Bildweite des Objectivs und derjenigen Objectweite der Loupe, welche nöthig ist, damit $-a_2 = S$ werde; beide Summanden erhält man aus Gleichung 31, wonach

$$L = \frac{a_1 f_1}{a_1 - f_1} + \frac{S f_2}{S + f_2}.$$

Meist ist nun bei den Microscopen L unveränderlich gegeben, so dass also a_1, der Abstand des Objects vom Objectiv, für jede Sehweite S geändert werden muss; die Vergrösserung erhält man, wenn man aus den letzten beiden Gleichungen a_1

eliminirt. Auch der Einfluss der Collectivlinse ist leicht zu berechnen, was aber hier zu weit führen würde. Um die Vergrösserung eines Microscopes allgemein angeben zu können, nehmen die Optiker die Sehweite S meist zu 250 mm. an.

Für das astronomische Fernrohr findet man die Vergrösserung, wenn man den für das Microscop gefundenen Werth noch mit der Grösse a_1/S multiplicirt, da der Sehwinkel des Objects seiner Entfernung a_1 umgekehrt proportional ist, der des Bildes aber der Entfernung S; es wird also

$$V = \frac{f_1 (S + f_2) a_1}{f_2 (a_1 - f_1) S};$$

für die Länge des Rohrs ergiebt sich dieselbe Gleichung wie beim Microscop; da hier a_1 durch die Natur gegeben ist, so muss L veränderlich sein; aus der Gleichung folgt, dass das Fernrohr um so mehr ausgezogen werden muss, je kleiner a_1 und je grösser S. Wenn man f_1 gegen a_1 und f_2 gegen S vernachlässigt, so erhält man $V = f_1/f_2$ und $L = f_1 + f_2$; die Länge ist also etwa die Summe der Brennweiten von Objectiv und Ocular und die Vergrösserung deren Quotient. Beim Opernglase ist die Länge, wie man leicht findet, etwa gleich der Differenz der Brennweiten; die Vergrösserung ist auch hier gleich dem Quotienten.

4. Die subjectiven Gesichtserscheinungen.

a. Die Nachbilder und der successive Contrast.

Ein Gegenstand bleibt häufig noch eine Zeit lang sichtbar, nachdem sein Bild von der Netzhaut verschwunden ist; es entsteht ein Nachbild, welches an der erregten Netzhautstelle haftet, und daher beim Bewegen des Auges demselben stets folgt, indem es immer nach dem Projectionsgesetz im Raume erscheint. Die Nachbilder sind besonders stark und anhaltend im Dunkeln (bei geschlossenen Augen) und nach intensiven und lange anhaltenden Eindrücken, z. B. nach dem Betrachten hell beleuchteter Fensterscheiben. Auf der Erscheinung des Nachbildes beruht der feurige Kreis beim Herumschwingen einer glühenden Kohle; das Nachbild beharrt an jedem Puncte längere Zeit, so dass der Weg der Kohle in längerer Strecke sichtbar bleibt, und wenn bei der Rotation das Nachbild während der Zeit einer ganzen Umdrehung persistirt, so erscheint der ganze Kreis beständig leuchtend. Auf dem letzteren Princip beruht auch der Farbenkreisel. Ist die Rotation schnell genug, so vertheilt sich Helligkeit und Farbe jedes Sectors gleichmässig auf die ganze Fläche (p. 560), und es erscheint eine gleichmässige Mischung des Inhalts aller Sectoren. Das Thaumatrop (Lebensrad) ist eine vor dem Auge rotirende Scheibe (oder Cylinder), auf deren Umfang ein sich continuirlich bewegender Körper in verschiedenen auf einander folgenden Phasen seiner Bewegung abgebildet ist, so dass jedes Bild einen Moment sichtbar ist; jeder Eindruck bleibt bei mässiger Rotationsgeschwindigkeit so lange bestehen, bis das folgende Bild heranrückt, und so entsteht der Anschein, als ob die Bewegung continuirlich geschähe.

Die Ursache der Nachbilder liegt in der schon erwähnten Eigenschaft der Netzhaut oder möglicherweise ihrer Centralorgane, dass die Erregung die Reizung überdauert und in einer bestimmten Curve abklingt.

Nach starken Eindrücken ist das Nachbild häufig negativ, d. h. es ist in ihm Hell und Dunkel vertauscht, z. B. wenn nach Betrachtung eines Fensters im Nachbilde die Scheiben dunkel, die Stäbe hell erscheinen; zuweilen auch abwechselnd negativ und positiv. Farbige Objecte erscheinen im Nachbilde zuweilen positiv, d. h. gleichfarbig, häufig aber negativ, d. h. in der Contrastfarbe („successiver" Contrast): grünlichblau nach Roth, violet nach Gelb, orange nach Blau, und umgekehrt. Die Contrastfarbe ist immer diejenige, welche die primäre zu dem gewöhnlichen Tageslicht (das nicht rein weiss, sondern ein wenig röthlich ist) ergänzt, also sehr nahe die Complementärfarbe der primären (Brücke). Auch weisses Licht erscheint nach einem farbigen Eindrucke in der Contrastfarbe; legt man z. B. auf eine weisse Fläche ein gefärbtes Papierstück, starrt dies eine Zeit lang an und blickt dann auf die weisse Fläche, so erscheint hier ein Nachbild von der Gestalt des gefärbten Stücks, in der Contrastfarbe. An der Peripherie der Netzhaut sind die Contrasterscheinungen wegen der modificirten Farbenperception derselben modificirt, ebenso bei Rothblinden (Adamük & Woinow).

Die nach sehr hellen weissen Eindrücken, z. B. nach einem Blick in die Sonne, auftretenden wechselnden Nachbildfarben sind schon p. 566 erwähnt und erklärt.

Die verbreitetste Theorie der negativen Nachbilder und des successiven Contrastes erklärt dieselben durch Ermüdung der erregt gewesenen Netzhautstellen, resp. der betr. Young'sche Fasern derselben. Die ermüdete Stelle wird durch Weiss, oder das schwache Grau bei geschlossenem Auge, weniger erregt als die Nachbarschaft und erscheint, daher schwarz auf weissem Grunde; der Wechsel positiver und negativer Nachbilder beruht auf dem Kampfe zwischen der abklingenden Erregung und der durch Erholung schwindenden Ermüdung. Betrifft die Ermüdung nur eine Farbe, so fällt diese Componente im Weiss oder Grau aus und es entsteht die Contrastfarbe. Nach der Hering'schen Theorie (p. 566) ist das negative Nachbild und die Contrastfarbe lediglich Folge der Assimilation, welche starker Dissimilation, oder der Dissimilation, welche starker Assimilation nachfolgt.

b. Der simultane Contrast.

Weisse Objecte auf dunklem Grunde erscheinen von einem sehr

schwarzen Hofe umgeben; ebenso schwarze Objecte auf hellerem Grunde von einem sehr hellen Hofe. Ein weisses Gitter mit schwarzen Feldern zeigt auf den Kreuzungspuncten im indirecten Sehen dunklere Flecken, weil hier die schwarze Nachbarschaft für jeden weissen Streifen unterbrochen ist. Erzeugt man mittels des Farbenkreisels concentrische graue, stufenweise dunkler werdende Ringe, so erscheint jeder gegen den dunkleren Nachbarring heller, gegen den helleren dunkler abschattirt.

Nicht nur Helligkeiten, sondern auch Farben erscheinen durch den Einfluss des angrenzenden Feldes modificirt. Sind z. B. die Ringe des letztgenannten Versuches, statt aus Weiss und Schwarz, aus Roth und Blau zusammengesetzt, so erscheint jeder violette Ring an der Grenze des rötheren Violets blauer, an der Grenze des blaueren Violets röther. Graue Felder auf farbigem Grunde erscheinen in der Contrastfarbe, z. B. Maulwurfshügel auf grüner Wiese röthlich, weisse Wolken auf blauem Himmel gelblich. Ein Gegenstand, der von Lampen- und Mondlicht gleichzeitig beleuchtet ist, wirft zwei farbige Schatten; der Schatten des Lampenlichtes erscheint blau, der Mondschatten gelb.

Dieser „simultane“ Contrast wird am einfachsten als eine Urtheilstäuschung erklärt; das Urtheil über absolute Intensitäten ist sehr mangelhaft und auf Vergleichung angewiesen, so dass die Intensitätsunterschiede im Nebeneinander besonders stark hervortreten. Auch der simultane Farbencontrast lässt sich auf Intensitätsvergleichung zurückführen, indem die Erregungszustände der correspondirenden Young-schen Elemente benachbarter Felder verglichen werden. So erscheint Grau neben Roth grünlich, weil im grauen Felde die Erregung derjenigen Fasern besonders hervortritt, welche im rothen Felde nicht erregt sind. Nach demselben Princip sind auch die farbigen Schatten leicht erklärbar, wenn man bedenkt, dass der Grund vom gelben und vom weissen, der Lampenschatten nur vom weissen, und der Mondschatten nur vom gelben Lichte beleuchtet ist; Weiss muss aber neben Weissgelb bläulich erscheinen, und Gelb neben Weissgelb besonders stark hervortreten.

Dieser psychologischen Erklärung des simultanen Contrastes steht eine mehr mechanische gegenüber, welche neuerdings wieder lebhaft verfochten wird (Hering), nämlich dass die Erregungszustände einer Netzhautstelle diejenigen der Nachbarschaft auf nervösem Wege beeinflussen. Nimmt man z. B. an, dass locale Dissimilation in der Nach-

barschaft Assimilation begünstigt und umgekehrt, so sind die Contrasterscheinungen erklärt.

Folgende Erscheinung (Hering) kann z. B. anscheinend nur auf letzterem Wege erklärt werden: ein graues Feld erscheint auf röthlichem Grunde auch dann grün, wenn der Grund durch binoculare Farbenmischung (indem der anderen Netzhaut blau dargeboten wird) violett erscheint; die psychologische Erklärung müsste gelbe Farbe des Feldes erwarten.

Eine eigenthümliche Täuschung durch simultanen Helligkeitscontrast ist folgende (Exner): Sieht man in einem durch ein flackerndes Licht beleuchteten Zimmer durch ein Fenster auf den Nachthimmel, so scheint nicht das Zimmer, sondern der Himmel seine Helligkeit zu wechseln (wie durch Wetterleuchten); d. h. wenn der dominirende Theil des Grundes seine Helligkeit ändert, so kann diese constant erscheinen und der vom Wechsel ausgeschlossene Theil entgegengesetzten Wechsel zeigen.

c. Die Irradiation.

Helle Gegenstände erscheinen auf dunklem Grunde vergrössert, auf Kosten des Grundes, so dass ein weisser Streifen zwischen schwarzen Feldern breiter aussieht, als ein ebenso breiter schwarzer Streifen auf weissem Grunde. Man erklärte dies früher durch wirkliche Irradiation, d. h. nervöse Ausstrahlung der Erregung (vgl. p. 417, 479). Nach der jetzt verbreiteteren Ansicht beruht die Erscheinung nur auf ungenauer Accommodation, wodurch die hellen Gegenstände in Zerstreuungsbildern erscheinen. Das Bewusstsein hat die Neigung, den halbbeleuchteten Saum (welcher die Breite des Radius der Zerstreuungskreise hat) dem prädominirenden Theile des Bildes hinzuzufügen; nun prädominirt einerseits das Helle vor dem Dunkeln, andererseits aber das Object vor dem Grunde. Ist der Grund schwarz, das Object weiss, so vereinigt sich beides, um das Object auf Kosten des Grundes vergrössert erscheinen zu lassen; ist aber das Object schwarz, der Grund weiss, so kann der zweite Einfluss den ersten so übertreffen, dass auch schwarze Linien auf Kosten des weissen Grundes verbreitert erscheinen (Welcker, Volkmann).

d. Die entoptischen Erscheinungen.

Diese Erscheinungen sind nur insofern als subjectiv zu betrachten, als ihre Ursache im Beobachter selbst liegt; es sind aber wirkliche optische Erregungen, deren Object nur dem Auge selbst angehört.

1. Die Mouches volantes und die fixirten Augentrübungen: bewegliche oder seltener feste Trübungen des hellen Gesichtsfeldes, erstere meist in Form von Fasern, Perlschnüren u. s. w. Sie erklären sich aus dem Schatten, welchen Trübungen der brechenden Medien, namentlich des Glaskörpers, auf die Netzhaut werfen; diese Schatten

sind um so diffuser, je entfernter von der Netzhaut die Trübung sitzt. Man kann sie jedoch sämmtlich, soweit sie im Glaskörper liegen, scharf projiciren, wenn man parallelstrahliges Licht durch den Glaskörper gehen lässt, d. h. einen leuchtenden Punct im vorderen Brennpunct des Auges anbringt.

2. Die Purkinje'sche Aderfigur, der auf die Stäbchenschicht fallende Schatten der Netzhautgefässe (p. 556), eine schwarze Verästelung auf braunrothem Grunde. Der Schatten ist beständig vorhanden und wird deshalb nicht bemerkt; er wird erst auffallend: 1) durch langsame Bewegung eines Lichtes vor dem Auge (Purkinje), wobei die regelmässige Bewegung des Schattens alsbald auffällt; auch die Fovea centralis wird durch ihren Randschatten sichtbar; 2) durch starke Beleuchtung eines Punctes der Sclera, wobei der Schatten an eine ungewöhnliche Stelle fällt (Purkinje); 3) durch rasches Bewegen einer feinen Oeffnung vor der Pupille (Purkinje), wobei der Schatten durch seine schärfere Begrenzung und seine Bewegung auffällt; nur die Gefässe, welche zur Bewegung senkrecht verlaufen, werden sichtbar; 4) ohne Weiteres beim ersten Aufschlagen der Augen des Morgens, wobei die ausgeruhte Netzhaut durch den Schatten überrascht wird (Hermann).

Bei der ersten Methode wird der wahrnehmbare Schatten nicht direct von den einfallenden Strahlen, sondern von dem Netzhautbilde der Flamme geworfen; dies geht aus der Bewegungsrichtung der Schattenfigur hervor (H. Müller); dieselbe ist bei Bewegung der Flamme im Meridian gleichsinnig, bei Bewegung in einem Parallelkreise entgegengesetzt. Ist A (Fig. 115) die Flamme, k der Knotenpunct, so ist c ihr Netzhautbild, b der Schatten des Gefässes g, und a dessen Projection nach aussen. Bewegt sich nun A nach rechts (A'), so geht c nach links, b ebenfalls nach links, also a wie A nach rechts. Bewegt sich dagegen A senkrecht zur Meridianebene, d. h. zur Zeichnung, z. B. nach oben, so geht c nach unten, b nach oben, also a nach unten. Bei der zweiten und dritten Methode geht der Schatten immer entgegengesetzt der Lichtquelle, seine Projection also gleichsinnig. — Dass die parallactische Bewegung des Schattens die Stäbchenschicht als Ort der Wahrnehmung ergiebt, ist schon p. 556 erwähnt.

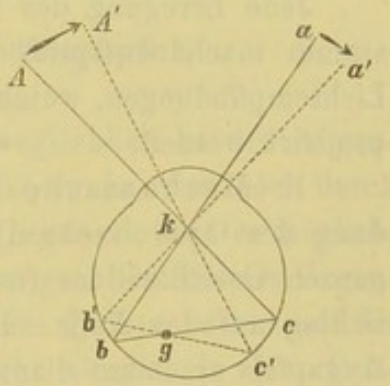


Fig. 115.

3. Die Haidinger'schen Büschel sieht man auf blauem oder weissem Grunde durch ein Nicol'sches Prisma als ein gelbes Doppelbüschel, welches sich mit dem Nicol dreht und in dessen Polarisationsebene seine Axe hat.

Die Ursache liegt wahrscheinlich in der strahlenförmig um die Fovea ange-

ordneten Lage der schrägliegenden Radialfasern im gelben Fleck; da dieselben anisotrop sind, so werden sie die Figur bewirken können, wenn sie die extraordinären blauen Strahlen stärker absorbiren als die ordinären (Helmholtz). Ein anderer Erklärungsversuch (Geigel) beruht auf Interferenz durch mehrmalige Reflexion der Strahlen an den brechenden Flächen.

4. Der Capillarstrom der Netzhautgefässe wird entoptisch bei rasch intermittirendem hellen Lichte (z. B. beim Flimmern rotirender schwarzweisser Sectorenscheiben, oder bei rascher Bewegung der gespreizten Finger vor einer Lampenglocke, Vierordt), ferner beim Betrachten der Sonne durch ein dunkelblaues Glas (Rood), oder durch eine Convexlinse mit enger Blende (Addarios), in Form bewegter Puncte (Blutkörperchen) wahrgenommen. Die Erklärung dieser Erscheinung ist noch nicht ganz sicher; da die Körperchen nicht als Schatten erscheinen, wird angenommen, dass sie, durch enge Capillaren sich durchdrängend, mechanisch reizen, die Erscheinung also eigentlich in die folgende Categorie gehört (His).

5. Zahlreiche andere entoptische Erscheinungen, wie die Purkinje'sche Lichtschattenfigur, der Maxwell'sche und der Loewe'sche Ring, sind noch nicht genügend aufgeklärt.

e. Die Wirkungen nicht optischer Reize.

Jede Erregung des nervösen Apparates im Auge oder im Opticusstamm macht entsprechend der specifischen Energie dieser Gebilde Lichtempfindungen, welche in der Richtung des Sehstrahls nach Aussen projicirt werden.

1. Mechanische Reizungen. Quetschung oder Durchschneidung des Opticusstammes bewirkt eine blitzartige Erleuchtung des ganzen Gesichtsfeldes (neuerdings von Einigen bestritten); ebenso ein Schlag auf das Auge. Beim Druck auf eine beschränkte Stelle des Augapfels erscheint diametral gegenüber eine sog. Druckfigur, meist ringförmig, wahrscheinlich weil die Mitte der Druckstelle durch Anämie unerregbar wird; bei krankhaft erregbaren Augen genügt sogar die Berührung des die Retina durchfliessenden Blutes, um Lichterscheinungen (Funken, Gefässbilder) hervorzurufen (vgl. auch oben sub d. 4). Endlich bewirkt eine plötzliche Accommodationsveränderung im Dunkeln durch die damit verbundene Zerrung des vorderen Netzhautrandes das sog. Accommodationsphosphen, einen leuchtenden Saum am Rande des Gesichtsfeldes (Purkinje, Czermak); nach Andern (Hensen & Völckers, Berlin) entspricht der Ring nicht dem Rande, sondern dem hinteren Theil der Netzhaut, der, wegen seiner strafferen Befestigung, bei der Zerrung der Chorioidea gedehnt wird. Gleichmässiger Druck

auf den Augapfel bewirkt sehr mannigfache und zeitlich wechselnde, zum Theil farbige Erscheinungen im Gesichtsfelde (Purkinje u. A.), auf welche nicht näher eingegangen werden kann.

2. Electrische Reizung. Galvanische Ströme, welche durch den Augapfel oder in der Nähe desselben durch den Kopf geleitet werden, erzeugen bei Schliessung und Oeffnung Lichtblitze. Der erstere ist beim aufsteigenden, der letztere beim absteigenden Strome stärker (Helmholtz). Während des Geschlossenseins erscheint das Gesichtsfeld in seiner Helligkeit und Farbe etwas verändert, heller und mehr violet bei aufsteigendem, dunkler und mehr röthlichgelb bei absteigendem Strome (Ritter, Schelske). Ausserdem werden, ähnlich wie bei Druck, mannigfache Erscheinungen, Flecken, Ringe etc. im Gesichtsfelde beobachtet (Purkinje u. A.).

f. Erscheinungen cerebralen Ursprungs.

Als Phantasmen oder Hallucinationen bezeichnet man die mannigfachen Bilder, welche beim Einschlafen, im Traume, pathologisch auch im wachen Zustande, ohne reelle Ursache auftreten. Hierher gehören auch die Bilder, welche willkürlich durch die Einbildungskraft mit grösserer oder geringerer Lebhaftigkeit im dunklen Gesichtsfelde erzeugt werden können.

IV. Die Bewegungen der Augäpfel.

1. Die Bewegungsgesetze.

Das Auge besitzt eine sehr grosse Beweglichkeit in der Augenhöhle, und die absolute Beweglichkeit des Sehorgans wird noch durch die des ganzen Kopfes bedeutend vermehrt. Hierdurch wird es möglich, bei Einer Körperstellung fast in allen Richtungen des Raumes Gegenstände zu fixiren. Die grosse Beweglichkeit des Bulbus beruht auf der Art seiner Befestigung in der Orbita. Er ruht nämlich in dem Fettpolster derselben wie der Gelenkkopf eines Kugelgelenks in der Pfanne, ist daher um unzählige Axen drehbar. Gehemmt werden diese Drehungen, welche durch die Augenmuskeln bewirkt werden, erstens durch die Anheftung der Antagonisten, zweitens durch den Widerstand des Opticusstammes. Ausser den Drehbewegungen können noch Ortsveränderungen des Bulbus im Ganzen stattfinden, weil die Umgebung nachgiebig, also die Gelenkpfanne verschiebbar ist. Ueber die Ruhelage s. p. 458.

Die Lage des Drehpunctes kann dadurch bestimmt werden, dass man den Abstand zwischen rechtem und linkem Hornhautrand mit dem Ophthalmometer misst, und ausserdem den Winkel, um welchen das Auge sich drehen muss, damit einmal der linke und einmal der

rechte Hornhautrand sich mit einem nahen Verticalfaden deckt; dieser Winkel wird an einem Visirbogen gemessen. Im Mittel liegt der Drehpunct 10,957 mm. hinter der Basis der Hornhaut oder 13,557 mm. hinter deren Scheitel, d. h. etwas hinter der Mitte der Augenkugel; bei Myopen ist er mehr nach hinten, bei Hypermetropen etwas nach vorn gerückt (Donders & Doijer).

Die Bewegungen des Augapfels sind nicht ganz frei, sondern durch physiologische Gesetze beschränkt, welche für die Orientirung im Sehraum höchst wichtig sind (s. unten). Die Gesetze sind theils durch objective Beobachtungen am Augapfel, theils mittels der Lage von Nachbildern (vgl. unten) oder mit Hülfe des blinden Fleckes festgestellt worden.

Das wichtigste dieser Gesetze ist folgendes: Jede Lage der Sehaxe im Kopfe ist mit einer ganz bestimmten Orientirung des ganzen Augapfels verbunden (Donders, Meissner), also von den durch Drehung um die gegebene Lage der Sehaxe denkbaren unzähligen Stellungen ist jedesmal nur Eine gesetzmässig. Drehungen des Bulbus um die fest liegende Sehaxe, sog. wahre Raddrehungen, sind also ausgeschlossen.

Dies Stellungsgesetz kann nur durch ein Bewegungsgesetz des Augapfels innegehalten werden, welches durch zahlreiche Versuche (Listing, Meissner, Donders, Helmholtz) festgestellt worden ist. Dasselbe lautet: Das Auge macht, von einer bestimmten Primärlage ausgehend, alle seine Drehungen so, dass die Drehaxe zur primären und zur neuen Lage der Sehaxe senkrecht steht (Listing'sches Gesetz), die Sehaxe bleibt also bei allen Drehungen des Auges ungedreht (atrop).

Die Gesetze der Augenstellungen ergeben sich aus diesem Gesetz am leichtesten, wenn man beide Augen zusammen betrachtet. Man nennt Visirebene diejenige Ebene, welche durch die Drehpuncte beider Augen geht, und in welcher beide Sehaxen, also auch der fixirte Punct liegt. Eine bestimmte Lage der Visirebene, welche unten (p. 583) genauer definirt werden soll, heisse die Primärlage, und die sagittale Stellung der Sehaxe in der Primärlage (wobei also beide Sehaxen parallel sind) heisse die Primärstellung der Sehaxe, und die dadurch völlig bestimmte Stellung des Bulbus (z. B. geht die Visirebene durch den blinden Fleck) die Primärstellung des Auges. Man nennt nun den Meridian, in welchem die Netzhaut in der Primärstellung des Auges von der Visirebene geschnitten wird, den horizontalen Netzhautmeridian, und den dazu senkrechten den verticalen.

Wird bei sagittal bleibenden Sehaxen die Visirebene gehoben oder gesenkt, so fällt offenbar die gesetzmässige (zur ersten und zweiten Lage der Sehaxe senkrechte) Drehaxe mit der Verbindungslinie der Augendrehpuncte (Drehaxe der Visirebene) zusammen, die horizontalen Meridiane bleiben in der Visirebene. Wird ferner bei bleibender Primärlage der Visirebene die Sehaxe nach aussen oder innen gewendet, so ist die gesetzmässige Drehaxe senkrecht zur Visirebene, und wiederum bleibt der Horizontalmeridian in der Visirebene. Geht dagegen die Sehaxe in irgend eine andere Lage über, so dass die gesetzmässige Drehaxe mit der Visirebene einen schiefen Winkel bildet, so fällt der Horizontalmeridian mit der Visirebene nicht mehr zusammen, sondern bildet mit ihr einen Winkel, den sog. Raddrehungswinkel. Die Raddrehung ist folglich Null: 1. bei allen sagittalen Parallelstellungen der Sehaxen, wo also nur Erhebung oder Senkung des Blicks aus der Primärlage stattgefunden hat, 2. bei allen Convergenzen innerhalb der Primärlage der Visirebene, wo also nur eine Innen- oder Aussenwendung des Blicks bei unveränderter Neigung stattgefunden hat. Raddrehung ist vorhanden, wenn sowohl Erhebung als Seitenwendung erfolgt ist. Die Raddrehung eines Auges hat den Sinn des Zeigers einer von ihm betrachteten Uhr, wenn der Blick nach links und oben oder nach rechts und unten gewendet wird. Man nennt die von der Primärstellung abweichenden Augenstellungen Secundärstellungen (Manche nennen die mit Raddrehung verbundenen Secundärstellungen Tertiärstellungen).

Der Uebergang aus einer Secundärstellung A in eine andere B muss um eine solche Axe geschehen, dass das Auge in der neuen Stellung so orientirt ist, als ob es direct aus der Primärstellung in sie übergegangen wäre; denn nur so kann das Gesetz erfüllt bleiben, dass mit jeder Lage der Sehaxe die Orientirung vollkommen bestimmt ist. Die Drehung, welche diese Bedingung erfüllt, findet man folgendermassen: Man halbire den Winkel zwischen der Primärlage und der Lage A der Sehaxe, ebenso den Winkel zwischen der Primärlage und der Lage B der Sehaxe; die gesuchte Drehaxe steht dann auf den beiden Halbirungslinien senkrecht (Helmholtz'sche Ergänzung des Listing'schen Drehgesetzes). Ist einer der beiden Winkel Null, d. h. A oder B die Primärlage, so geht das Gesetz in das Listing'sche über.

Die Verificirung des Listing'schen Gesetzes geschieht am besten dadurch, dass man einem Netzhautmeridian ein lineares Nachbild imprägnirt und durch Projection desselben auf eine mit horizontalen

und verticalen Linien versehene Wand die Schnittlinie des Meridians mit dieser Wand für jede Lage der Sehaxe feststellt (Helmholtz). Es sei Fig. 116 eine vor dem Auge in der (reducirten) Entfernung AB befindliche verticale Ebene, und p der Durchschnittspunct derselben mit der Sehaxe in der Primärstellung. Blickt jetzt das Auge auf irgend einen andern Kreuzungspunct der Figur, so stellen die ein Hyperbelsystem bildenden Linien (entsprechend reducirt) die Richtungen dar, in der die Ebenen des horizontalen und des verticalen Meridians die betrachtete Ebene schneiden.

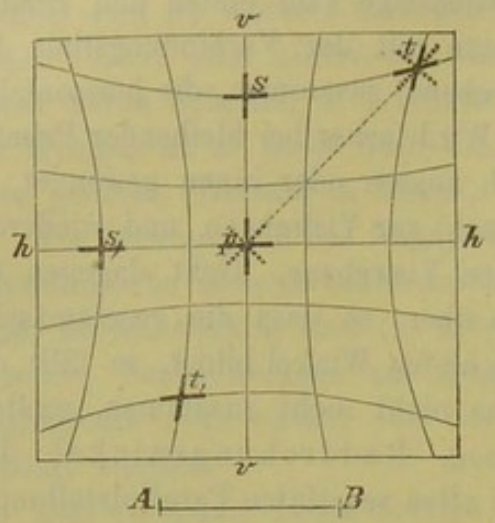


Fig. 116.

Man sieht, dass diese Richtungen bei den Secundärstellungen i. e. S., d. h. bei Stellungen innerhalb der Linien hh und vv, horizontal, resp. vertical bleiben, bei allen übrigen Stellungen (Tertiärstellungen) aber vermöge der Raddrehung von der horizontalen, resp. verticalen Richtung abweichen. Wird in der Primärstellung das verticale stark gezeichnete Kreuz bei p fixirt, und so dem verticalen und horizontalen Meridian ein Nachbild imprägnirt, so bleibt dasselbe in den Secundärstellungen (s, $s_,$) unverändert, nimmt aber in den Tertiärstellungen t und $t_,$ die angegebene Lage ein, erscheint also schräg und zugleich nicht mehr rechtwinklig, entsprechend den Durchschnittslinien der beiden (natürlich stets zu einander verticalen) Meridianebenen mit der betrachteten Ebene. Wäre das Kreuz in p (wie das punctirte) so gestellt, dass sein einer Schenkel in die Linie $p\,t$, in der sich der Blick bewegt, fällt, so würde keine Verziehung des Nachbildes bei t eintreten.

Die Wirkungen des Listing'schen Gesetzes lassen sich auf dem Wege der analytischen Geometrie oder der sphärischen Trigonometrie leicht ableiten. Ist α die verticale und β die horizontale Abweichung der Sehaxe von der Primärstellung, so findet man den Raddrehungswinkel γ aus der Gleichung (Helmholtz):

$$-\,tang\,\gamma = \frac{sin\,\alpha\,sin\,\beta}{cos\,\alpha + cos\,\beta}$$

oder

$$-\,tang\,\frac{\gamma}{2} = tang\,\frac{\alpha}{2}\,tang\,\frac{\beta}{2};$$

auch diese Gleichungen zeigen, dass für $\alpha = 0$ oder $\beta = 0$ die Raddrehung 0 ist. Am bequemsten lassen sich die Raddrehungsgesetze durch Modellvorrichtungen überblicken (Phänophthalmotrop von Donders, Blemmatotrop von Hermann).

Die Gesetze, welche die Augendrehungen beherrschen, sind nothwendige Bedingungen der Orientirung im Raume. Wäre bei gegebener Lage der Sehaxe jede Stellung der Netzhautmeridiane möglich, so könnte eine fixirte Linie sich in jedem Meridian abbilden, und wir müssten, um ihre Richtung zu erkennen, nicht bloss die Stellung der Sehaxe zum Kopf, sondern dazu auch die Orientirung der Netzhautmeridiane zum Kopf wahrnehmen; letzteres wird durch jene gesetzmässigen Beziehungen erspart. Wenn aber mit jeder Sehaxenstellung eine bestimmte Augenstellung gesetzmässig verbunden sein soll, so konnte dies, wie mathematisch nachweisbar, durch kein anderes Gesetz einfacher, als durch das Listing'sche erreicht werden, welches also durch das Princip der leichtesten Orientirung verlangt wird und sich vermöge seiner Zweckmässigkeit allmählich beim Individuum, oder auch durch natürliche Züchtung (s. Einleitung), herangebildet haben mag (Helmholtz). Die Primärstellung, deren Definition darin liegt, dass von ihr aus reine Erhebungen und reine Seitenwendungen ohne Raddrehung stattfinden, muss nach jenem Princip in der Mitte des ganzen Bewegungsfeldes liegen, und entspricht in der That der Axe des Orbitalkegels.

In keinem Widerspruch mit diesen Principien steht die neuerdings gefundene Thatsache (Javal, Skrebitzky, Nagel), dass bei seitlichen Kopfneigungen eine wirkliche (compensatorische) Raddrehung stattfindet, die anscheinend mit der Kopfdrehung in unabänderlichem nervösem Connex steht, dass ferner beim Binocularsehen, namentlich zum Behuf des Einfachsehens (s. unten), mannigfache Abweichungen vom Listing'schen Gesetze vorkommen (Meissner, Hering u. A.).

2. Die Wirkung der Augenmuskeln.

Die Wirkungsweise jedes einzelnen Augenmuskels, d. h. die Lage der Axe, um welche er für sich allein das Auge zu drehen vermag, lässt sich berechnen, wenn man vorher den Ort seines Ursprungs in der Orbita (für den Obliquus superior statt dessen den Ort der Trochlea) und seines Ansatzes am Bulbus kennt; die Lage dieser Puncte wird ausgedrückt durch die Abscissenlängen, welche die von ihnen auf drei zum Auge feste Coordinatenaxen gefällten Lothe auf diesen abschneiden, und die Lage der Drehaxe durch die drei Winkel, welche sie mit den drei Coordinatenaxen des Auges in der Ausgangsstellung bildet. Als natürlichste Coordinatenaxen des Auges ergeben sich die Sehaxe und die äquatorialen Durchmesser des horizontalen und verticalen Meridians (Queraxe und Höhenaxe). Aus solchen Bestimmungen (Ruete, Fick) ergiebt sich für die Primärstellung: 1. die sechs Augenmuskeln stellen drei Antagonistenpaare dar, d. h. je zwei haben eine gemein-

same Drehaxe; 2. die Drehaxe des Rectus externus und internus fällt mit der Höhenaxe zusammen, d. h. sie drehen den Hornhautscheitel rein nach aussen und innen; 3. die Drehaxe des Rectus superior und inferior liegt im Horizontalschnitt des Auges, weicht aber von der Queraxe nach vorn und innen um etwa 20° ab, die Muskeln drehen also die Hornhaut nach oben und etwas innen, resp. unten und etwas innen; 4. die Drehaxe der Obliqui liegt ebenfalls im Horizontalschnitt, und bildet mit der Queraxe nach vorn und aussen einen Winkel von 60°; sie drehen also die Hornhaut: der Obl. superior nach aussen und unten, der Obl. inferior nach aussen und oben. Sowie das Auge nicht mehr in Primärstellung st, ändert sich natürlich die Drehaxe jedes Muskels.

Die Listing'schen Drehaxen für Drehung aus der Primärlage liegen sämmtlich in der zur Sehaxe senkrechten oder äquatorialen Ebene (p. 581). Von den Drehaxen der Augenmuskeln liegt nur die des Rectus ext. und int. in dieser Ebene, für jede andere als reine Aussen- und Innenwendung des Blickes müssen also mehrere Muskeln zusammenwirken. Man findet die resultirende Drehwirkung mehrerer Muskeln, sowie auch umgekehrt die erforderliche Wirkung der einzelnen bei geforderter Drehung des Auges, nach dem p. 319 besprochenen Parallelogramm der Drehmomente. Fig. 117 stellt den Horizontalschnitt des linken Auges

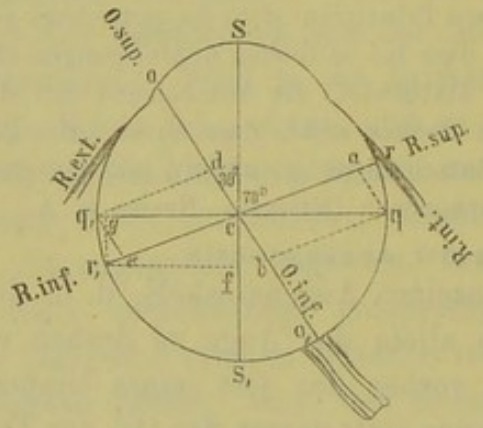


Fig 117. *Fig. 118.*

dar, SS_1 die Sehaxe, qq_1 die Queraxe. Die Ebene enthält nach dem oben Gesagten die Drehaxe des Rect. sup. und inf. rr, und die der Obliqui oo_1. Die Figur zeigt, dass zu einer Drehung des Bulbus um die Queraxe mit dem Moment cq (in der Richtung Hornhaut nach oben) der Rectus superior und Obliquus inferior zusammen wirken müssen und zwar im Verhältniss von ca und cb. Für eine gleich grosse Drehung cq_1 im entgegengesetzten Sinne (Hornhaut nach unten) müssen Obliquus superior und Rectus inferior im Verhältniss von cd und ce zusammenwirken. Ferner zeigt die Figur, dass der Rectus inferior für sich nicht bloss eine Drehung um die Queraxe (cg) sondern auch eine um die Sehaxe (cf) bewirken würde, etc. In Fig. 118 ist die Bewegung des Hornhautscheitels S durch die einzelnen Augenmuskeln dargestellt; die Figur bedarf keiner Erläuterung, als

dass die Längen der Bahnen von S ab jedesmal einer Drehung von 50° entsprechen. Durch Vorrichtungen, in welchen die Augen durch Kugeln, die Zugrichtungen der Muskeln durch über Rollen gehende Schnüre dargestellt sind (Ophthalmotrop von Ruete und Knapp) lässt sich die Zusammenwirkung der Muskeln und die Inanspruchnahme derselben bei verlangter Drehung leichter als durch Rechnung übersehen.

Mit Ausnahme des Menschen und der Affen besitzen die Säugethiere, ebenso die Frösche, noch einen den Sehnerven trichterförmig umgebenden Retractor bulbi, welcher vom Abducens innervirt wird, und dessen Contraction nicht allein den Bulbus zurückzieht, was wegen der lateralen Offenheit der Augenhöhle möglich ist, sondern auch die Nickhaut vorschiebt. Bei den Vögeln inseriren sich an den Augapfel ausser den eigentlichen Augenmuskeln zwei besondere, die Nickhaut bewegende, ebenfalls vom Abducens versorgte Muskeln.

3. Die motorische Correspondenz beider Augen.

Beide Augäpfel sind in ihren Bewegungen sehr von einander abhängig, sie bilden einen einzigen Apparat, welcher sich immer in solchen Stellungen hält, in welchen möglichst viele Puncte, namentlich aber diejenigen Gegenstände, welche direct gesehen werden, einfach erscheinen. Das Hauptgesetz ist daher, dass beide Sehaxen stets sich in einem vor den Augen liegenden Puncte, dem Fixationspuncte, schneiden, so dass sie immer in einer gemeinsamen Ebene, der Visirebene bleiben und nach vorn convergiren oder parallel sind. Abweichungen hiervon nennt man Schielen (Strabismus); die gewöhnlichste ist die, dass das eine Auge an dem vom anderen fixirten Puncte vorbeivisirt, eine seltenere die, dass das eine Auge nach oben, das andere nach unten blickt. Die letztere Schielart lässt sich jedoch willkürlich an der Hand des binocularen Einfachsehens hervorbringen, wenn man zwei nebeneinander befindliche stereoscopische Ansichten ohne Apparat zur Deckung bringt (vgl. unten Fig. 128), und nun das Blatt langsam in seiner Ebene dreht; jedes Auge folgt dann seinem Bilde, das eine nach oben, das andere nach unten. Auch macht, wenn man ein einzelnes Bild dreht, das entsprechende Auge abnorme Raddrehungen (vgl. p. 583), so dass das Einfachsehen bestehen bleibt. Man ersieht hieraus, dass die ganzen Gesetze der Augenbewegungen dem Zwecke des binocularen Einfachsehens untergeordnet sind, und sich wahrscheinlich unter diesem Einfluss entwickelt haben. Dem Individuum sind sie angeboren; schon der Neugeborene fixirt binocular.

Da die Bewegungen beider Augen keineswegs symmetrisch sind (nur bei Fixirung median gelegener Objecte ist dies der Fall), so ist zur Erklärung der motorischen Correspondenz die sehr wahrscheinliche Annahme gemacht worden (Hering), dass das Doppelauge zwei Bewe-

gungstendenzen hat: 1) gleiche Erhebung und Seitenwendung; dies würde, für sich genommen, stets Parallelismus der Sehaxen bedingen; 2) gleiche Einwärts- oder Auswärtsdrehung. Aus dem Zusammenwirken dieser beiden Momente folgt die wirkliche Einstellung in jedem Einzelfalle, wobei Compensationen, sei es der antagonistischen motorischen Innervationen, sei es der antagonistischen Muskelzüge, stattfinden.

Der centrale Connex der Augenmuskelnerven hat seinen Sitz in den Vierhügeln. Mit der zweiten eben genannten Bewegung ist zugleich die Accommodation und die Pupillenverengerung beider Augen dergestalt associirt, dass auch diese beiderseits im Allgemeinen stets gleich sind. Jedoch gilt dies nur für diejenigen Thiere, welche wie der Mensch ein gemeinsames Gesichtsfeld und nur partielle Kreuzung der Sehnerven (s. unten) haben (Luchsinger, Steinbach).

Beim Menschen ist Accommodation und Pupillenweite auch bei asymmetrischen Augenstellungen meist gleich. Nur bei Asymmetrie beider Kopfhälften, welche sehr häufig ist, pflegen auch die Pupillen ungleich zu sein, und zwar auf der kleineren Seite weiter (Iwanow). Wird ein Auge atropinisirt, so erweitert sich durch den grösseren Lichteinfall die andre Pupille.

V. Das binoculare Sehen.

Beim gewöhnlichen Sehen wirken beide Augen zusammen; die Vortheile, welche dadurch geboten werden, sind: 1. Correctionen von Fehlern etc. eines Auges durch das andere; z. B. correspondirt der blinde Fleck des einen Auges mit einer sehenden Stelle des andern (s. unten); 2. eine vollkommenere Raumanschauung, da das Betrachten eines Gegenstandes von zwei verschiedenen Standpuncten aus statt einer blossen Flächenprojection auch die Ausdehnung in der dritten Dimension zur Anschauung bringt; 3. genauere Schätzung der Grösse und Entfernung der Gegenstände.

1. Die Correspondenz beider Netzhäute.

Trotz des Sehens mit zwei Augen erscheinen die Gegenstände im Allgemeinen einfach; dies kann nur dadurch geschehen, dass die Erregung gewisser zusammengehöriger Puncte beider Netzhäute im Bewusstsein an dieselbe Stelle des Raumes verlegt wird, mit anderen Worten: dass beide Augen nur Ein gemeinschaftliches Gesichtsfeld haben, und dass die durch Erregung zweier zusammengehöriger Puncte entstehenden Lichteindrücke an Einer Stelle jenes Gesichtsfeldes erscheinen. Solche zusammengehörige Netzhautpuncte nennt man zugeordnete, correspondirende oder identische. Ein mit beiden Augen bei irgend einer Stellung derselben einfach gesehener Gegenstand muss also auf die beiden Netzhäute so seine Bilder werfen, dass

die beiden Bildpuncte jedes Objectpunctes auf zwei identische Netzhautpuncte fallen.

Werden beiden Augen, und zwar correspondirenden Netzhautgegenden, Objecte dargeboten, die nach Contour, Helligkeit oder Farbe verschieden sind, so tritt meist abwechselnd das eine und das andere im gemeinsamen Gesichtsfelde auf (Wettstreit der Gesichtsfelder). Nur Figuren, die sich bequem zu einer einheitlichen vereinigen lassen, geben ein zusammengesetzes, aber auch hier sehr schwankendes Bild. Mischungen der Helligkeiten (Grau aus Schwarz und Weiss) und der Farben treten bei manchen Personen nie auf, während andere solche, zugleich mit der Empfindung des Glanzes (s. unten sub 4), wahrnehmen. Zwischen den Eindrücken beider Augen werden simultane und successive Contrasterscheinungen nach denselben Principien wahrgenommen, als ob die erregten Elemente demselben Auge angehörten.

Die angeführten Thatsachen, sowie einige unten zu erwähnenden Erfahrungen der Stereoscopie, lehren, dass auch bei binocularer Vereinigung die Erregungen beider Augen gesondert bestehen, die Identität also unmöglich darin bestehen kann, dass vermöge centraler Verbindung zweier correspondirender Opticusfasern dieselben nur Eine gemeinsame Nervenzelle erregen. Eine ungleich wahrscheinlichere Erklärung ist die, dass die Eindrücke identischer Stellen nur in Hinsicht auf Raumanschauung durch einen psychischen Act verschmolzen werden, und diese Verschmelzung empiristisch erworben ist durch die Erfahrung, dass sie wirklich bei richtigem Gebrauch der Augen immer von Einem Object herrühren; diese Annahme erklärt zugleich die beim stereoscopischen Sehen vorkommenden Abweichungen vom strengen Identitätsgesetz, sowie die Convergenz der verticalen Trennungslinien, die aus der Geläufigkeit des Fussbodens als Hauptobject abgeleitet werden kann (s. unten); endlich erwerben Schielende eine Correspondenz von Netzhautstellen, welche beim Gesunden durchaus nicht identisch sind.

Die Frage des Verhaltens der Opticusfasern im Chiasma hat für die Entscheidung dieser Fragen wenig Bedeutung. Beim Menschen findet eine ungefähr halbe Kreuzung im Chiasma statt, und zwar so, dass die beiden rechten Netzhauthälften schliesslich ihre Fasern in den rechten Tractus, die beiden linken in den linken senden; dies lässt sich namentlich durch die partielle Degeneration in beiden Tractus nach Exstirpation des einen Auges nachweisen (Gudden u. A.). Der ungekreuzte Antheil liegt beim Menschen und Hunde medial, bei Ka-

ninchen und Katze lateral. Streitig und anscheinend individuell wechselnd ist das Massenverhältniss des gekreuzten und des ungekreuzten Theiles. Bei Lähmung eines Tractus entsteht in Folge der halben Kreuzung gleichnamige Hemiopie, d. h. Erblindung zweier correspondirender Netzhauthälften, also Wegfall einer Hälfte des Gesichtsfeldes. Aehnliche Erscheinungen treten bei Thieren nach einseitigen Exstirpationen des Occipitallappens auf (vgl. p. 450). In der Thierreihe schwankt der relative Kreuzungsbetrag des Chiasma sehr bedeutend; es giebt Thiere mit unzweifelhaft totaler Kreuzung (bei Knochenfischen geht sogar ein Opticus ohne Verbindung über den andern hinweg). Merkwürdigerweise sind beim Menschen Fälle ohne jede Kreuzung, d. h. ohne Chiasma, bei normalem Sehact, beobachtet (Vesal u. A.); da übrigens äussere Kreuzungen innerhalb des Gehirns ganz oder theilweise compensirt oder nachgeholt werden können, so verliert die Frage viel von ihrer Bedeutung für die Physiologie der Identität, zumal wenn letztere erworben und veränderlich ist. Zu beachten ist, dass bei sehr vielen Thieren die Augen seitwärts gerichtet sind, ihre Gesichtsfelder also nicht gemeinsam sind, sondern sich ergänzen (vgl. auch p. 586).

2. Die Lage der identischen Puncte und der Horopter.

Ueber das Lageverhältniss der identischen Puncte ergeben sich sofort folgende Gesetze: 1. Da ein mit beiden Augen fixirter Punct C (Fig. 119), dessen Bilder also auf die Endpuncte der Sehaxen c und c_1 fallen, einfach erscheint, so müssen die beiden Endpuncte der Sehaxen c und c_1 identische Puncte sein. 2. Fixirt man nun die Mitte C eines Gegenstandes, welcher einfach erscheint, so müssen, wie die einfache Construction der Figur ergiebt, für alle Puncte der rechten Hälfte einer Netzhaut die identischen Puncte in der rechten Hälfte der anderen liegen, und umgekehrt (daher das p. 586 erwähnte Verhalten, betr. den blinden Fleck); ferner für die der oberen Netzhauthälfte eines Auges in der oberen des anderen, für die der unteren in der unteren des anderen. Sind die Kreise L und R (Fig. 120) Projectionen der beiden Netzhäute, so sind die gleichbezeichneten Quadranten a, a_1 u. s. w. identisch. Die beiden Meridiane, welche diese identischen Quadranten trennen, heissen Trennungslinien.

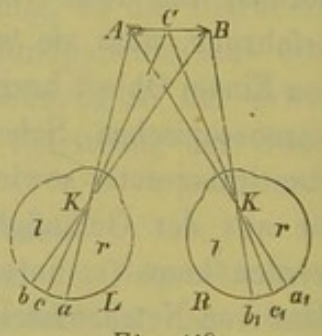


Fig. 119.

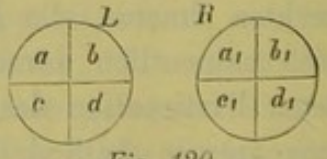


Fig. 120.

Zieht man bei einer gewissen Augenstellung für je zwei identische Puncte die zugehörigen Sehstrahlen, und verlängert sie über das Auge hinaus, bis sie sich (wenn überhaupt) schneiden, so sind die Durchschnittspuncte offenbar Puncte, welche bei dieser Augenstellung einfach erscheinen. Den Inbegriff aller derjenigen Puncte im Raum, welche bei einer bestimmten Augenstellung einfach erscheinen, nennt man den Horopter für diese Stellung. Hätte man für eine Augenstellung den Horopter auf irgend eine Weise vollständig ermittelt, so wäre dadurch offenbar das Lageverhältniss der identischen Puncte bestimmt, und für jede andere Augenstellung der Horopter zu construiren. Umgekehrt kann man, wenn man das Lageverhältniss jener kennt, für jede Augenstellung den Horopter ableiten. In Bezug auf dies Lageverhältniss ist nun die einfachste Annahme die, dass, wenn man beide Netzhäute sich mit den entsprechenden Trennungslinien aufeinander gelegt denkt, alle sich deckenden Retinapuncte identische seien. Dies ist jedoch, auch abgesehen von der nicht genau sphärischen Gestalt der Netzhaut (von welcher man sich unabhängig machen kann, indem man statt der identischen Netzhautpuncte identische Richtungslinien annimmt), nicht in aller Strenge der Fall. Namentlich sind die verticalen Trennungslinien nicht mit den verticalen Meridianen (p. 580) identisch. Liegen die horizontalen Meridiane (Trennungslinien) in einer Ebene, so convergiren die verticalen Trennungslinien für die meisten Augen etwas nach unten (Helmholtz, Volkmann). Die verticalen Trennungslinien sind zugleich die scheinbar verticalen Meridiane; d. h. ihre Bilder erscheinen zu denen der horizontalen senkrecht, obgleich sie es nicht wirklich sind. Der Winkel zwischen den ersteren beträgt 0 bis 3°, und kann merkwürdigerweise in kurzer Zeit beträchtlich schwanken (Donders).

Mit Hülfe der obigen Annahme und der eben erwähnten Abweichung lässt sich durch mathematische oder geometrische Ableitung der Horopter feststellen. Die Resultate der Rechnung werden durch Versuche bestätigt, woraus sich umgekehrt die Richtigkeit des angegebenen Lageverhältnisses der identischen Puncte ergiebt.

Eine allgemeine Ableitung des Horopters kann auf folgendem Wege geschehen (Helmholtz): Jeder Netzhautpunct kann als Durchschnittspunct eines Meridianes und eines Parallelkreises (Kreise, welche concentrisch um die Fovea centralis, gleichsam den Pol der Netzhautkugel, verlaufen) betrachtet werden. Man kann nun berechnen: 1. den Meridianhoropter, d. h. den Inbegriff der Durchschnittslinien von je zwei durch identische Meridiane (und die Knotenpuncte) gelegten Ebenen; 2. den Circularhoropter, d. h. den Inbegriff der Durchschnitte von je

zwei durch identische Parallelkreise und die Knotenpuncte gelegten Kegelflächen; es ist dann 3. der Puncthoropter, d. h. der gesuchte Horopter der identischen Puncte, offenbar der Durchschnitt des Meridianhoropters und des Circularhoropters, also, als Durchschnitt zweier Flächen, im Allgemeinen eine Curve doppelter Krümmung (Raumcurve).

Eine zweite Ableitungsmethode (Hering, Helmholtz) lässt die Ebene des verticalen Meridians um die Höhenaxe, und die des horizontalen um die Queraxe rotiren, die so erhaltenen Netzhautschnitte heissen Längs- und Querschnitte. Längsschnitte von gleichem Breitenwinkel (d. h. Winkel mit der Ebene des Verticalmeridians) sind identisch; die Durchschnittslinien der Ebenen identischer Längsschnitte bilden zusammen den Horopter der Längsschnitte. Ebenso bilden die identischen Querschnitte (von gleichem Längenwinkel) ein System von Durchschnittslinien, den Horopter der Querschnitte. Der Durchschnitt beider Horopter ist der gesuchte Puncthoropter.

Beide Methoden müssen natürlich bei richtiger Ausführung gleiche Resultate geben. Indessen hat jede derselben ihr besonderes Interesse, weil nicht bloss der Puncthoropter, sondern auch die Linienhoropter, welche zu dessen Ermittelung führen, von Bedeutung sind; dies gilt namentlich von dem oben erwähnten Meridianhoropter. Eine grade Linie, welche in einem Puncte fixirt wird, bildet sich nämlich offenbar in einem Netzhautmeridian ab. Wenn nun eine Linie auf zwei identischen Meridianen sich abbildet, so muss sie einfach erscheinen, auch wenn die einzelnen Puncte derselben nicht auf identische Puncte fallen. Denn die Doppelbilder werden sich dann im gemeinsamen Sehfelde so decken, wie die Linien AB und ab in Fig. 121. Der Meridianhoropter oder die Normalfläche (v. Recklinghausen) hat also die Eigenschaft, dass zwar nicht alle in ihm liegenden Puncte, aber wohl alle in ihm liegenden graden Linien einfach erscheinen.

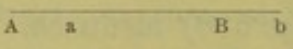


Fig. 121.

Für die practische Ausführung der Berechnung ist die erste der oben genannten Methoden vortheilhafter, namentlich weil sie eine Berücksichtigung der p. 589 erwähnten Abweichung der physiologischen Verticalmeridiane gestattet. Auf die Resultate dieser Berechnung kann hier nicht eingegangen werden, weil eine erschöpfende Behandlung des schwierigen Horopter-Problems die Grenzen dieses Grundrisses überschreiten würde. Statt dessen werden im Folgenden diejenigen Horopterbestimmungen behandelt werden, welche sich durch einfache geometrische Betrachtung ergeben.

1. In der Primärstellung und bei den Secundärstellungen mit parallelen und gradeaus gerichteten Sehaxen ist der Horopter eine der Visirebene parallele Ebene, welche durch den Schneidepunct der beiden Höhenaxen geht. Da es aber hier sich um die physiologischen Höhenaxen handelt, deren Schneidepunct etwa 1,5 Meter unter der Visirebene liegt (vgl. p. 589), so liegt die Horopterebene, welche sonst unendlich weit nach unten entfernt sein müsste, nur etwa 1,5 Meter unter der Visirebene. Ist also der Blick horizontal gradeaus in die unendliche Ferne gerichtet, so ist der Fuss-

boden die Horopterfläche, was für das Sehen in dieser Stellung von Wichtigkeit ist (Helmholtz). Doch soll ein hierzu passender Meridianwinkel nur bei einzelnen Personen vorkommen (Hering, Donders & Moll; vgl. p. 589).

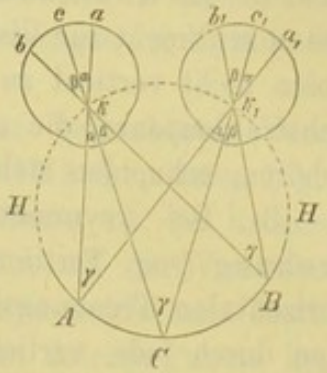


Fig. 122.

2. Bei convergenten symmetrischen Secundärstellungen ohne Raddrehung, d. h. mit Primärlage der Visirebene, besteht der Horopter aus zwei Linien: a) in Fig. 122 sind die beiden Augenquerschnitte durch die horizontalen Trennungslinien gelegt, die Ebene des Papiers also Visirebene, c und c_1 sind die Endpuncte der Sehaxen, C der fixirte Punct. Die identischen Puncte zu zwei Puncten der horizontalen Trennungslinie, a und b, sind a_1 und b_1. Die zugehörigen Sehstrahlen schneiden sich in den Puncten A und B, welche also Puncte der gesuchten Horopterlinie sind. Man sieht nun sofort, schon aus der Winkelbezeichnung an den Knotenpuncten k und k_1, dass die Winkel bei A, B, C (γ) sämmtlich einander gleich sind. Sie müssen also, da sie die gemeinschaftlichen Fusspuncte k und k_1 haben, sämmtlich Peripheriewinkel eines zugleich durch k und k_1 gehenden Kreises $H\,H$ sein, in welchem sich auch die Sehstrahlen aller übrigen identischen Puncte der horizontalen Trennungslinien schneiden (J. Müller). — b) Die zweite Horopterlinie ist eine auf der Visirebene senkrechte, durch den Fixationspunct gehende Grade, nämlich diejenige, in welcher sich die beiden durch die verticalen Trennungslinien gelegten Ebenen schneiden (Prevost). Dies sieht man am leichtesten ein, wenn man die Fig. 123 auf ein Stück Papier zeichnet und dieses längs der Linie $H\,H$ so bricht, dass die beiden Seiten nach vorn convergiren. Es sind nämlich die beiden Augendurchschnitte durch die verticalen Trennungslinien gelegt, so dass die beiden convergirenden und sich in $H\,H$ schneidenden Ebenen die der verticalen Meridiane sind; man sieht nun sofort, dass die Sehstrahlen aller Puncte der Trennungslinien,

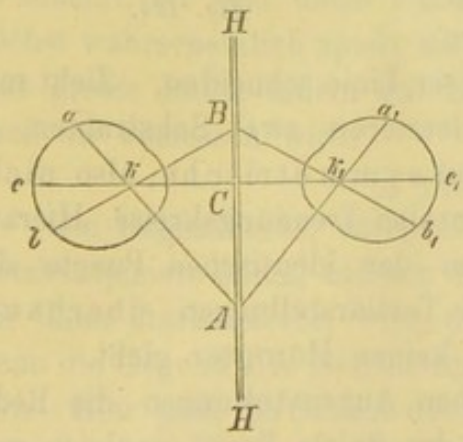


Fig. 123.

welche gleichweit vom Endpunct c, c_1 der Sehaxe entfernt sind, also z. B. a und a_1, b und b_1 sich in Puncten der Durchschnittslinie $H\,H$ treffen. In Wirklichkeit ist aber die mediane Horopterlinie nicht genau senkrecht zur Visirebene, weil die wahren verticalen Trennungslinien nicht vertical zu derselben stehen (p. 589). — Alle identischen Sehstrahlenpaare, die nicht zum verticalen oder horizontalen Meridian gehören, schneiden sich überhaupt nicht.

3. Bei (symmetrischen) Secundärstellungen mit Raddrehung (sog. Tertiärstellungen) bilden sowohl die verticalen als die horizontalen Trennungslinien beider Augen mit einander Winkel. Legt man durch jede verticale Trennungslinie eine Ebene, so schneiden sich diese beiden in einer zur Visirebene geneigten graden Linie (den Augen oben näher beim Blick nach oben und innen oder nach unten und aussen). Die geneigte Linie, sowie die geneigte Stellung der verticalen Trennungslinien verdeutlicht Figur 124, welche ebenso wie Figur 123, abzuzeichnen und in $H\,H$ zu brechen ist. In dem geknifften Modell ist cC_1 die Visirebene und $H\,H$ die zu ihr geneigte Durchschnittslinie der beiden Trennungsebenen, wie in Figur 123. Man sieht nun, dass auch die Sehstrahlen aller in den verticalen Trennungslinien gelegenen identischen Puncte, z. B. a und a_1, b und b_1 sich in $H\,H$ scheiden, dass diese Linie also den Horopter der verticalen Trennungslinien darstellt. — Legt man auch durch die horizontalen Trennungslinien Ebenen, so schneiden sich auch diese in einer Linie; die Sehstrahlen identischer Puncte der horizontalen Trennungslinien könnten sich also, wenn überhaupt, nur in dieser Linie schneiden. Zieht man aber von irgend einem Puncte der letzteren zwei Sehstrahlen, so treffen diese, wie man leicht einsieht, auf symmetrische, also nicht auf identische Quadranten der horizontalen Trennungskreise. Hieraus folgt umgekehrt, dass die Sehstrahlen der identischen Puncte der horizontalen Trennungslinien sich bei Tertiärstellungen überhaupt nicht schneiden, dass es für sie also keinen Horopter giebt.

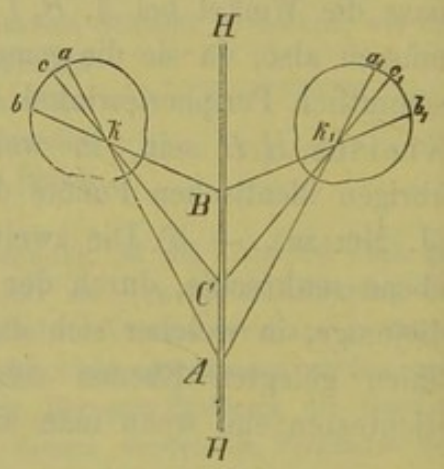


Fig. 124.

Bisher war nur von symmetrischen Augenstellungen die Rede; auf die unsymmetrischen, bei welchen der fixirte Punct ungleich weit

von den beiden Knotenpuncten entfernt ist, kann hier nicht eingegangen werden. Ganz allgemein ist der Horopter eine Raumcurve (p. 590), die nur in den erwähnten besonderen Fällen in Kreise, resp. grade Linien ausartet, und bei manchen Stellungen sich auf den fixirten Punct beschränkt.

Zu erwähnen ist noch ausser dem bisher betrachteten Punkthoropter der Meridianhoropter oder die Normalfläche, deren Eigenschaften schon p. 590 angegeben sind. Dieselbe ist (v. Recklinghausen) bei convergenten Secundärstellungen eine auf der Virsirebene im Fixationspuncte senkrechte Ebene; bei symmetrischen Tertiärstellungen ein Doppelkegel, dessen Spitze im fixirten Puncte liegt. — Aus ersterem ergiebt sich die wichtige Folgerung, dass in einer vor dem Auge befindlichen Ebene, vorausgesetzt dass sie, wie wohl meistens, in Secundärstellung betrachtet wird, jede grade Linie einfach erscheinen muss, sobald ein Punct derselben in's Auge gefasst wird. — Versuche haben aber ausserdem ergeben, dass alle in der Normalfläche liegenden Graden, und nur diese, senkrecht zur Medianebene erscheinen, auch bei Tertiärstellungen, wo ihre wirkliche Richtung eine andere ist. Betrachtet man nämlich einen Drahtstern, dessen Strahlen in einer Ebene liegen, mit Fixation seines Mittelpuncts, so erscheint er nur in Secundärstellungen eben, verkrümmt dagegen in Tertiärstellungen, und zwar weichen die Strahlen scheinbar in entgegengesetzter Richtung als die Normalfläche von der Ebene ab; erst dann scheint der Stern in der Tertiärstellung eben, wenn man ihm künstlich die der Normalfläche entsprechende Krümmung giebt. — Andere Versuche zeigen, dass jeder leuchtende Punct, für dessen Entfernungsschätzung die anderen Mittel (s. unten) fehlen, auf der Richtungslinie in die Normalfläche projicirt wird. Wie es scheint, ist also diese Fläche unseren Augen sehr geläufig und höchst wahrscheinlich spielt sie auch beim körperlichen Sehen (s. unten) eine grosse Rolle, indem die Lage jedes nicht in ihr liegenden Punctes nach ihr bemessen wird.

3. Die Doppelbilder.

Die Gegenstände, deren Bilder auf nicht identische (disparate) Netzhautpuncte fallen, müssen doppelt gesehen werden. Doch tritt dies nur dann stark hervor, wenn die Abweichung gross ist, und besonders wenn die Gegend der Netzhautmitte betheiligt ist, wie bei Schielenden. Hier geht die Sehaxe des einen Auges weit am Fixationspunct des andern vorbei, so dass das Bild des fixirten Puncts auf sehr disparate

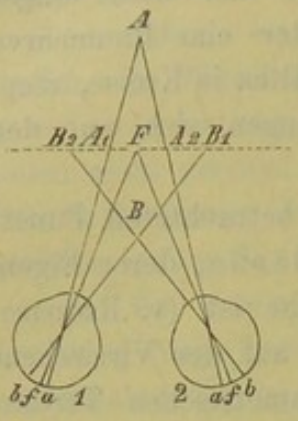


Fig. 125.

Netzhautpuncte fällt (die zuweilen identisch werden, vgl. p. 587). Man unterscheidet gleichseitige und gekreuzte Doppelbilder, je nachdem die Sehaxen sich vor oder hinter dem fixirten Punct *F* (Fig. 125) kreuzen. Man sieht sogleich, dass die Puncte *A* und *B*, deren Bilder auf symmetrische, also disparate Netzhauthälften fallen, in Doppelbildern erscheinen, und zwar *A* in gleichseitigen, *B* in gekreuzten. Der Ort der Doppelbilder wird übrigens nicht, wie früher behauptet wurde, in die Entfernung des fixirten Puncts, sondern in die wahre Entfernung verlegt (Helmholtz, Hering); vgl. jedoch unten p. 601.

Dass im Allgemeinen nur einfache Bilder zum Bewusstsein kommen und von Verwirrungen im Sehfelde durch Verschmelzung nicht zusammengehöriger Bilder nichts bemerkt wird, hat seinen Grund wahrscheinlich in folgenden Umständen: 1. erscheinen die auf der Mitte der Retina sich abbildenden Gegenstände fast unter allen Umständen einfach, weil die Endpuncte der Sehaxen identische Puncte sind, und die Sehaxen sich stets in einem Puncte schneiden. Da diese Orte aber die des schärfsten Sehens sind und auf sie die Aufmerksamkeit fast ausschliesslich gerichtet ist, so überstrahlt der Eindruck des hier einfallenden Lichtes das ganze übrige Gesichtsfeld. 2. Die einfach erscheinenden Gegenstände könnten deshalb am intensivsten zum Bewusstsein kommen, weil sie denselben Theil des Seelenorgans mit doppelter Energie erregen. 3. Die Augen accommodiren immer zugleich für diejenigen Gegenstände, für welche ihre Axen eingestellt sind, so dass diese schärfer erscheinen als die vor oder hinter dem Schneidepunct der Axen, also nicht im Horopter, gelegenen. Jene Uebereinstimmung zwischen Augenbewegung und Accommodation wird einmal durch den Willen, dann aber auch durch einen nervösen Mechanismus (Czermak) bewirkt; denn auch bei Einwärtsdrehung nur Eines Auges tritt Accommodation für die Nähe ein (p. 545). 4. Das Bewusstsein bringt unter Umständen auch Bilder nicht identischer Puncte zur Deckung (vgl. unten bei der Stereoscopie).

4. Die Wahrnehmung der Tiefendimension und die Stereoscopie.

a. Das körperliche Sehen.

Obwohl schon mit Einem Auge die Tiefendimension vermöge der Perspective, und der Veränderung der Projection bei Veränderung des

Standpunctes, wahrgenommen wird, ist diese Wahrnehmung beim binocularen Sehen viel sicherer und vollkommener, wie z. B. der Versuch, mit Einem Auge einen Faden durch ein Nadelöhr zu bringen, zeigt. Auch lassen geometrisch einfache projectivische Zeichnungen von Körpern stets eine doppelte Auslegung zu, indem Vorn und Hinten in der Anschauung vertauscht werden kann. Die binoculäre Tiefenwahrnehmung beruht darauf, dass beide Augen den Gegenstand von verschiedenen Standpuncten aus betrachten, so dass auf die beiden Netzhäute zwei verschiedene perspectivische Bilder desselben fallen. Nur congruente Netzhautbilder jedoch können durchweg auf identische Puncte fallen; bei unveränderlicher Augenstellung kann deshalb nur ein Theil des Körpers einfach erscheinen, das übrige erscheint eigentlich doppelt. Sind z. B. L und R (Fig. 126) die beiden perspectivischen Netzhautbilder einer vor dem Gesicht befindlichen abgestumpften Pyramide, die ihre Spitze den Augen zukehrt, so können nur entweder allein die Bilder der Grundfläche $a\,b\,c\,d$, $a_1\,b_1\,c_1\,d_1$, oder allein die der Abstumpfungsfläche $e\,f\,g\,h$, $e_1\,f_1\,g_1\,h_1$, auf identische Puncte fallen; im ersteren Falle erscheint die kleine Fläche doppelt, im zweiten die grosse. Dennoch werden beide Bilder zu einem, und zwar körperlichen Gesammteindruck vereinigt. Eine einfache Erklärung hierfür wäre folgende (Brücke): Die beiden Augen sind in fortwährender Bewegung, ihre Convergenz schwankt so hin und her, dass nach einander die Bilder aller Querschnitte der Pyramide auf

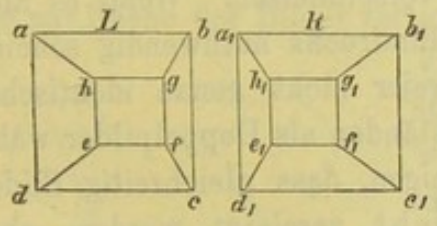


Fig. 126.

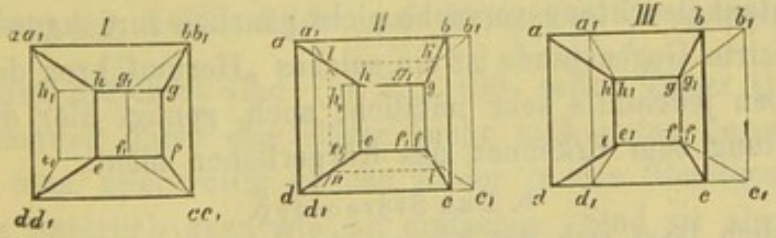


Fig. 127.

identische Puncte der Netzhäute fallen. In Fig. 127 sind aus der hierbei entstehenden Reihe von Vereinigungseindrücken drei ausgewählt. Bei dem ersten fallen die Bilder der Grundfläche, beim dritten die der Abstumpfungsfläche auf identische Puncte, beim mittleren wird ein zwischen beiden liegender Querschnitt der Pyramide ($i\,k\,l\,n$)

einfach gesehen. Da nun zum Zustandekommen des Eindrucks *III* die Augen stärker convergiren müssen als für *I*, und die Convergenz ein Mittel zur Schätzung der Entfernung ist (s. unten), so zieht das Bewusstsein den Schluss, dass die Flächen *e f g h*, *i k l n* und *a b c d* hinter einander liegen, und gewinnt so die Anschauung des Körperlichen, indem sämmtliche schnell auf einander folgenden Eindrücke sich zu einem einzigen vermischen.

Gegen diese Erklärung spricht aber die Erfahrung, dass die verschwindend kleine Zeit der Beleuchtung durch den electrischen Funken genügt, um zwei einfache stereoscopische Bilder zu einem körperlichen Eindruck zu verschmelzen (Dove); in diesem Moment können keine Augenbewegungen stattgefunden haben.

Dieser Versuch zwingt, die Identität der Netzhautpuncte so aufzufassen, wie p. 587 geschehen, nämlich als nur annähernd und als erworben. Identische Puncte sind also diejenigen, deren Bilder wir, durch Erfahrung belehrt, gewöhnlich verschmelzen. Wenn es aber zur Hervorbringung eines vernünftigen Eindrucks nothwendig scheint, so verschmelzen wir auch die Bilder zweier nicht genau identischen Puncte, die wir unter gewöhnlichen Umständen als Doppelpilder wahrnehmen würden; es lässt sich leicht zeigen, dass gleichzeitig Bilder, welche auf identische Puncte fallen, nicht vereinigt werden, ohne freilich als Doppelbilder deutlich wahrgenommen zu werden. Muss aber die Seele Bilder vereinigen, die nicht auf Deckpuncte fallen, so wird dies mit der Vorstellung verbunden sein, dass die entsprechenden Objectpuncte in dem Orte liegen, für welchen die Augen eingestellt werden müssten, damit die Bilder auf Deckpuncte fallen. — Uebrigens wird die Brücke'sche Erklärung der stereoscopischen Vereinigung durch die Momentanbeleuchtungsversuche nicht gänzlich zurückgewiesen, denn für complicirte Gegenstände ist ein solches „Herumführen des Blickes" um dieselben jedenfalls sehr nützlich; auch genügt hier die Momentanbeleuchtung zum Erkennen des Körperlichen nicht.

b. Das Stereoscop.

Künstlich lässt sich das körperliche Sehen nachahmen, wenn man jedem Auge eine von seinem Standpuncte aus entworfene Zeichnung eines Körpers darbietet, nach Art der Fig. 126. Die Augen bringen auch hier successive oder momentan die verschiedenen Theile der Zeichnung zur Deckung und so entsteht der Eindruck des Körpers. Hierauf beruht die Wirkung der Stereoscope. Ohne weiteren Apparat lassen sich die nebeneinander liegenden Bilder *R* und *L* zur

Deckung bringen, wenn man jede der beiden Augenaxen auf das entsprechende Bild richtet (Fig. 128). Da indess nur Wenige ihre Augen hinlänglich in ihrer Gewalt haben, um zwei verschiedene Puncte einer

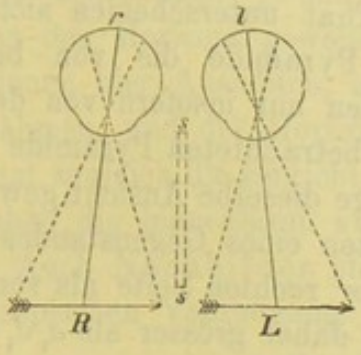


Fig. 128.

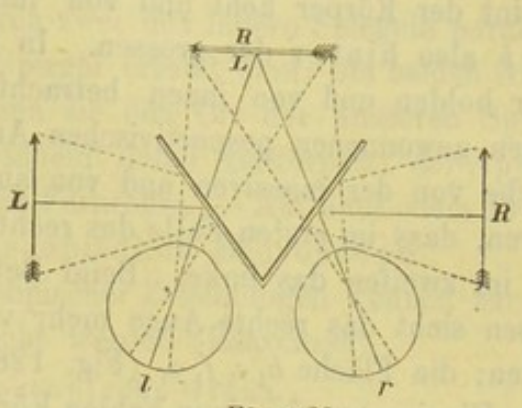


Fig. 129.

Fläche zu fixiren, anstatt wie gewöhnlich die Axen in der betrachteten Fläche sich schneiden zu lassen (eine Erleichterung für Ungeübte bietet eine zur Ebene der Bilder verticale Scheidewand *s s*, Fig. 128), so sind Vorrichtungen angegeben, um diese Anstrengung zu ersparen, und auch bei gewöhnlicher Augenstellung die Bilder auf identische Puncte zu werfen. Die beiden bekanntesten Stereoscope sind das Wheatstone'sche (Fig. 129) und das Brewster'sche (Fig. 130), beide aus den Figuren einleuchtend. Bei ersterem werden durch zwei convergente Spiegel, bei letzterem durch zwei prismatische Gläser (Linsenhälften) *g g*, beide Bilder auf Einen Ort $\frac{R}{L}$ verlegt, auf den die Augenaxen gerichtet sind (in Fig. 130 sollte dieser Ort, wegen der Vergrösserung durch die Gläser, mehr nach unten liegen).

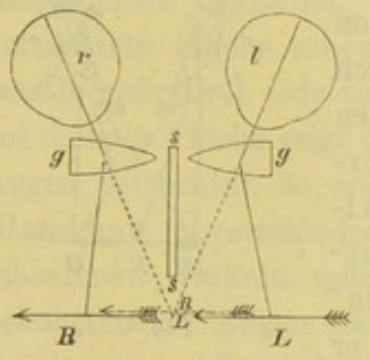


Fig. 130.

Bringt man zwei völlig gleiche Bilder in das Stereoscop, so erscheinen sie natürlich ganz wie ein einfaches. Sind sie aber in einer Kleinigkeit verschieden, die sich nur auf die Stellung gewisser Theile beschränkt, so müssen nach dem oben Erörterten diese Theile ausserhalb der Fläche erscheinen, vor oder hinter derselben. Daher kann man das Stereoscop benutzen, um zwei gleiche, aber in kleinen versteckten Puncten verschiedene Bilder von einander zu unterscheiden, z. B. eine ächte und eine nachgemachte Kassenanweisung, zwei (immer etwas verschiedene) Abgüsse derselben Form u. dgl. (Dove).

Verwechselt man die beiden stereoscopischen Bilder eines Körpers, z. B. die beiden Bilder der Figur 126, so dass das für das rechte Auge bestimmte vor das linke gebracht wird und umgekehrt, so erscheint der Körper hohl und von innen gesehen, die kleine Fläche *e f g h* also hinter der grossen. In der That unterscheiden sich bei einer hohlen und von innen betrachteten Pyramide die von beiden Augen gewonnenen pespectivischen Ansichten nur insofern von denen, welche von der massiven und von aussen betrachteten Pyramide herrühren, dass im ersten Falle das rechte Auge dieselbe Ansicht gewinnt, wie im zweiten das linke. Beim Betrachten eines Gegenstandes von aussen sieht das rechte Auge mehr von der rechten Seite als von der linken; die Fläche $b_1 c_1 f_1 g_1$ (Fig. 126) ist daher grösser als $a_1 d_1 e_1 h_1$; beim Hineinsehen in einen hohlen Körper umgekehrt; das rechte Auge würde dann die Ansicht *L* gewinnen, wo *b c f g* kleiner ist als *a d e h*. Ein solcher durch Verwechseln zweier stereoscopischer Bilder entstandener täuschender Eindruck heisst ein pseudoscopischer. Das Pseudoscop von Wheatstone (Fig. 131) ist ein Apparat, durch welchen die beiden einen Körper betrachtenden Augen einen pseudoscopischen Eindruck erhalten; jedes Auge erhält nämlich durch Totalreflexion von der Hypotenusenfläche eines rechtwinkligen Prismas den ihm zugehörigen Eindruck in verkehrter Anordnung, so dass er dieselbe Gestalt annimmt, wie sonst der dem anderen Auge zugehörige. Dadurch erscheint der Körper hohl und von innen gesehen, während er seine Aussenfläche den Augen zuwendet, und umgekehrt; begreiflicherweise ist der Apparat nur bei symmetrisch geformten Körpern anwendbar. Das catoptrische Pseudoscop von R. Ewald (Fig. 132) vertauscht gleichsam den Standpunct beider Augen, durch doppelte Reflexion an den Spiegeln *s s'* und *t t'*; *u* ist eine undurchsichtige Scheidewand.

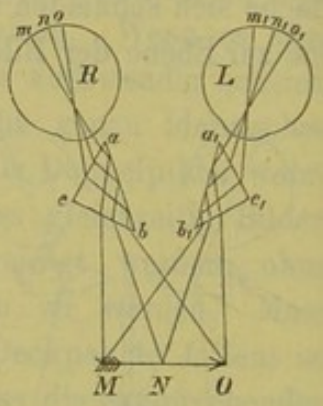


Fig. 131.

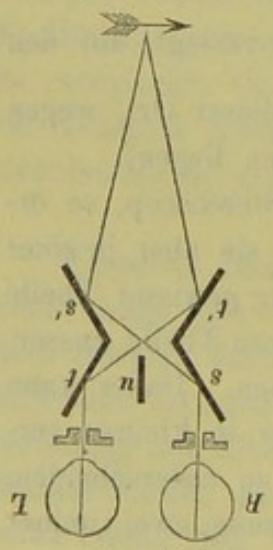


Fig. 132.

Sehr ferne Gegenstände, z. B. die am Horizont liegenden Landschaftstheile, erscheinen gewöhnlich flächenhaft ausgebreitet, wie auf einem

Gemälde, weil die beiden Augen einander zu nahe stehen, um wesentlich verschiedene Ansichten der fernen Körper zu gewinnen. Zur künstlichen Vergrösserung des Abstandes beider Augenstandpuncte dient das Telestereoscop (Helmholtz), ein Wheatstone'sches Stereoscop, dessen beide Bilder L und R durch zwei den innern Spiegeln parallele, gegen den Horizont gewendete Spiegel ersetzt sind; die beiden Augen gewinnen hier Ansichten, als wenn sie den Ort der äusseren Spiegel einnähmen, und der Horizont erscheint daher verkörpert; der Apparat besitzt zugleich die Einrichtung des Fernrohrs. — Auf ähnlichem Princip beruhen die binoculären stereoscopischen Microscope.

Auch Nachbilder stereoscopischer Zeichnungen können zur stereoscopischen Vereinigung gebracht werden (Engelmann).

c. Der stereoscopische Glanz.

Giebt man den beiden stereoscopischen Bildern eines Körpers verschiedene Helligkeit oder verschiedene Farbe, — oder bringt man vor beide Augen verschieden helle oder verschieden gefärbte Flächen, so erscheint der Körper resp. die Fläche glänzend. — Die wahrscheinlichste Erklärung hierfür ist folgende: Eine mit Einem Auge betrachtete Fläche scheint glänzend, wenn sie das Licht sehr regelmässig reflectirt; jede vollkommen ebene oder vollkommen regelmässig gekrümmte Fläche zeigt daher Glanz. Wird dieselbe Fläche mit beiden Augen betrachtet, so erscheint sie beiden mit verschieden starkem Glanz und in verschiedener Helligkeit, weil beide Augen unter verschiedenen Winkeln reflectirtes Licht empfangen. Erhalten nun umgekehrt beide Augen zwei an sich matte, aber verschieden helle Eindrücke, so schliesst das Bewusstsein auf eine regelmässig reflectirende, also beide Augen verschieden beleuchtende, mithin glänzende Fläche (Helmholtz). Die beiden stereoscopischen Bilder einer glatten Kugel, welche den Lichtreflex an verschiedenen Stellen zeigen, geben aus demselben Grunde den Eindruck einer glänzenden Kugel. — Nicht so leicht ist die Erklärung des Farbenglanzes; eine ziemlich complicirte ist folgende: Ausser durch einfache regelmässige Reflexion können noch gewisse Arten von Glanz entstehen durch Reflexion von mehreren dicht hintereinander befindlichen Flächen, auch wenn diese an sich matt sind. So beruht z. B. der Metallglanz darauf, dass das ein wenig durchsichtige Metall nicht bloss von seiner Oberfläche, sondern auch aus tieferen Schichten Licht reflectirt (Brücke). Da nun für zwei verschiedene Farben von gleicher Entfernung eine etwas verschiedene accommodative Einstellung nothwendig ist (p. 553), so erscheint (s.

unten) die eine Farbe etwas hinter der andern liegend, und so entsteht der Glanz (Dove). Da glänzende Flächen bei dem beständigen Wechsel der Augenstellungen immer andere Reflexe zeigen, so könnte auch ein fortwährend wechselnder Lichteindruck den Eindruck des Glanzes geben, und der Farbenglanz also sich aus dem Wettstreit der Sehfelder erklären (p. 587). Indess zeigt sich der binoculare Glanz auch bei Momentanbeleuchtung (Helmholtz).

VI. Das Augenmaass.

1. Die Schätzung der Entfernung und Grösse.

Das uniocular gesehene Object kann in jeder beliebigen Entfernung und in entsprechender Grösse erscheinen, da die Grösse des Netzhautbildes oder Sehwinkels nur über das Verhältniss zwischen Entfernung und Grösse, nicht aber über deren absolute Werthe Aufschluss giebt. Wir schätzen gewöhnlich die Entfernung bekannter Objecte nach deren scheinbarer Grösse, und auch auf die Grösse unbekannter Objecte ziehen wir Schlüsse, wenn uns die Entfernung bekannt ist, oder wir für sie andere Anhaltspuncte haben. Indirecte Entfernungsschätzungen finden ferner statt aus den relativen Verschiebungen der Gegenstände bei Bewegung des Kopfes, ferner aus der in der Entfernung abnehmenden Lichtstärke.

Directe und nicht mit Ueberlegung verbundene Schätzung der Entfernung unbekannter Objecte kann mittels des Bewusstseins der Accommodationsanstrengung stattfinden, jedoch nur für ziemlich nahe Objecte, da schon bei mässiger Entfernung die Accommodationseinstellungen kaum noch variiren. So erscheint ein Nachbild im Dunkeln, wo dasselbe nicht auf eine Fläche projicirt wird (im letzteren Falle ändert es seine scheinbare Grösse mit der Distanz der Projectionsfläche), um so näher und kleiner, je stärker accommodirt wird; ferner erscheinen in einer roth und blau gemusterten Fläche die rothen Felder etwas näher (Brücke, vgl. p. 553); endlich erscheinen nach Atropineinträufelung die Objecte kleiner (Micropsie, Donders, Förster), weil grössere Anstrengung des Accommodationsapparates nöthig ist; merkwürdigerweise aber zugleich entfernter, und nicht näher, weil das Bewusstsein der wirklichen Grösse nun wieder logisch grössere Entfernung verlangt (Aubert).

Beim binocularen Sehen kommt noch das Bewusstsein des Convergenzgrades der Sehaxen als wesentliches Hülfsmittel hinzu (vgl. p. 596), wie namentlich das sog. Tapetenphänomen (H. Meyer) beweist: Blickt man auf ein regelmässig gemustertes Feld (Tapete,

Stuhlgeflecht), lässt aber die Sehaxen vor oder hinter demselben sich schneiden, so entstehen Doppelbilder, welche aber wegen Deckung gleichartiger Theile wie ein einfaches Bild erscheinen. Letzteres aber hat seine scheinbare Lage in der Entfernung des Fixationspunctes, und das Muster erscheint daher zu nah und zu klein, resp. zu entfernt und zu gross.

2. Die Schätzung der Dimensionen und Winkel in der Ebene.

Die Schätzung von Längen geschieht im Allgemeinen durch Vergleichung mit bekannten, und um so sicherer, je unmittelbarer die Vergleichung stattfinden kann. Zwei nach einander betrachtete Längen müssen, um als verschieden erkannt zu werden, einen ihrer absoluten Länge etwa proportionalen Unterschied haben, also entsprechend dem p. 475 erwähnten Gesetze für Intensitätsdifferenzen; die Unterschiedsempfindlichkeit beträgt etwa 1 pCt. (E. H. Weber). Ganz anders ist es natürlich, wenn die zu vergleichenden Linien unmittelbar und parallel neben einander liegen, wobei zur Wahrnehmung des Unterschiedes gar keine Längenschätzung nöthig ist. Distanzen, in welchen sich keine Objecte befinden, erscheinen kürzer als gleiche Distanzen, die mit Objecten erfüllt sind, z. B. erscheint in Fig. 133 die Distanz *a b* grösser als *b c*, obwohl beide genau gleich gross sind; ebenso erscheinen die Quadrate der Fig. 134 in der zu den Linien senkrechten Richtung aus gleichem Grunde verlängert, d. h. das erste höher als breit, das zweite breiter als hoch (Helmholtz). Der Grund dieser Erscheinung kann nur in psychologischen Motiven gesucht werden. Sie ist vielleicht auch die Ursache, warum uns das Himmelsgewölbe nicht halbkugelig, sondern uhrglasförmig erscheint, womit zusammenhängt, dass Sonne und Mond nahe dem Horizont grösser erscheinen als im Zenith.

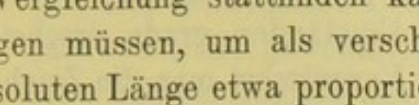


Fig. 133.

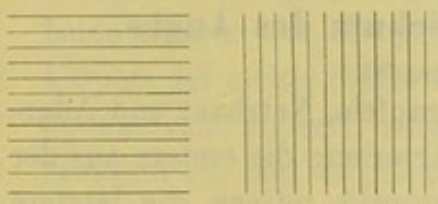


Fig. 134.

Eine sehr auffallende und noch nicht erklärte Erscheinung ist die, dass im Allgemeinen stumpfe Winkel zu klein und spitze zu gross erscheinen (Hering). Lässt man eine sehr dicke grade Linie durch eine feine Linie schief kreuzen, so erscheinen die beiden Stücke der letzteren nicht als gegenseitige Fortsetzung, sondern parallel gegen einander verschoben, durch die scheinbare Vergrösserung der spitzen Winkel. Wird eine Linie durch sehr viele parallele Linien schief

gekreuzt, so erscheint sie selber in angegebener Richtung verlagert. Hierauf beruht die höchst auffallende in Fig. 135 dargestellte Täuschung (nach Zöllner und Hering); die sehr stark convergent erscheinenden schrägen Linien sind in Wirklichkeit genau parallel.

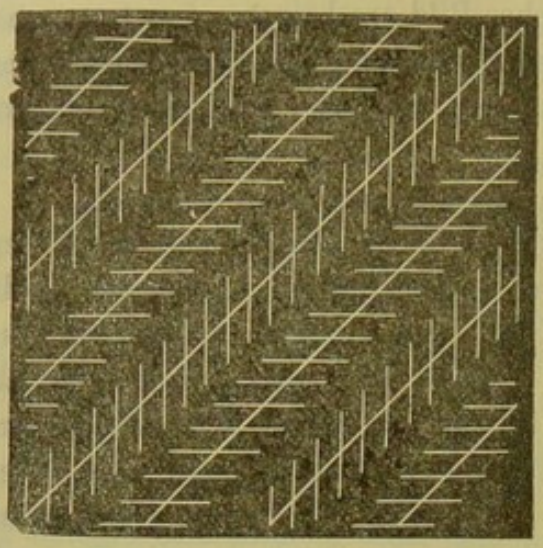


Fig 135.

Hier mag auch noch erwähnt werden, dass im indirecten Sehen grade Linien häufig gekrümmt, und krumme Linien unter Umständen grade erscheinen. Vergrössert man die Zeichnung Fig. 116 (p. 582), etwa auf das 15fache, und fixirt den Mittelpunct aus der in gleichem Maassstabe vergrösserten Entfernung *A B*, so erscheinen die hyperbolischen Curven als grade Linien; die Erklärung, auf welche jedoch hier nicht eingegangen werden kann, basirt auf dem Listing'schen Gesetze (Helmholtz).

Sehr gross ist die Zahl der theils auf diesen Verhältnissen, theils auf der Beeinflussung des Urtheils durch Contrast (p. 575) beruhenden optischen Täuschungen; andere Täuschungen treten auf durch die Nachwirkungen gesehener Bewegungen u. dgl. Jedoch kann auf diese Erscheinungen hier nicht eingegangen werden.

VII. Die Ernährung und der Schutz des Auges.

1. Der Blutlauf im Augapfel.

Die beiden gefässreichen Häute des Augapfels, Netzhaut und Aderhaut, empfangen ihr Blut aus getrennten Arterien: die erstere aus der mit dem Sehnerven eintretenden Arteria centralis retinae, die letztere hauptsächlich aus den Arteriae ciliares (4—6 breves und 2 longae); Zwischen beiden Arteriensystemen besteht eine aus zahlreichen Anastomosen gebildete Communication um die Eintrittsstelle des Sehnerven herum, welche jedoch zur Ernährung der Netzhaut bei Verschluss der Art. centralis nicht ausreicht. Das Venenblut der Netzhaut fliesst durch die Vena centralis ab; die Aderhaut, welche ihr arterielles Blut von vorn (Art. cil. ant., und post. long.) und von hinten (Art. cil. post. brev.) erhält, giebt das Venenblut in der Aequatorgegend durch die Venae vorticosae ab. Die gröberen Netzhautgefässe liegen in der Faserschicht, die feinen reichen bis an die äussere Körnerschicht heran;

die Stäbchen- und Zapfenschicht ist gefässlos. Der Fläche nach sind die Netzhautgefässe sehr ungleich vertheilt; die Stämme verlaufen von der Sehnervenpapille aus hauptsächlich nach oben und unten, und verzweigen sich dann seitlich; in der Höhe der Papille und der Macula lutea herrscht Armuth an Gefässen, und die Fovea centralis ist wenigstens in ihrer Tiefe vollständig gefässlos. Die äusseren Netzhautschichten werden ohne Zweifel zum Theil von der Aderhaut mit ernährt, deren Capillarnetz in der Gegend der Netzhautmitte am feinsten und dichtesten ist.

Der intraoculare Druck (s. unten) verhindert, wie der Augenspiegel nachweist, die gewöhnlichen Pulsschwankungen in den Augengefässen; bei erhöhtem Augendruck tritt ein intermittirendes Strömen ein, welches nach dem p. 85 Gesagten leicht verständlich ist. Die Venen pulsiren meist schon normal, und zwar verengen sie sich systolisch; die Ursache wird in pulsatorischen Veränderungen des intraocularen Drucks gesucht. Die Respiration hat nur bei grosser Energie Einfluss auf die Venen des Auges und zwar im gewöhnlichen Sinne.

Unterdrückung des Blutkreislaufs in der Netzhaut bewirkt Functionsunfähigkeit und Atrophie.

2. Die Chemie und Absonderung der Augenflüssigkeiten.

Der Humor aqueus und der Glaskörper sind schon p. 177 als schwach eiweisshaltige Transsudate angeführt; sie reagiren neutral oder schwach alkalisch. Der Albumingehalt beider Flüssigkeiten wird zu 0,08—0,14 pCt. angegeben, der Glaskörper enthält auch Mucin, beide Spuren von Zucker. Ueber Erneuerung resp. Ersatz des Glaskörpers ist nichts Sicheres bekannt. Dagegen erneuert sich der Humor aqueus sehr schnell, wenn er durch eine Hornhautwunde zum Abfluss gebracht ist, und da Substanzen, welche irgendwo resorbirt sind, schnell in der vorderen Augenkammer auftreten, scheint auch für gewöhnlich ein beständiger Wechsel durch Resorption und compensatorische Neubildung stattzufinden. Als Absonderungsstätte werden die sehr gefässreichen Wände der hinteren Augenkammer, namentlich die Ciliarfortsätze und die Rückseite der Iris, angesehen, besonders weil die vordere Augenkammer bei vollständiger Verwachsung des Pupillarrandes mit der Linsenkapsel immer ärmer an Flüssigkeit wird (unter Vortreibung der Iris), und zur Zeit der Pupillarmembran keine solche enthält. Jedoch sieht man nach Resorption leicht nachweisbarer Farbstoffe, besonders des Fluoresceins, die Färbung der vorderen Augenkammer in dem Winkel zwischen Hornhaut und Iris beginnen, was

auf einen diffusorischen Verkehr mit den Gefässen in der Gegend des Lig. pectinatum, besonders des Schlemm'schen Circulus venosus, deutet. Merkwürdigerweise tritt die erste Färbung in Form einer meridianalen Linie, die über den Scheitel der Hornhautconcavität läuft und immer absolut vertical ist, auf (Ehrlich, Ulrich). Auch durch die Hornhaut hindurch können Stoffe diffusorisch in das Kammerwasser eindringen, z. B. Atropin, welches in den Conjunctivalsack eingeträufelt ist. Diese Resorption erfolgt viel schneller, wenn das vordere Epithel beseitigt ist, und wird beim Lebenden durch Resorption aus dem Kammerwasser in das Blut so bedeutend compensirt, dass die im ersteren vorhandenen Mengen der resorbirten Substanz stets klein sind (Leber & Krükow). Die Resorption des Kammerwassers, besonders bei Ueberfüllung, wird denselben Gefässen zugeschrieben; ein Abfluss durch Lymphgefässe, oder durch die Hornhaut findet nicht statt (Schwalbe, Leber).

3. Der intraoculare Druck.

Der Augapfel steht unter einer bedeutenden, anscheinend sehr constanten Spannung, welche als intraocularer Druck bezeichnet wird und durch vorsichtig in die vordere Kammer eingeführte, mit einem Manometer verbundene Stichcanülen messbar ist (Ludwig & Weber u. A.); bei Thieren beträgt der Druck 20—30 mm. Hg (Adamük, v. Hippel & Grünhagen), beim Menschen wird er, auf Grund von Messungen der Druckresistenz des Augapfels mit sog. Tonometern, auf 20—50 mm. Hg geschätzt. Er steigt und sinkt im Allgemeinen mit dem Blutdruck, und wird daher durch die früher angegeben Einflüsse, welche den arteriellen Druck allgemein oder am Kopfe steigern, sowie durch venöse Stauung (Unterbindung der Venae vorticosae) gesteigert. Druck auf den Bulbus, durch die Augenmuskeln oder mit den Fingern, steigert den Innendruck. Die inneren Muskeln sind ohne nachweisbare Wirkung; die Herabsetzung durch Atropin wird daher auf Gefässveränderungen zurückgeführt, auf Verengerung (Adamük) oder Erweiterung (Wegner). Da die Constanz des Druckes auf dem Gleichgewicht zwischen Secretion und Resorption der Augenflüssigkeiten beruht, so können auch directe secretorische Wirkungen des Atropins in Frage kommen. Reizung des Halssympathicus steigert den Druck und setzt ihn dann herab (Adamük); die Steigerung wird auf Contraction der glatten Orbitalmuskeln zurückgeführt (v. Hippel & Grünhagen). Viele andere Angaben über Beeinflussungen des intraocularen Drucks sind zu streitig, um hier erwähnt zu werden.

4. Die Augenlider.

Das in der knöchernen Augenhöhle fast allseitig geschützte Auge kann auch nach vorn durch den Schluss der Augenlider vollkommen abgesperrt werden. Derselbe geschieht durch die Contraction des M. orbicularis palpebrarum (abhängig vom Facialis), beim oberen Augenlid auch durch die Schwere. Die Oeffnung geschieht beim unteren durch die Schwere, beim oberen durch den Levator palpebrae superioris (abhängig vom Oculomotorius), ausserdem bei beiden durch glatte, vom Sympathicus abhängige Retractoren (s. unten). Schluss und Oeffnung wechseln häufig ab (Lidschlag, Blinzeln). Der Schluss erfolgt willkürlich, ferner unwillkürlich und automatisch, im Schlafe, und reflectorisch auf Berührung des Augapfels oder der als Tasthaare dienenden Augenwimpern, oder auf Reizung des Opticus durch intensives Licht. Der Lidreflex erstreckt sich beim Menschen und bei Thieren mit gemeinsamem Gesichtsfeld (p. 588) auf beide, bei den anderen nur auf die gereizte Seite (Langendorff). Das Centrum des Lidreflexes liegt im oberen Theile des Kopfmarks (Nickell). Die Verengerung der Lidspalte und die Beschattung derselben durch die Augenwimpern unterstützt bei intensivem Licht die schützende Wirkung der Pupillenverengerung.

Die glatten Retractoren (Musc. palpebralis sup. und inf., H. Müller) liegen an der Rückseite der Augenlider dicht an der Conjunctiva, senkrecht zur Lidspalte. Ein anderer glatter Muskel überbrückt die Fissura orbitalis inferior, und verengt durch seine Contraction etwas den Raum der Orbita, so dass der Bulbus etwas hervortritt. Diese Muskel sind tonisch contrahirt. Bei Durchschneidung des Sympathicus am Halse wird die Lidspalte enger und der Augapfel sinkt etwas zurück (H. Müller).

Die Augenlider fehlen im Allgemeinen den Wasserthieren. Die meisten Landthiere besitzen noch ein drittes, bei Vögeln und Fröschen durchsichtiges Augenlid, die Nickhaut; dasselbe ist jedoch kein Hautgebilde, sondern eine vom inneren Augenwinkel ausgehende Duplicatur der Conjunctiva, welche beim Menschen und bei den Affen nur rudimentär als Plica semilunaris vorhanden ist; bei Säugethieren besitzt sie einen Knorpel. Die Vorschiebung geschieht bei Vögeln und Reptilien durch besondere, vom Bulbus ausgehende, vom Abducens innervirte Muskeln, bei Säugethieren und Fröschen durch Zurückziehung des Bulbus mittels des Retractor (p. 585).

5. Der Thränenapparat.

Die vordere Augenfläche wird beständig von der Thränenflüssigkeit (p. 175) bespült, und dadurch rein erhalten und vor Eintrocknung geschützt. Die Thränen gelangen durch die feinen Ausführungsgänge

der Drüse in den oberen äusseren Theil des Conjunctivalsackes, welcher nur ein capillares Lumen hat, und in welchem sich daher die Thränen durch Capillarität bis zum inneren Augenwinkel verbreiten. Diese Bewegung wird durch den Lidschlag unterstützt, da beim Schlusse der Lider zugleich ein Fortrücken derselben gegen den inneren Winkel, den Ansatzpunct des Orbicularis palpebrarum, stattfindet. Das Ueberfliessen der Thränen über den freien Rand der Lider wird, wenn die Secretion nicht übermässig stark ist, wie beim Weinen, durch das fettige Secret der Meibom'schen Drüsen (p. 171) verhindert. Im inneren Augenwinkel sammeln sich die Thränen in dem sog. Thränensee, in welchen die beiden capillaren, steifen Thränenröhrchen mit ihren Mündungen, den Thränenpuncten, eintauchen. Der Thränensack, in welchen die Thränenröhrchen führen, und dessen Fortsetzung, der Thränencanal, gegen den unteren Nasengang durch eine nach unten sich öffnende Klappe verschlossen ist, erweitert sich beim Schliessen der Augenlider, weil seine hintere Wand mit dem Knochen, seine vordere aber mit dem Lig. palpebrale internum, welches sich beim Lidschluss anspannt, verwachsen ist; hierdurch saugt er die Thränen aus dem Thränensee ein, und diese gelangen in die Nasenhöhle; dasselbe bewirkt die Contraction des sog. Horner'schen Muskels, welcher ebenfalls den Thränensack erweitert.

Der Lidschluss könnte auch bei vollkommenem Schluss der Lidspalte die Thränen in den Sack hineinpressen. Dies wird in der That von Einigen (Ross, Stellwag v. Carion, Demtschenko) behauptet. Die Experimente mit gefärbten Flüssigkeiten, welche zur Entscheidung der Frage angestellt wurden, haben nicht übereinstimmende Resultate gegeben (Stellwag, Arlt).

Den Augenbrauen wird der Schutz des Auges vor herabfliessendem Stirnschweiss zugeschrieben.

Anhang zum 12. Capitel.

Gegenseitige Einflüsse der Sinnesorgane.

Bei manchen Personen ist das Hören und selbst die Vorstellung der Vocale, sowie gewisser Klänge, mit Farbenempfindungen verbunden (Photismen) und umgekehrt kommen auch acustische Empfindungen mit Gesichtseindrücken verbunden vor (Phonismen) (Nussbaumer, Bleuler & Lehmann, u. A.). Ferner wird angegeben, dass die Wahrnehmungen eines Sinnes durch gleichzeitige beliebige andere Sinneseindrücke verstärkt werden können (Urbantschitsch). Es soll hier auf diese Erfahrung, von denen weder die physiologische Bedeutung noch eine Erklärung bekannt ist, nur kurz aufmerksam gemacht werden, ohne auf Details einzugehen.

Vierter Abschnitt.

Die Fortpflanzung und die zeitlichen Veränderungen des Organismus.

Dreizehntes Capitel.

Die Zeugung.

Geschichtliches. Die ältere Geschichte der Zeugungslehre hat selbst bei den bedeutendsten Schriftstellern und Denkern nur von unbegründeten und halb mystischen Theorien zu berichten; eine festere Gestalt nimmt sie erst an mit der Bekämpfung der Urzeugungslehre und mit der Entdeckung der morphologischen Zeugungselemente. Die Urzeugung bestritten schon Harvey 1651, und namentlich Redi 1668, Malpighi und Swammerdam klärten zahlreiche Fälle vermeintlicher Urzeugung auf hohen Organisationsstufen durch Aufdeckung des wahren Sachverhaltes auf. 1765 folgte eine weitere Einschränkung der Urzeugung, indem Spallanzani die Wirksamkeit vertrockneter, aber noch lebensfähiger Keime nachwies. Für die niedersten Organismen sind erst in unserm Jahrhundert besonders durch Ehrenberg und Pasteur die letzten scheinbaren Fälle von Urzeugung beseitigt worden.

Das Ei der Säugethiere wurde wegen seiner Kleinheit erst sehr spät entdeckt. Stenson bezeichnete 1664 das von Galen testis muliebris genannte Organ als Eierstock; Regner de Graaf entdeckte 1672 die Follikel desselben, welche er für die Eier hielt, und fand beim Kaninchen auch entleerte Eier im Eileiter und Uterus, so dass er, wegen deren Kleinheit, im Follikel ausser dem Ei noch eine andere, den gelben Körper bildende Substanz annahm. Erst 1827 entdeckte v. Baer das Ei im Follikel, welchen er zugleich als das Analogen des Vogeleies erklärte. Das Keimbläschen fand Purkinje 1825 im Vogelei, Coste 1834 im Säugethierei, den Keimfleck R. Wagner 1834.

Die Samenkörperchen entdeckte bei Leuwenhoeck 1678 ein holländischer Student Ham (nach Anderen ein Stettiner, v. Hammen; Leuwenhoeck untersuchte sie genau und fand sie allgemein bei zeugungsfähigen Männchen. Die Theorie, dass sie Thiere seien, wurde erst 1841 durch Kölliker, welcher ihre Entwicklung in den Hodenzellen nachwies, definitiv widerlegt.

Für das Verständniss der Zeugung waren Jacobi's (1764) und namentlich Spallanzani's (1786) Versuche über künstliche Befruchtung von entscheidender Bedeutung; sie erwiesen die Samenkörperchen als das befruchtende Element und

beseitigten zugleich die Irrlehre von der befruchtenden Kraft des Samendunstes (Aura seminis). Den eigentlichen Befruchtungsact erkannte zuerst Barry 1853 in dem Eindringen der Samenkörperchen in das Ei, eine Lehre, welche namentlich durch Meissner, Bischoff, Newport und durch Keber's Entdeckung der Micropyle (1854) befestigt wurde. Die Vorgänge nach dem Eindringen sind erst in neuester Zeit durch Fol, Auerbach, Strassburger, O. Hertwig u. A. Gegenstand wichtiger Entdeckungen geworden. Für die Zeugungslehre waren auch die zahlreichen Studien über ungeschlechtliche Zeugung niederer Thiere, und namentlich über die Parthenogenesis der Bienen (Dzierzon und v. Siebold 1856, Leuckart 1858) von fundamentaler Bedeutung.

Die specielle Physiologie der Zeugungsorgane datirt hauptsächlich von der Entdeckung der Eilösung bei der Menstruation durch Bischoff 1844, sowie von den Studien über den Erectionsvorgang, besonders durch J. Müller (1838), Kölliker (1851), Rouget (1858), Langer (1863) und Eckhard (1863—1876).

Vgl. auch die geschichtlichen Bemerkungen zum folgenden Capitel.

1. Die Fortpflanzung im Allgemeinen und die Fruchtbarkeit.

Man nahm früher an, dass Thiere, selbst so hoch organisirte wie Insecten, aus ungeformtem Material sich entwickeln können, und nannte dies Urzeugung (Generatio spontanea). Fast alle Stützen dieser Ansicht sind hinweggeräumt; fast überall ist es gelungen, die früher übersehenen Eier oder sonstigen Keime, aus denen die Brut hervorgegangen war, nachzuweisen. Auch die Entstehung von Eingeweidewürmern in geschlossenen Körperhöhlen (Gehirn, Auge) wurde verständlich, als man erkannte, dass Embryonen in diese Organe einwandern können. Dass Aufgüsse organischer Substanzen sich mit niederen Organismen erfüllen, erwies sich ebenfalls von dem Zutritt von Keimen abhängig, welche überall die Atmosphäre erfüllen, und die bis in die neueste Zeit sich erstreckenden Behauptung, dass auch nach Zerstörung aller Keime, und Verhinderung des Zutritts neuer, Aufgüsse sich beleben können, sind theils unbestätigt geblieben, theils lassen sie den Einwand zu, dass selbst Siedehitze nicht unfehlbar alles Organisirte zerstört (vgl. p. 254). So ist es denn zum mindesten nicht bewiesen und nicht wahrscheinlich, dass ein lebendes Wesen anders entstehen könne, als aus schon bestehenden lebenden Wesen; ja dieser Satz kann auf jeden organisirten Formbestandtheil ausgedehnt werden, da Zellbildung auf keinem anderen Wege als aus schon bestehenden Zellen beobachtet ist. Die Vermehrung der Zellen, welche als Elementar-Organismen aufzufassen sind, ist demnach die einfachste Form der Zeugung.

Der Annahme, dass alle jetzt bestehenden organisirten Formen einmal durch Urzeugung entstanden seien, steht die schon in der Einleitung berührte gegenüber, dass eine Descendenz immer complicirterer

Formen aus einfacheren, und vielleicht aus einer einzigen einfachsten Urform stattgefunden habe. Das Princip dieser Descendenz wird in der natürlichen Züchtung gesucht (Darwin). Der Züchter benutzt die Erblichkeit und Variabilität der Form, indem er von jeder Generation die der gewünschten Eigenschaft am nächsten stehenden Thiere (oder Pflanzen) aussondert und zur Fortpflanzung zulässt, wodurch der Schwankungsmittelpunct (p. 7) sich mit jeder Generation mehr in der Richtung zum gewünschten Ziele verschiebt. Bei der natürlichen Züchtung tritt an die Stelle der Ziele des Züchters die grössere Zweckmässigkeit für die bestehenden Verhältnisse, wobei die unbedeutendsten Vortheile, für die Beschaffung der Nahrung, die Bekämpfung der Feinde, die Flucht oder Verbergung vor Verfolgern, die Anlockung des anderen Geschlechts zur Begattung u. dgl., zur Geltung kommen; und an die Stelle der künstlichen Absonderung tritt der Kampf um das Dasein, da die Lebensbedingungen nicht für soviel Individuen hinreichen, wie aus der ungeheuren Vermehrung hervorgehen, so dass die am meisten den Verhältnissen angepassten den Sieg davontragen.

Dass in der Urzeit Urzeugung stattgefunden habe, unter Bedingungen, welche nicht mehr existiren, wird wegen des ursprünglich feurigflüssigen Zustandes der Erde angenommen, und wenn die Möglichkeit betont wird, dass die ersten Keime durch Meteorsteine auf die Erde gelangt seien, so ist dies nur eine Verlegung jener Urzeugung in andere Localitäten.

Die erzeugten Organismen sind den erzeugenden innerhalb gewisser Schwankungsbreiten bis in die speciellsten Eigenschaften gleich, oder erreichen doch schliesslich diese Gleichheit nach gewissen gesetzmässigen Umwandlungen.

Die Bedingungen zur Fortpflanzung treten in allen Organismen erst auf einer gewissen Stufe ihrer Entwicklung ein, meist erst wenn das Grössenwachsthum vollendet ist, so dass der bis dahin zur Vergrösserung verwandte Ueberschuss der Einnahmen über die Ausgaben von da ab zur Production der Keimstoffe oder selbst (bei Lebendiggebärenden) zur Ernährung des sich entwickelnden Eies verwandt wird. Bei den geschlechtlich zeugenden Thieren tritt erst um diese Zeit (Zeit der Reife, Pubertät) die vollständige Entwicklung der keimbereitenden Organe (Eierstock, Hoden) ein. Die Fortpflanzung geschieht von hier ab längere Zeit hindurch, oft bis zum Tode, meist in regelmässigen Intervallen. Sehr verschieden in der Thierreihe ist die Zahl der von einem Individuum oder einem Paare gelieferten Nachkommenschaft.

— die Fruchtbarkeit. Man kann bei der quantitativen Bestimmung derselben von zwei Gesichtspuncten ausgehen. Betrachtet man die Fortpflanzung als Function des Mutterorganismus im Zusammenhang mit den übrigen, also als Ausgabe im Verhältniss zu den übrigen Ausgaben und den Einnahmen des Stoffwechsels, so kommt es darauf an, das Verhältniss zwischen dem Gewichte des Thieres und dem Gewichte des von ihm gelieferten Zeugungsmaterials in dem Zustande, in welchem es den Körper verlässt (also Eier bei eigebärenden, Jungen bei lebendiggebärenden, Samen bei männlichen Thieren), festzustellen. Solche Bestimmungen (Leuckart) zeigen eine enorme Verschiedenheit der Zeugungsausgaben; so beträgt z. B. die jährliche Zeugungsausgabe des weiblichen Organismus beim Menschen etwa $^1/_{14}$, beim Schwein $^1/_2$, bei der Maus fast das 3 fache, beim Huhn das 5 fache, bei der Bienenkönigin das 110 fache des Körpergewichts. Betrachtet man dagegen die Zeugung in ihrer Beziehung zur Erhaltung der Thierart, so muss man statt der Gewichtsvergleichung die Zahl der wirklich entstehenden Nachkommenschaft bestimmen. Die Bestimmungen der ersten Art sind hierfür nicht zu verwenden, weil einmal dasselbe Gewicht an Zeugungsmaterial eine äusserst verschiedene Anzahl von Individuenanlagen bei verschiedenen Thierarten repräsentirt, und weil zweitens für die Befruchtung und Entwicklung eine grosse Anzahl von Umständen zusammentreffen muss, die nur verhältnissmässig selten vorhanden sind, so dass im Allgemeinen nur ein kleiner Bruchtheil des Zeugungsmaterials wirklich seine Bestimmung erfüllt. Die Anzahl der Nachkommenschaft lässt sich aber nur in den wenigsten Fällen direct bestimmen; da man indess annehmen darf, dass das Resultat der Fortpflanzung die Erhaltung der Thierart in einer annähernd constanten Individuenzahl ist, so folgt daraus, dass die Anzahl der Nachkommenschaft in bestimmtem Verhältnisse zur mittleren Lebensdauer der Thierart steht. Bezeichnet man letztere in Jahren mit n, die constante Individuenzahl mit a, so werden innerhalb eines Jahres a/n neue Individuen entstehen. Auf jedes einzelne Individuum kommen also jährlich im Durchschnitt 1/n Junge. Wieviel von dieser Production auf jedes zeugende Individuum kommt, hängt hauptsächlich ab: 1. davon, ob geschlechtlich, d. h. durch Concurrenz von zweien erzeugt wird, 2. von der Zahl der Zeugenden im Verhältniss zur Gesammtzahl, also von der Dauer des Zeugungsstadiums im Verhältniss zur Lebensdauer. Die Anzahl der producirte Keime wird nun die hieraus sich ergebenden Zahlen um so mehr im Allgemeinen über-

treffen, je seltener die Bedingungen zur Befruchtung oder Entwicklung verwirklicht werden.

2. Die Zeugung durch Theilung (Zellzeugung).

Der einfachste Zeugungsvorgang ist, wie schon bemerkt, die Zelltheilung, welche bei vielen einzelligen Organismen zugleich die Individuenzeugung darstellt.

Das Zeugungsorgan der Zelle ist der Kern, welcher sich vor der Zelle selbst theilt. Derselbe ist ein Bläschen, welches ein Netzwerk von Fäden enthält; in der Grundsubstanz befinden sich ein oder mehrere Kernkörperchen. Die Substanz des Netzwerks und der Kernkörperchen nimmt Farbstoffe leicht an (chromatische Substanz), die Grundsubstanz nicht (achromatische Substanz). Vor der Theilung vergrössert sich der Kern, seine Membran und die Kernkörperchen verschwinden, und die chromatische Substanz geht in einen Knäuel über, der sich in kurze Stücke zerklüftet (Fig. 136 *A*, einige Kernkörperchen sind noch sichtbar). Gleichzeitig bildet sich in der achromatischen Substanz ein System feiner Fäden, welche in zwei der Oberfläche nahen Polen zusammenlaufen, die Kernspindel (*B*). Die chromatischen Theilstücke legen sich V-förmig gekrümmt an die Mitten der Spindelfäden, spalten sich der Länge nach in je zwei Fäden (*B*),

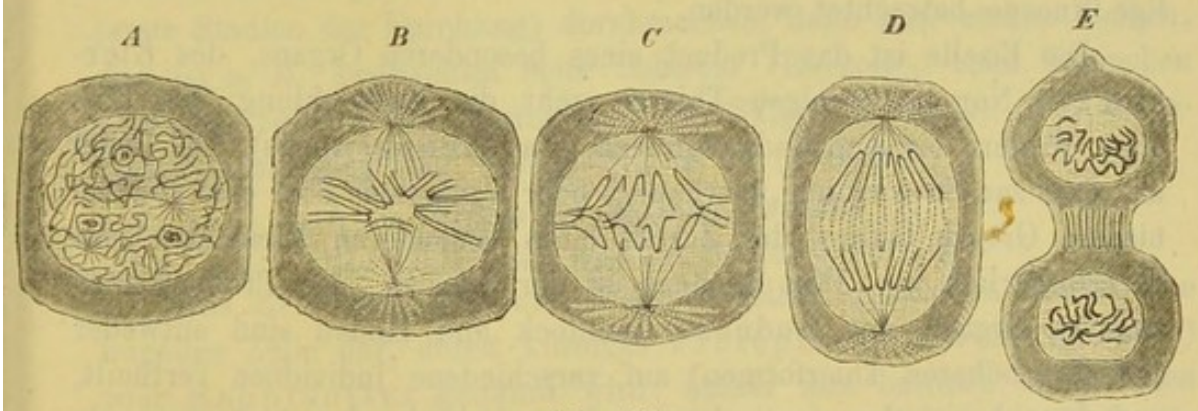


Fig. 136.

welche sich trennen (*C*) und nach den beiden Polen auseinanderweichen (*D*). Dort vereinigen sie sich wieder zu einen Knäuel (*E*) die Spindel löst sich auf und der Kern ist somit in zwei dem ursprünglichen ähnliche Kerne getheilt. Der Kerntheilung folgt eine Zerklüftung des Zellprotoplasmas, so dass jede Hälfte den einen neuen Kern enthält. Die angeführten Kernveränderungen heissen Karyokinese oder Mitose (Flemming).

Nach neueren Untersuchungen (van Beneden) scheint die Kernspindel aus dem Zellprotoplasma selber, ausserhalb des Kerns, ihre Entstehung zu nehmen,

und ihre Strahlen contractil zu sein und durch ihre Contraction, die V-förmigen Spaltstücke (Chromosomen) nach den Polen hinzuziehen.

Einzellige Organismen können sich auf dem gleichen Wege durch Theilung vermehren. Bei mehrzelligen ohne wesentlich differenzirte Organe kann der Complex in mehrere zerfallen, wodurch ebenfalls eine Art Vermehrung stattfindet. Ist der eine dieser Complexe relativ klein, so bezeichnet man ihn als Knospe des anderen; die Knospe kann am Stamme sitzen bleiben oder sich abtrennen, und im ersteren Falle mit dem Stamm und den anderen Knospen gemeinsame Hohlräume, Kanäle etc. besitzen. Durch wiederholte Knospung ohne Trennung können baumartige Verzweigungen entstehen. Bei Geschöpfen dieser Art werden auch nach künstlicher Theilung die einzelnen Stücke weiterleben können.

Auch bei der eigentlichen Zelltheilung kann der sich abspaltende Theil relativ klein sein, und wäre dann als Knospe zu bezeichnen (vgl. z. B. unten die Bildung der Richtungskörper).

3. Die geschlechtliche Zeugung.

Bei der grossen Mehrzahl der thierischen Organismen erfolgt die Zeugung durch Ablösung einer besonderen Zeugungszelle, des Eies, vom Zellcomplex des Organismus. Das Ei kann demnach als einzellige Knospe betrachtet werden.

Die Eizelle ist das Product eines besonderen Organs, des Eierstocks. Nur bei wenigen Thieren geht die Entwicklung des Eies ohne Weiters bis zum Ende vor sich (Parthenogenesis). Die Regel ist, dass zur Entwicklung überhaupt, oder wenigstens über eine gewisse niedere Grenze hinaus, der Zutritt eines besonderen Elementes zum Ei erforderlich ist. Dies Element ist der Samen, das Product eines anderen Organs, des Hodens. Eierstock und Hoden sind entweder (bei den höheren Thierformen) auf verschiedene Individuen vertheilt, und dann heisst das eierstocktragende weiblich, das hodentragende männlich, — oder sie sind beide in einem einzigen Individuum vorhanden, welches dann hermaphroditisch genannt wird (bei vielen niederen Thierformen). Der Zutritt des Samens zum Ei heisst Befruchtung, und die Zeugung durch zu befruchtende Eier geschlechtliche Zeugung. Die Zeugung durch Theilung, Knospung oder unbefruchtete Eier (Parthenogenesis) heisst im Gegensatz dazu ungeschlechtliche Zeugung.

Die Parthenogenesis ist bereits bei vielen Thierarten festgestellt; sie kommt überall nur neben geschlechtlicher Zeugung

vor und liefert stets nur Individuen eines einzigen Geschlechts (z. B. bei den Bienen und bei Polistes, einer Wespenart, männliche, bei den Psychiden weibliche). Das bekannteste Beispiel, das der Bienen, möge hier etwas nähere Betrachtung finden: Im Bienenstocke finden sich drei Arten von Individuen: Männchen (Drohnen), eugungsunfähige Weibchen (Arbeiter), und ein zeugungsfähiges Weibchen (die Königin). Die Königin wird einmal im Jahre bei dem sog. Hochzeitsfluge von einem der sie umschwärmenden Männchen befruchtet und kehrt mit gefülltem Receptaculum seminis zurück. Sie ist jetzt im Stande, beim Legen die Eier zu befruchten oder unbefruchtet zu lassen; beides geschieht und zwar je nach der Zelle, in welche das Ei gelegt wird: in die Drohnenzellen gelangen unbefruchtete, in die Arbeiterzellen befruchtete Eier. Der Zutritt oder Nichtzutritt des Samens hängt entweder vom Willen (Instinct) der Königin oder von den mechanischen Verhältnissen der Zelle, in welche sie den Hinterleib eindrängt, ab. Ob die befruchteten Eier sich zum verkümmerten Weibchen (Arbeiter), oder zum ausgebildeten Weibchen (Königin) entwickeln, ist von der Fütterung der Larve durch die Arbeiter, vielleicht auch von der Form und Grösse der Zelle abhängig.

Ein Rudiment parthenogenetischer Entwicklung liegt bei vielen Thieren darin, dass unbefruchtete Eier die Anfänge der Entwicklung (erste Stadien der Furchung) durchmachen, dann aber stehen bleiben; dies ist z. B. beobachtet beim Schwein (Bischoff), beim Kaninchen (Hensen), beim Huhn (Oellacher), bei Salpen (Kupffer). Bei Batrachiern furcht sich kein unbefruchtetes Ei (Pflüger).

4. Das Ei und seine Lösung.

a. Das Ei und der Graaf'sche Follikel.

Das Ei (Ovum, Ovulum) stellt in seiner einfachsten Gestalt eine kugelige Zelle dar, deren körniges Protoplasma Dotter (Vitellus) oder Hauptdotter genannt wird; ausser ihm besitzen die meisten Eier einen Nebendotter (Deutoplasma, van Beneden), d. h. ein neben dem Protoplasma in die Zelle eingelagertes Nährmaterial, welches das Protoplasma an Masse ungemein übertreffen kann. Der stets im Hauptdotter liegende blasenförmige Kern der Eizelle heisst Keimbläschen (Vesicula germinativa) und das Kernkörperchen Keimfleck (Macula germinativa). Das Ei ist von einer Hülle eingeschlossen, der Eihaut (Zona); dieselbe ist in der einfachsten Form eine structurlose, ziemlich dicke Membran, so dass sie im optischen Querschnitt als heller Ring erscheint (Zona pellucida der Säugethiere und des

Menschen). Bei den meisten Eiern ist sie von zahllosen Porencanälchen durchbohrt, bei einigen mit zottigen Auswüchsen besetzt, die mannigfachsten Formen endlich finden sich bei wirbellosen Thieren. Bei vielen Thieren besitzt die Hülle eine grössere, für die Befruchtung wesentliche Oeffnung, die Micropyle (Keber); namentlich bei zahlreichen Wirbellosen und bei Fischen, auch bei einer Anzahl höherer Wirbelthiere.

In den sehr grossen Eiern der Fische, Amphibien, Reptilien und Vögel nimmt der Hauptdotter einen relativ kleinen, wandständigen Theil des Eies ein, und bildet den „animalen Pol" desselben, welcher bei manchen Thieren (Frösche) durch Pigmentirung und durch geringeres specifisches Gewicht ausgezeichnet ist, so dass er beim schwimmenden Ei nach oben, und bei centrifugirten Eiern gegen die Drehaxe gewandt ist. Beim Menschen und den Säugethieren ist der Nebendotter nur durch in den Hauptdotter eingestreute Kugeln respräsentirt; das Ei ist daher sehr klein; beim Menschen hat es nur einen Durchmesser von im Mittel 0,17 mm. (Nagel). Eine Micropyle ist beim Menschen nicht nachweisbar.

Die volle Reife erlangt das Ei erst durch das Verschwinden des Keimbläschen *k b* (Purkinje, Bütschli, Hertwig; vgl. Fig. 137), Dasselbe rückt an die Oberfläche (an den animalen Pol), und entwickelt an seinem Rande eine Kernspindel *s p*, welche senkrecht zur Oberfläche stehend diese vordrängt und eine wahre Kerntheilung bewirkt; der äussere Theilkern *r k* aber liegt schliesslich ausserhalb das Eies (Polzelle, Richtungskörperchen). Dies wiederholt sich noch einmal; nach Ablösung der zweiten Polzelle kehrt das innere Kernsegment als neuer Eikern (weiblicher Pronucleus) in das Innere des Dotters zurück.

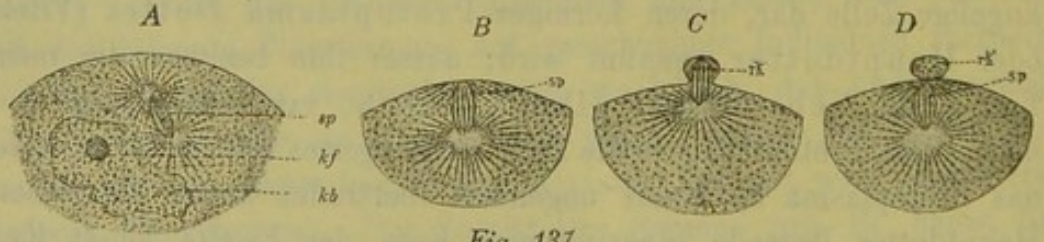


Fig. 137.

Innerhalb des Eierstocks liegen die Eier bei den Säugethieren und beim Menschen in den Graaf'schen Follikeln, kugligen Blasen, die in den kleinsten Exemplaren bei der erwachsenen Frau etwa 0,03, im reifen Zustande dagegen 10—15 mm. Durchmesser haben; sie sind in das Stroma des Ovariums eingebettet. Ihre Hülle besteht

in einer gefässhaltigen bindegewebigen, geschichteten Kapsel, welche innen von einem mehrschichtigen Epithel (Membrana granulosa s. germinativa) ausgekleidet ist. Letzteres ist an einer Stelle zu einem Zellenhaufen (Cumulus s. Discus proligerus) entwickelt, in welchen das Ovulum eingebettet ist. Der Hohlraum des Follikels ist von einer gelblichen, eiweisshaltigen Flüssigkeit erfüllt. Ueber die Entwicklung der Eier und Follikel s. das 14. Capitel.

Bei den Vögeln bildet der Hauptdotter mit dem Keimbläschen den sog. Hahnentritt oder die Keimscheibe, am höchsten Puncte des Dotters. Die Hauptmasse besteht aus gelbem und weissem Nebendotter, letzterer umgiebt die Keimscheibe, zieht sich von ihr als ein Strang bis zur Mitte des Dotters, und bildet ausserdem, mit dicken gelben alternirende dünne weisse concentrische Schichten um die Mitte, bis zur Oberfläche. Der weisse Dotter gerinnt weniger dicht und enthält kleinere Kugeln als der gelbe; erstere schliessen stark lichtbrechende Körner ein. Ob der Nebendotter ein genuiner Bestandtheil der Eizelle oder ein durch die Zona eingewandertes Product des Follikelepithels ist, ist noch immer streitig. Das Weisse und die Schalen des Vogeleis sind accessorische Umhüllungen, die auf dem Wege durch die Tuben hinzukommen (von der peristaltischen Ausstossung wird die spiralige Windung der Hagelschnüre oder Chalazen im Weissen abgeleitet). Auch das Kaninchenei erhält in der Tuba eine Eiweissumhüllung.

Der Dotter des Vogeleis ist wegen seiner Grösse am meisten geeignet, über die chemische Zusammensetzung des Eies Aufschluss zu geben, jedoch sind die Ergebnisse nicht ohne Weiteres auf die Eier der Säugethiere übertragbar. Er enthält ausser Wasser und Salzen (besonders Kalisalzen) die Bestandtheile des Protoplasma, d. h. Eiweissstoffe verschiedener Art, namentlich auch Vitellin, ferner Fette, Cholesterin, Lecithin, Nuclein, einen gelben, dem Hämatoidin nahestehenden Farbstoff, Glycogen, Zucker etc. Die krystallartigen Dotterplättchen der Fische und Amphibien enthalten Vitellin und Lecithin, angeblich auch andere P-haltige Körper (vgl. p. 41).

b. Weibliche Pubertät, Brunst und Menstruation.

Die Lösung der reifen Eier aus ihrer Bildungsstätte im Ovarium findet zu gewisen Zeiten, den Brunstzeiten, statt, welche periodisch ein- oder mehrmals jährlich eintreten; die Menge der gleichzeitig entleerten Eier schwankt von 1 (Mensch) bis zu vielen Tausenden. Nur zur Brunstzeit ist im Allgemeinen eine fruchtbare Begattung möglich.

Beim menschlichen Weibe heisst die regelmässige periodische Eilösung und der sie begleitende Erscheinungscomplex Menstruation (Periode, Regel, monatliche Reinigung). Die ersten Menstruationen stellen sich in der gemässigten Zone im 14. bis 16. Lebensjahre ein; als mittlere Zeit wird $14\,^1/_3$ Jahre angeben, für die heisse Zone dagegen 13, für die kalte $15\,^5/_6$ Jahre; üppige Lebensweise beschleunigt, karge Nahrung und harte Arbeit verzögern den Eintritt; ausserdem

hat die Race Einfluss. Gleichzeitig entwickeln sich die Brustdrüsen, die Behaarung der Schamgegend und der Achselhöhle, das Fettpolster unter der Haut nimmt zu, die Genitalien erreichen ihre vollständige Entwicklung; all dies bezeichnet man als den Eintritt der Mannbarkeit oder Pubertät. Zwischen dem 45. und 50. Lebensjahre hören meistens die Menstruation und in Folge dessen die Zeugungsfähigkeit auf (sog. Involution).

Die Lösung des Eies bei Brunst oder Menstruation wird durch die Reifung seines Follikels eingeleitet, d. h. dessen Grösse und Wandspannung nimmt durch Vermehrung des flüssigen Inhalts so bedeutend zu, dass er platzt; da der reifende Follikel jedesmal sich der Oberfläche des Ovariums nähert, und vor dem Bersten unmittelbar unter der Bindegewebshülle desselben liegt, so gelangt der ausfliessende Inhalt sammt dem in die Zellen des Cumulus proligerus gehüllten Ei unmittelbar in die Bauchhöhle. Dadurch aber, dass sich vor dem Bersten die ausgefranzte Mündung der Tuba an die Ovarialfläche so anlegt, dass sie kelchartig die Stelle des Follikels umfasst, gelangt das Ei (mit seltenen Ausnahmen, welche dann zur Bauchschwangerschaft führen können) in den Canal der Tuba, und wird durch dessen nach aussen gerichtete Flimmerbewegung in den Uterus getrieben; diese Wanderung scheint, nach Erfahrungen an Thieren, mindestens 3 Tage in Anspruch zu nehmen, der Discus proligerus geht dabei verloren. Das gelöste Ei geht im Uterus, falls es nicht befruchtet war, auf unbekannte Weise zu Grunde. Im Uterus selbst ist das Flimmern gegen die Tuben hin gerichtet (Kölliker, Wyder), hindert also schnellen Verlust des Eies und fördert den Zutritt des Samens. Nur von der Pubertät bis zur Involution findet das Flimmern statt.

Die geplatzte und entleerte Follikelwand, welche meist einen bei der Zerreissung hineingelangten Bluttropfen einschliesst, verändert sich (zum Theil schon vor der Berstung) in eigenthümlicher Weise. Die Zellen der Membrana germinativa wuchern zuerst und füllen sich mit einem gelben Fette an, während die Kapsel selbst immer weniger von dem Stroma des Ovarium zu unterscheiden ist. So entsteht der sog. gelbe Körper (Corpus luteum), welcher wiederum immer mehr in das Innere des Ovariums hineinrückt. Nachdem er eine gewisse Grösse erreicht hat (meist schon vor dem Eintritt der nächsten Menstruation, denn man findet meist nur Einen gelben Körper im Ovarium), schrumpft er zu einer bald unkenntlichen, zuweilen Pigmentkrystalle (Hämatoidin, von dem Bluttropfen herrührend) enthaltenden Narbe zusammen. Auch

an der Rissstelle der Ovarialhülle bleibt eine Narbe zurück, so dass die ursprünglich glatte Oberfläche mehr und mehr uneben wird.

Die Uterinschleimhaut ist während der Menstruation Sitz einer capillären Blutung, welcher eine Aufwulstung der Schleimhaut mit Bildung einer nachher sich abstossenden Membran (Decidua menstrualis) voraufgeht. Das entleerte Blut (im Ganzen etwa 100—200 grm.) ist mit Uterinschleim, besonders mit Epithelzellen und mit Schleimkörperchen vermengt; wahrscheinlich rührt daher seine grössere Alkalescenz und seine Unfähigkeit zu gerinnen. Mit der Menstruation ist häufig allgemeines Unwohlsein verbunden.

Die Menstruation tritt in einer meist 28tägigen Periodik auf; der Blutausfluss dauert 2—3 Tage. Die Eilösung kann der Blutung voraufgehen oder auch nachfolgen; bei während der Blutung verstorbenen Frauen findet man häufiger einen geplatzten, als einen reifen, noch nicht geplatzten Follikel. Nach anderer Angabe (Leopold) findet man zu allen Zeiten reife und dem Bersten nahe Follikel. Nach der verbreitetsten Ansicht (Bischoff) ist jedoch die Eilösung das Wesentlichste der Menstruation, die Blutung kann fehlen.

Während der Schwangerschaft und der nachfolgenden Lactation sind die Menstruationen unterbrochen. Der von der letzten Eilösung herrührende gelbe Körper wird viel langsamer und zu einer viel bedeutenderen Grösse als sonst (bis zu $^1/_3$ des Eierstocksvolums) entwickelt, so dass man vor der Erkenntniss der periodischen Eilösung diesen als Corpus luteum verum und den gewöhnlichen als Corpus luteum spurium bezeichnete.

Die Vorgänge bei der Menstruation sind noch in vieler Beziehung dunkel; namentlich ist die Ursache der periodischen Follikelreifung, ihr Zusammenhang mit der Uterinblutung, der eigenthümliche Weg der Follikel im Ovarium vor und nach der Berstung, besonders aber die Anlegung des Tubenendes noch nicht hinreichend aufgeklärt. Die Entdeckung von eigenthümlich gelagerten glatten Muskelfasern in der den Uterus, die Tuben und die Ovarien tragenden Peritonealfalte (Rouget) scheint die Erklärung für die Mehrzahl dieser Erscheinungen anzudeuten Es sollen dieselben erstens die Anlegung der Tubenmündung an das Ovarium (bei manchen Thieren findet diese nicht Statt, sondern statt dessen besitzt das Peritoneum zwischen beiden eine Flimmerstrasse, z. B. beim Frosch, Thiry), und zweitens durch Compression der Venenstämme eine Blutstauung in den Geschlechtsorganen bewirken; die Folge derselben soll eine Art Erection in den den Cor-

pora cavernosa des Penis ähnlich gebauten Gefässen sein, welche im Uterus zur Hämorrhagie, im Ovarium aber zur Vermehrung des Inhalts eines Follikels durch Transsudation und schliesslich zum Bersten desselben führt. Jedoch ist die Betheiligung rein morphologischer Processe, namentlich für die Follikelreifung, sehr wahrscheinlich; die Wucherung und Entartung der Granulosazellen, welche sich im gelben Körper vollendet, beginnt nämlich schon vor dem Bersten des Follikels. Von den zahlreichen Follikeln des Ovarium kommt übrigens nur ein sehr kleiner Theil zum Bersten. Die übrigen machen, nachdem sie gereift sind (was schon beim Kinde vorkommt), einen Rückbildungsprocess ohne Eilösung durch (Slavjansky).

Die Brunst der Thiere ist der menschlichen Menstruation völlig analog und besitzt eine ähnliche, je nach der Thierart 14—40 tägige Periodik. Jedoch erstrecken sich die Brunsten bei den wild lebenden Thieren meist nur über gewisse Jahreszeiten und sind in dieser Hinsicht sehr von Klima, Nahrungsüberfluss u. dgl. abhängig. Bei den Thieren mit präformirten Placentarstellen (vgl. Cap. XIV.) findet die Blutung nur aus diesen statt.

Die menstruale Deciduabildung und Blutung wird von Vielen als eine Vorbereitung für die Festhaltung des Eies im Uterus im Befruchtungsfalle angesehen (vgl. unten sub 6). Nach einer neueren Ansicht (Löwenthal) wird auch das menstruale Ei durch eine Decidua festgehalten; hat aber keine Befruchtung stattgefunden, so löst sich alsbald das Ei unter Congestionserscheinungen und Blutung, und diese Congestion bringt eine neue Reifung und Eilösung im Ovarium hervor. Im Befruchtungsfalle bleibt die Decidua bestehen, und der Anlass für weitere Ovulationen fällt fort.

5. Der Samen, seine Bereitung und Entleerung.

a. Samen, Hoden und männliche Pubertät.

Der menschliche Samen, in dem Zustande, in welchem er entleert wird, ist eine sehr zähe, klebrige, weissliche, alkalische Flüssigkeit von eigenthümlichem Geruche, welche an der Luft dünnflüssiger wird. Sie ist eine Mischung aus den Secreten der in die ausführenden Wege mündenden Drüsen mit dem ursprünglichen Hodensecret, welche alkalisch oder neutral und geruchlos ist und leicht eintrocknet. Das wesentliche Element des Samens sind die etwa 0,05 mm. langen Samenkörperchen (Zoospermien, Spermatozoen) mit mandelförmigem Körper oder Kopf, einem schmalen Mittelstück und einem nach dem Ende zu immer feiner werdenden Schwanze. Die Bewegungen derselben sind pendelnde oder wellenförmige Schwingungen des Schwanzes, durch welche das Samenkörperchen mit einer Geschwindigkeit von

etwa 0,05—0,15 mm. in der Secunde in grader Richtung (unter Rotation um seine Axe, Eimer) vorwärts getrieben wird, bis ein Widerstand die Richtung ändert. Die Bewegung ist am schnellsten im eben entleerten Samen, sehr langsam oder auch ganz fehlend im Samen des Hodens. Ihr Bestand nach der Entleerung hängt von sehr vielen Umständen ab; im Allgemeinen von ähnlichen wie die Flimmerbewegung (s. d.). Am längsten erhält sie sich in Flüssigkeiten, deren Concentration derjenigen des Samens gleich ist oder nahe steht, namentlich lebhaft in den Secreten der Samenausführungswege (Prostatasaft, Cowpersches Secret, etc.), auch in denjenigen der weiblichen Genitalien; in sehr verdünnten Flüssigkeiten hört sie bald auf, in Wasser, Speichel sogleich. Die Ursache der Bewegung ist gänzlich unbekannt; die Einen halten den Kopf für das active Bewegungsorgan (Grohe), die Andern den Schwanz (Schweigger-Seidel, v. la Valette St. George).

Die Samenkörperchen der Thiere haben grösstentheils ähnliche Gestalt, wie die menschlichen; jedoch ist der Kopf bei den meisten Thierclassen stabförmig, zuweilen wellig oder korkzieherartig gekrümmt. Bei manchen Wirbellosen kommen Formen ohne Wimperfaden vor, mit amöboider Bewegung oder ganz bewegungslos.

Die Bildung des Samens ist ein wesentlich morphologischer Vorgang, dessen Hauptstätte die gewundenen Hodencanälchen sind. Aus den in wesentlichen Puncten von einander abweichenden Angaben der Autoren scheint das sicher hervorzugehen, dass eine besondere Categorie der Canalzellen sich zu Samenkörperbildnern, sog. Spermatoblasten entwickelt, während die übrigen sich mehr indifferent verhalten; man hat erstere als das Analogon der Eier, letztere als dasjenige der Granulosazellen aufgefasst. Die ersteren wachsen in das Lumen der Canälchen hinein und entwickeln eine Anzahl kernhaltiger Protoplasmafortsätze, welche sich in Samenkörper verwandeln (die Kerne bilden die Köpfe), die sich packetförmig zusammenlegen. Ueber die Bildung der Flüssigkeit ist Nichts bekannt. Die Samenfäden der Hodencanälchen zeigen keine oder nur schwache Bewegungen. Die Samenbildung geschieht wie es scheint continuirlich, und wird durch häufige Entleerungen vermehrt. Ueber die secretorischen Nerven ist Nichts bekannt.

Der gebildete Samen sammelt sich in den schwammigen Räumen des Corpus Highmori, in den mit Flimmerepithel versehenen Vasa efferentia des Nebenhodenkopfes und in dem langen Vas deferens an. Die Samenblasen, welche manchen Thieren fehlen, enthalten meist

keinen Samenvorrath, und sind nicht als Reservoirs, sondern, vermöge ihrer starken Oberflächenvergrösserung durch Zotten und Falten, als Secretionsorgane aufzufassen, ebenso das Ende des Vas deferens selbst. Beim Meerschweinchen enthalten die colossalen Samenblasen ein gallertiges Secret, welches bei der Begattung hinter dem Samen her ergossen wird (Leuckart). Die Secrete dieser Organe, sowie diejenigen der Prostata und der Cowper'schen Drüsen, mischen sich dem Samen bei der Entleerung bei und scheinen die Hauptmasse des ejaculirten Samens auszumachen, besonders aber bei rascher Folge der Entleerungen, in welchem Falle der Samen wässriger und an Samenkörperchen ärmer wird.

Ueber die Chemie des Samens ist wenig Sicheres bekannt; am besten untersucht ist der Lachssamen; der untersuchte Samen höherer Thiere und des Menschen war mit den eben genannten Nebensecreten gemischt. Der Samen enthält Eiweissstoffe, Nuclein, Lecithin, Cholesterin, Fett und beim Lachse eine noch wenig bekannte N-haltige Substanz, Protamin, $C_9H_{21}N_5O_3$ (Miescher). In eingetrocknetem Samen finden sich farblose prismatische Krystalle (Böttcher), welche aus einer Base, Aethylenamin ($C_2H_3.H_2N$) oder Spermin, bestehen (Schreiner, Ladenburg): dieselbe wird jedoch von der Prostata geliefert (Fürbringer). Sehr merkwürdig ist, dass das Secret der Samenblasen des Meerschweinchens auf Blutzusatz gerinnt und reichlich Fibrinogen enthält (Hensen & Landwehr); ein solches Gerinnsel bildet wahrscheinlich nach der Begattung im Cervixcanal einen Propf, der den Abfluss des Samens verhindert. Möglicherweise hängt auch das rasche Eintrocknen des Samens mit Gerinnungsvorgängen zusammen.

Die männliche Pubertät, d. h. der Beginn der Bildung reifen Samens, tritt zu einer etwa um ein Lebensjahr späteren Zeit ein, als die Eireifungen der Frau (p. 615) und mit ähnlichen Variationen; eine bestimmte obere Altersgrenze ist nicht vorhanden. Die Pubertät kündigt sich auch hier durch Haarentwicklungen (u. A. auch diejenige des Bartes), Grösserwerden der Geschlechtstheile u. dgl. an. Dazu kommt aber hier noch die Vergrösserung des Kehlkopfes und der Stimmwechsel, ferner ein deutlicheres Erwachen des Geschlechtstriebes, und nächtliche reflectorische Samenentleerungen (vgl. p. 622). Bei Thieren steht vielfach die Entwicklung von Hörnern, Geweihen u. s. w. in innigem Zusammenhang mit der Pubertät. All diese Entwicklungen bleiben aus, wenn die Hoden exstirpirt oder in ihrer Entwicklung gehemmt sind. Bei Froschmännchen fehlt der Umklammerungsreflex (p. 409), wenn die Samenblasen entleert oder exstirpirt sind (Tarchanoff).

b. Die Erection und die Ejaculation.

Die Samenentleerung ist die Folge einer complicirten Erscheinungsreihe, welche normal von psychischen Motiven ausgeht: von Vorstel-

ungen oder Sinneseindrücken, welche mit dem Geschlechtsleben in Verbindung stehen. Die Neigung zu solchen Zuständen, oder das, was man als Lebhaftigkeit des Geschlechtstriebes bezeichnet, wird durch körperliche und geistige Anstrengung, Sorge, kärgliche Ernährung beträchtlich herabgesetzt.

Der erste der erwähnten Vorgänge ist die Erection, d. h. eine strotzende Blutanfüllung der drei Corpora cavernosa, wodurch der Penis verlängert und zu einer abgerundet prismatischen Form gesteift wird; zugleich richtet er sich in die Höhe, wegen der Kürze des Aufhängebandes, und nimmt eine leichte nach der Bauchseite concave Krümmung an. Das Wesen der Erection ist noch nicht hinreichend aufgeklärt. Die Corpora cavernosa bilden ein communicirendes Höhlensystem, welches eine Erweiterung der Venen darstellt (v. Frey). Da die Septa der schwammigen Räume glatte Muskelfasern enthalten, also das Lumen der Corpora cavernosa activ verändern können, so sind zwei Erklärungen für die Erection möglich, nämlich: 1. ein vermehrter Zufluss durch Nachlass einer im Ruhezustande vorhandenen tonischen Contraction (Kölliker); 2. eine Hemmung des Blutabflusses aus den Schwellkörpern durch Compression der abführenden Venen. Beides scheint in der That stattzufinden, wie folgende Erfahrungen zeigen: Beim Hunde giebt Reizung der Nervi erigentes (Fäden, die vom Plexus ischiadicus zum Plexus hypogastricus gehen) Erection (Eckhard); bei dieser Reizung bluten zugleich angeschnittene Arterien des Penis stärker (Lovén); die Erectionsnerven müssen also zu den gefässerweiternden Nerven gezählt werden, jedoch erstreckt sich ihre Erweiterungswirkung auch auf Bezirke, welche morphologisch dem Venensystem zugehören; in den Arterien des Penis erreicht der Blutdruck bei der Erection $^1/_6$ von dem der Carotis (Lovén). Die vasomotorischen Fasern des Penis gehen durch den N. pudendus und die N. dorsales penis; Durchschneidung derselben bewirkt für sich keine Erection, verhindert aber die Erection für die Zukunft (Hausmann & Günther). Eine Compression der abführenden Venen scheint stattzufinden, namentlich beim Maximum der Erection: a. durch den M. transversus perinaei, durch den die Vv. profundae hindurchtreten (Henle), b. durch trabeculäre, aus glatten Muskelfasern bestehende Vorsprünge in den Venen des Plex. Santorini (Langer), c. dadurch, dass die Vv. profundae durch die Corpora cavernosa selbst hindurchtreten (Langer). Die Volumzunahme des Penis ist dadurch ermöglicht, dass die Arterien eine rankenförmige Aufwickelung besitzen (Arteriae helicinae), und die Haut im

Praeputium eine Falte besitzt, welche bei der Erection verstreicht, wobei die Eichel sich entblösst.

Das nächste Centrum für die Erection liegt im Lendentheil des Rückenmarks (Goltz). Nach Durchschneidung an der Grenze zwischen Hals- und Brustmark bewirkt bei Hunden mechanische Penisreizung noch reflectorische Erection (starke Reizung sensibler Nerven verhindert diesen, wie andere Reflexe, p. 414), nicht aber nach Zerstörung des Lendenmarks. Das Gehirn steht mit diesem Centrum in Verbindung; dies ergiebt sich schon aus der Erection durch psychische Zustände; ferner tritt bei Reizung der Pedunculi cerebri, des Halsmarks etc. (Ségalas, Budge, Eckhard), so auch häufig bei Erhängten, Erection ein.

Die Entleerung des Samens erfolgt reflectorisch durch anhaltende (p. 412) mechanische Reizung des erigirten Penis, welcher besonders entwickelte Nervenendorgane besitzt. Auch andere Reize der Urogenitalgegend, z. B. starke Füllung der Blase, können Samenentleerung bewirken, jedoch normal nur im Schlafe (Pollutiones nocturnae). Das spinale Centrum für den Ejaculationsvorgang liegt ebenfalls im Lendenmark.

Die Entleerung des Samens aus den Samenbehältern in die Harnröhre geschieht wahrscheinlich durch peristaltische Contractionen der mit glatter Musculatur versehenen Samenleiter und Samenblasen, die Entleerung aus der Harnröhre aber (Ejaculatio seminis) durch rhythmische Contractionen der Mm. bulbo- und ischio-cavernosi. Der Weg zur Blase ist durch die Erection des Caput gallinaginis abgeschnitten, welche zugleich die Harnentleerung während der Erection verhindert. Dem sich entleerenden Samen mischen sich die oben genannten Secrete bei. Die Menge des entleerten Samens wird zu 0,75—6 Ccm. angegeben.

Beim Meerschweinchen bewirkt Reizung eines auf der Cava inf. in der Höhe der Nierenvenen liegenden Ganglions Ejaculation ohne Erection (Rémy).

6. Die Begattung und die Befruchtung.

Die Befruchtung erfordert eine Berührung des Samens mit dem gelösten Ei. Diese geschieht entweder bereits innerhalb der weiblichen Geschlechtsorgane, indem der Samen in dieselben eingeführt wird, oder ausserhalb derselben, indem der Samen über die bereits entleerten Eier ergossen, oder zufällig, z. B. durch das sie umspülende Wasser, ihnen zugeführt wird. Auch künstliche Befruchtung ist möglich; selbst sehr kleine Mengen Samen scheinen zur Befruchtung zu genügen, sobald sie noch Samenkörperchen enthalten, während Samen, welcher durch Filtration von den letzteren befreit worden, wirkungslos ist (Spallanzani).

Die für die Zuführung des Samens zum Ei erforderlichen Acte heissen Begattung. Bei denjenigen Thieren, deren Eier sich im mütterlichen Körper entwickeln, muss der Samen in denselben eingeführt werden (innere Begattung); ebenso bei denjenigen eierlegenden Thieren, deren Eier vor der Entleerung sich mit accidentellen Hüllen umgeben (p. 615), so dass sie nach der Entleerung nicht mehr befruchtungsfähig sind. Dagegen kann bei den nackte Eier entleerenden Thieren die Befruchtung nach der Entleerung geschehen, und die Begattung besteht hier entweder in einem Umklammern des Weibchens durch das Männchen bis zur Entleerung der Eier, wobei der Samen über letztere ergossen wird, wie bei den Fröschen (vgl. p. 409, 620), oder in blossem Verfolgen der Weibchen durch die Männchen bis zur Entleerung der Eier, wie bei den Fischen. Auf die mannigfachen Modificationen dieser Vorgänge bei den niederen Thieren kann hier nicht eingegangen werden.

Bei den höheren Wirbelthierclassen und beim Menschen findet innere Begattung statt. Der in die Scheide eingeführte erigirte Penis wird beim Menschen durch die Reibung an den unebenen Scheidenwänden und durch den fest umschliessenden Constrictor cunni in der schon erwähnten Weise bis zur reflectorischen Ejaculation gereizt, unter allgemeinen Aufregungserscheinungen beider Theile. Auch in den weiblichen Geschlechtsorganen treten durch die sensiblen Reize beim Coitus gewisse Reflexbewegungen ein, welche wahrscheinlich hauptsächlich die Aufnahme des Samens in die inneren Genitalien befördern. Als solche werden angegeben: eine senkrechtere Aufstellung des Uterus (vielleicht durch Erection desselben, Rouget) und vermuthungsweise peristaltische Bewegungen des Uterus und der Tuben, nach dem Ovarium gerichtet, welche bei Thieren wenigstens beobachtet sind. Diese würden erklären, wie ein Theil des Samens trotz der in den Tuben entgegengesetzt gerichteten Flimmerbewegung zum Ovarium geleitet wird, ein Vorgang für welchen die regellose Bewegung der Zoospermien nicht verwerthet werden kann. Nach der Ejaculation hört die Erection und die psychische und physische Aufregung sehr schnell auf, beim Mann früher als beim Weibe; bei beiden Geschlechtern folgt eine andauernde Ermattung nach. Beim Weibe wird durch die erste Begattung der Hymen, meist unter geringer Blutung, zerrissen.

Der Ort der Berührung zwischen Ovulum und Samen wird natürlich vom Zufall abhängen. Soll aber Befruchtung eintreten, so muss die Berührung jedenfalls vor der Anlegung der tubalen Umhüllungen,

also bei Vögeln, Kaninchen etc., nach Vielen auch beim Menschen, im Anfangstheil der Tuben erfolgen. Dass der Samen soweit vordringt, ist sicher; man findet häufig bei Säugethieren nach der Begattung die Oberfläche der Ovarien mit Samenfäden bedeckt (Bischoff); hierdurch sind auch die zuweilen vorkommenden Ovarial- und Abdominalschwangerschaften zu erklären. Eng hängt hiermit die Frage zusammen, ob mit der Begattung eine Eilösung ähnlich der menstrualen verbunden ist, oder ob bei fruchtbaren Begattungen nur die durch die Menstruation vorher oder später gelösten Ovula befruchtet werden. Für das letztere spricht die Analogie mit den Säugethieren, die nur zur Brunstzeit befruchtet werden können. Da nun das menschliche Weib zu jeder Zeit befruchtet werden kann, so muss man, wenn die Begattung nicht direct eine Eilösung bewirken kann (was neuerdings wieder behauptet wird, Slavjansky, Leopold), annehmen, dass entweder das noch vorhandene und befruchtungsfähige Ovulum der letzten Menstruation befruchtet wird, oder dass der Samen sich bis zur nächsten Eilösung befruchtungsfähig in den weiblichen Genitalien, vielleicht auf dem Ovarium, erhält. Vielleicht kommt Beides vor.

Bei sehr vielen Thieren ist festgestellt, dass befruchtete Eier Samenkörperchen enthalten, und das Eindringen derselben ist in vielen Fällen direct beobachtet. Man nimmt jetzt allgemein an, dass die Befruchtung sich durch das Eindringen eines Samenkörperchens in den Dotter vollzieht. Bei den Eiern mit Micropyle ist diese die Eintrittspforte; bei den Säugethiereiern scheinen die Samenkörperchen sich vermöge ihrer Eigenbewegung durch die weiche Zona, oder durch Porencanäle derselben einzubohren. Normal dringt nur Ein Samenkörper ein.

Das Eindringen durch die Micropyle wird bei manchen Eiern durch einen aus letzterer herausragenden contractilen „Imprägnationspfropf“ gefördert (van Beneden). Bei anderen Eiern (Asterias, Fol) kommt da wo der Kopf des Samenkörperchens anstösst, die oberflächliche Protoplasmaschicht demselben in Gestalt

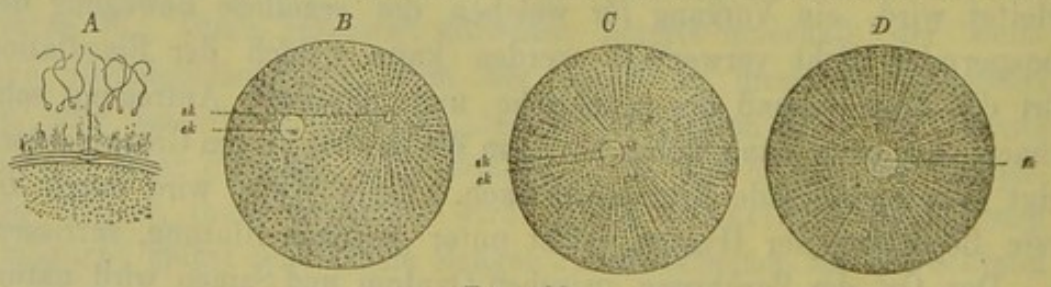


Fig. 138.

eines Hügels („Empfängnisshügel“) entgegen (Fig. 138, *A*). Nach der Einbohrung löst sich von diesem Hügel ausgehend eine Membran vom Dotter ab, die Dotter-

haut. Dieselbe verhindert das Eindringen weiterer Zoospermien, welches nur bei abnormer Beschaffenheit des Eies eintritt („Polyspermie").

Nach Beobachtungen an Wirbellosen (Fol, O. Hertwig u. A.) bildet das befruchtende Samenkörperchen aus seinem Kopfe einen Zellkern (Spermakern, männlicher Pronucleus, *sk* Fig. 138 *B*, *C*), welcher sich mit dem Eikern *ek* (p. 614) vereinigt, nachdem um beide sich radiäre Dotterstreifungen entwickelt haben; durch diese Conjugation bilden sich der Furchungskern *fk* (Fig. 138 *D*), der Ausgangspunct der folgenden Zelltheilung oder Furchung (Cap. XIV.). Jedoch kommt wie schon erwähnt auch ohne Befruchtung Furchung, oder wenigstens Anfangsstadien derselben, vor (p. 613).

Tiefer in das grosse Räthsel der Befruchtung einzudringen, und namentlich die Vererbung der individuellsten elterlichen Eigenschaften zu erklären, muss einer vielleicht sehr fernen Zukunft überlassen bleiben.

7. Die äusseren Schicksale des befruchteten Eies und die Geburt.

Während die unbefruchteten Menstruationseier im Uterus zu Grunde gehen, wird im Falle der Befruchtung das Ei im Uterus festgehalten und bleibt in demselben bis zum Schlusse der Entwicklung. Der Zustand des Weibes während dieser Zeit heisst Schwangerschaft (Graviditas, Gestatio), und die am Schlusse eintretende Entleerung des Eies Geburt (Partus).

Die Festhaltung des Eies geschieht höchstwahrscheinlich so (Sharpey), dass es in eine Grube der sich stark verdickenden Uterinschleimhaut (Decidua vera) sich einsenkt, und nun die Wände der Grube mit dem Ei wachsen und über demselben zusammenwachsen, so dass dieses von einer Fortsetzung der Uterinschleimhaut (Decidua reflexa) vollständig eingeschlossen ist. An der ursprünglichen Insertionsstelle bildet sich durch später zu erörternde Vorgänge die Placenta (Cap. XIV.), ein gefässreiches Organ, welches aus zwei sich innig verbindenden und beim Menschen nicht ohne Zerreissungen trennbaren Theilen, einem fötalen und einem uterinen besteht. Der Uterus selbst vergrössert sich in all seinen Theilen, namentlich aber in der Musculatur, mit dem wachsenden Ei, und nimmt eine diesem entsprechende abgerundete Gestalt an. Am Schlusse der Schwangerschaft hat er von 30—40 grm. auf circa 1000 grm. zugenommen.

Figur 139 (nach Kölliker) stellt schematisch einen Längsschnitt durch den Uterus am Ende der Schwangerschaft dar. *dv* ist die Decidua vera, *dr* die Decidua reflexa; der der Deutlichkeit halber zwischen beiden gelassene Raum *uh* existirt in Wirklichkeit nicht. *m* Muscularis des Uterus, *t* Mündung einer Tube, *plu* Placenta uterina, *plu'* Fortsätze derselben zwischen die Zotten *ch* des Chorion

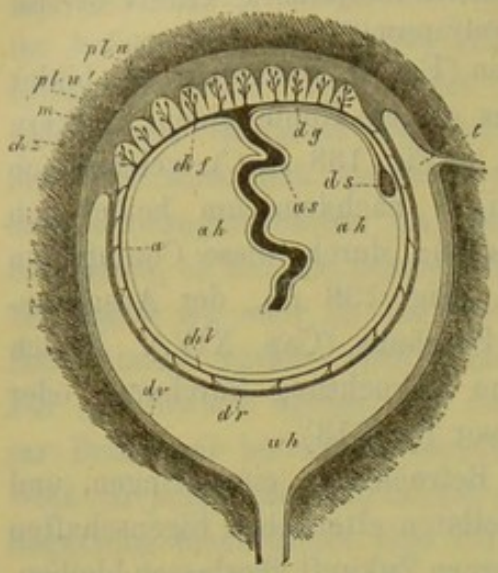


Fig. 139.

frondosum *chf* (Placenta foetalis); *chl* Chorion laeve, *a* Amnion, *as* Amnionscheide des Nabelstrangs; der Foetus ist weggelassen; *dg* der Dottergang, *ds* der Dottersack.

Die Ernährung des Embryo, welche vor Allem in einem Aufbau seiner Organe besteht, also massenhafter Stoffzufuhr bedarf, erfolgt mittels der Placenta auf Kosten der Mutter. Der Uebergang von Sauerstoff und zahlreichen gelösten Stoffen in den Foetalkörper ist experimentell nachgewiesen. In viel kleinerem Massstabe bedarf der Foetus einer Abfuhr von Producten, da der Stoffverbrauch bei dem Mangel an Muskelarbeit und bei der Wärme der Umgebung anscheinend gering ist; die Abfuhr ist bisher nicht direct erwiesen. Harnkörper finden sich im Amnioswasser.

Beim Vogelei bezieht der Embryo seine Stoffe mit Ausnahme des Sauerstoffs aus Nahrungsdotter und Albumen. Hier lässt sich der chemische Aufbau des Körpers leicht verfolgen (L. Liebermann). Von Resultaten soll hier nur erwähnt werden, dass leimgebende Substanzen beim Hühnchen erst nach dem 10. Tage auftreten.

Die Schwangerschaft dauert 10 Menstruationsperioden, d. h. die Geburt erfolgt in der Regel am 280. Tage nach dem Eintritt der letzten Menstruation. Es sind anscheinend dieselben, auch während des Ausfalls der Menstruation sich in gleicher Periodik mehr latent wiederholenden Genitalveränderungen, welche in Verbindung mit den durch die Spannung u. dgl. gegebenen permanenten Reizen den Reflex der Entleerung herbeiführen; zumal auch Aborten am häufigsten in den Zeiten der latenten Menstruationen sich einstellen.

Vom Mechanismus der Geburt können hier nur die Grundzüge kurz angeführt werden (das Nähere s. in den geburtshilflichen Lehrbüchern). Die Austreibung erfolgt durch periodische schmerzhafte Contractionen der Uterusmusculatur, die Wehen, welche immer häufiger und stärker werden, und auf der Höhe durch die Bauchpresse unterstützt werden. Sie bewirken zunächst eine Erweiterung und völliges Verstreichen des Muttermundes, durch welchen die aus Decidua reflexa, Chorion und Amnion bestehende Eiwand (s. Fig. 139) hervorgetrieben wird, welche demnächst zerreisst und einen Theil des Liquor amnii

(Fruchtwasser) abfliessen lässt. Der jetzt ungleichmässiger auf die Innenwand des Uterus drückende Embryo verstärkt die Wehen, und wird durch dieselben allmählich, meist mit dem Kopfe voran, durch das Becken und die sich erweiternde Vagina und Vulva herausgetrieben, wobei der Kopf durch die Verschiebbarkeit der Schädelknochen, das Becken durch geringe Nachgiebigkeit seiner Symphysen etwas sich adaptirt.

Ueber die Innervation des Uterus ist Folgendes ermittelt: Reizung des Rückenmarks bis hinauf zum Kleinhirn bewirkt Contractionen; die vom Rückenmark zum Uterus tretenden Fasern entspringen hauptsächlich aus der Gegend des letzten Brust- und des 3. und 4. Lendenwirbels. Erstere treten in sympathische Bahnen über, durchziehen das Gangl. mesenter. inf., und verlaufen in einem der Aorta aufliegenden Strange, letztere dagegen direct durch die Sacralnerven, zum Uterus (Frankenhäuser, Kehrer u. A.). Nach v. Basch & Hofmann sollen die ersteren nur die Ringfasern, die letzteren nur die Längsfasern zur Contraction bringen; nach Fellner sind die Nerven identisch mit denjenigen des Mastdarms und in ihrer Wirkung ebenso vertheilt (vgl. p. 200). Ausser der spinalen Innervation scheint der Uterus noch nähere, vielleicht theilweise in seinem Parenchym liegende Centra zu haben. Dieselben werden durch dyspnoisches Blut erregt (Oser & Schlesinger), so dass Erstickung, Compression der Aorta (Spiegelberg), Verblutung u. s. w. Uteruscontractionen bewirken. Nach neuerer Angabe (Dembo) soll dies Centrum nicht im Uterus selbst, sondern in der vorderen Wand der Scheide liegen. Auch das im Gehirn liegende Centrum für die Uterusbewegungen wird durch dyspnoisches Blut erregt (Oser & Schlesinger). — Für die Geburt genügt das im Lendenmark gelegene Centrum; denn der Eintritt derselben ist bei Hündinnen mit isolirtem Lendenmark beobachtet (Goltz u. A.).

Der Druck im Uterus setzt sich zusammen aus dem allgemeinen Abdominaldruck, welcher besonders mit den Athmungsphasen variirt, und aus der eigenen Spannung der Uteruswand; durch eingeführte, mit Manometern verbundene Wasserbeutel lässt sich der Druck annähernd bestimmen und graphisch registriren (Schatz, Polaillon). Er beträgt etwa 100 mm. Hg, wovon zwei Drittel auf eigene Spannung kommen; die Abdominaleinflüsse sind im Uterus kleiner als in der Scheide, solange der Muttermund geschlossen ist. Die Drucksteigerung durch die Wehen kann 60 mm. Hg betragen; die Dauer einer Wehe ist im Mittel 106 Secunden; der Schmerz tritt später ein und endet früher als die Contraction und fehlt bei schwachen Contractionen ganz; er scheint erst bei Drucksteigerungen um mehr als 10 mm. zu beginnen. Die Kraft der Wehe wird zu 88. der Gesammtdruck auf das Ei auf der Höhe der Wehe zu 154 Kilo, die Arbeit einer Wehe zu 9

Kgrm.-Meter berechnet (Polaillon). Beim nicht trächtigen Kaninchen sind spontane rhythmische Contractionen des Uterus (Frommel) und der Vagina (Jastreboff) beobachtet, ebenso am ausgeschnittenen Schafuterus bei künstlicher Circulation (Nawrocki & Skabitschewski), welche aber möglicherweise durch die Untersuchungsmethode bedingt sind.

Der völlig geborene Embryo hängt noch mit der Placenta durch den langen Nabelstrang (Cap. XIV.) zusammen, welcher bisher Athmung und Ernährung vermittelte. Durch die Contractionen des Uterus löst sich aber die Placenta in toto, also auch der uterine Theil, vom Uterus ab, ein Vorgang, welcher natürlich mit Blutung verbunden ist. Sobald nun die Placenta sich abzulösen beginnt, hört die foetale Respiration durch das mütterliche Blut auf, und es tritt in Folge dessen eine Veränderung der foetalen Blutgase ein, welche, vielleicht in Verbindung mit dem Luftreiz, die erste Inspiration durch die Lungen veranlasst (vgl. p. 133). Die noch im Uterus befindliche Placenta ist jetzt für das Kind unwesentlich, und der Nabelstrang, dessen Arterien zu pulsiren aufhören, kann, nach vorheriger Unterbindung auf foetaler Seite, durchschnitten werden. (Bei Thieren erfolgt diese Trennung durch Abreissen oder Durchbeissen.) Das Kind ist mit dem angehäuften Hauttalg (Vernix caseosa) überzogen. Nachdem die Austreibung der Placenta mit den Eihäuten, die sog. Nachgeburt, erfolgt und durch fortschreitende Contractionen des Uterus (Nachwehen) die Blutung gestillt ist, beginnt eine Regeneration der Uterusschleimhaut und Verkleinerung der Muskelschicht mit Neubildung von Faserzellen; erstere ist mit einem schleimigen, anfangs bluthaltigen Ausflusse (Lochien) verbunden; der Ausfluss dauert 2 Wochen, die volle Regeneration 2 Monate. — Mit der Geburt beginnen die mütterlichen Milchdrüsen zu secerniren, und erst beim Nachlass dieser Secretion, etwa nach 10 Monaten, tritt die seit der Befruchtung unterbrochene Menstruation wieder ein.

Vierzehntes Capitel.

Die Entwicklung des Embryo und des Geborenen.

Geschichtliches. Obgleich das Alterthum, namentlich Aristoteles, schon mannigfache Kenntnisse über einzelne entwicklungsgeschichtliche Stadien besass, wurden erst im 17. Jahrhundert von Fabricius ab Aquapendente, Harvey, Spigelius u. A. umfassendere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugethiere, namentlich aber des bebrüteten Hühnereies, gemacht, welche letztere Malpighi 1687 vorzüglich beschrieb; die Entwicklung des Säugethieres

musste, da das Ovulum noch unbekannt war (vgl. p. 607), namentlich in ihren Anfängen unverständlich bleiben. Die erste Erwähnung eines Furchungsstadiums findet sich bei Swammerdam für das Froschei. Die Begründung der heutigen Entwicklungslehre ist das Verdienst von Casp. Friedr. Wolff († 1794), welcher 1759—1769 durch die Erkenntniss der Darmrohrbildung durch Abschnürung, die Entdeckung des nach ihm benannten Organs und vieler anderen wichtigen Entwicklungsvorgänge eine totale Umwälzung dieses Gebietes hervorbrachte, und zugleich die Lehre von den Keimblättern, ja sogar die Zellenlehre annähernd aussprach. Er entschied auch den namentlich im 18. Jahrhundert geführten Streit zwischen der Theorie der Evolution und der Epigenese: die erstere behauptete, dass der Embryo im Ei schon enthalten sei und durch die Entwicklung nur frei werde, womit folgerichtig die Annahme einer unendlichen Einschachtelung der Generationen verbunden wurde, die andere liess den Embryo im Ei aus einer einfachen Anlage erst entstehen. Wolff's Arbeiten bewiesen das letztere. Auf seine Arbeiten, welche erst 1812 ins Deutsche übertragen wurden, stützten sich alle folgenden Untersucher. Unter ihnen sind vor Allem zwei Schüler Döllinger's zu nennen: Pander, der Begründer der Lehre von den Keimblättern (1817), und K. E. v. Baer (schon p. 607 als Entdecker des Ovulum genannt), der Ausbilder derselben und zugleich Schöpfer der vergleichenden Entwicklungslehre (1819—1834). Schwann's Zellenlehre (1838) vertiefte die Studien über die Entwicklung, namentlich über die Furchung, beträchtlich, besonders nachdem die Zellnatur des Ovulum durch die Entdeckung des Keimbläschens und Keimflecks (p. 607) festgestellt war; v. Siebold, Bischoff, Reichert, Kölliker und Remak, deren Arbeiten auch in allen speciellen Puncten für die Entwicklungsgeschichte von grösster Bedeutung waren, zeigten, dass die Furchung eine wahre Zelltheilung ist, und dass die von Schwann angenommene freie Zellbildung nicht existirt. Eine besondere Richtung erhielt in neuester Zeit die Entwicklungsgeschichte unter dem Einfluss der Theorie von Ch. Darwin (1859), durch den von Häckel 1875 aufgestellten Satz von der Uebereinstimmung der individuellen und der Stammesentwicklung, welcher namentlich auf die vergleichende Entwicklungsgeschichte und auf die Theorie der Keimblätter bedeutend eingewirkt hat.

1. Allgemeines.

Die Entwicklung der Eier geschieht in den meisten Fällen ausserhalb des mütterlichen Organismus, in den verschiedensten dazu geeigneten Localitäten. In den meisten Fällen ist eine bestimmte Temperatur für die Entwicklung erforderlich, welche theils durch die zum Legen gewählte Localität gegeben ist, theils durch Benutzung der Sonnenwärme erreicht wird, theils endlich durch die elterlichen Organismen mit ihrer Körpertemperatur unterhalten wird, indem sie mit ihrem Körper die Eier bedecken (Brütung); sie kann auch künstlich ersetzt werden (künstliche Brütung). Die zweite Bedingung der Entwicklung ist der Zutritt von Sauerstoff. Der Verkehr mit der Atmosphäre oder dem gashaltigen Wasser geschieht durch die porösen Eihüllen hindurch, unter welchen bei grösseren Eiern ein respirirendes

gefässreiches Organ sich entwickelt. Bei den im Uterus der Mutter sich entwickelnden Eiern der Säugethiere tritt dies Organ behufs Athmung und Ernährung mit dem mütterlichen Blute im Diffusionsverkehr (s. unten sub 4. e).

Die Ausbildung des Eies zum vollkommenen, dem erzeugenden ähnlichen Organismus geschieht nicht immer in ununterbrochener Entwicklung. In gewissen Thierclassen bleibt die Entwicklung auf bestimmten Stufen längere Zeit stehen; auf diesen Entwicklungsstufen zeigt der Organismus häufig ganz ähnliche Functionen wie der entwickelte: willkürliche Bewegung, Nahrungsaufnahme und Verdauung etc.; man nennt diesen Zustand den Larvenzustand, das bekannteste Beispiel bietet die Metamorphose der Insecten. Selbst Zeugung, freilich meist nur ungeschlechtliche, kommt in solchen Larvenzuständen vor; in diesem Falle nennt man den Vorgang Generationswechsel. Da die Larven meist eine von dem fertigen Organismus völlig verschiedene Form haben und ihr Leben sich von dem eines ausgebildeten Thieres nicht unterscheidet, so sind zahlreiche Larven als besondere Thierarten beschrieben worden, ehe man ihre Entstehung und weitere Entwicklung kannte. Namentlich in den Fällen des Generationswechsels sind die Larven (hier auch Ammen genannt), da die Functionen eines fertigen Thieres selbst mit Einschluss der Vermehrung bei ihnen vorkommen, und ihre Form meist ausserordentlich von der Endform abweicht, lange Zeit für besondere Thierformen, ja für Thiere ganz verschiedener Klassen oder Ordnungen gehalten worden.

Der allgemeine Gang der Entwicklung ist stets der, dass die Eizelle durch Vermehrung eine immer grössere Anzahl von Zellen bildet, welche sich in Gruppen sondern, aus denen die einzelnen Organsysteme und Organe hervorgehen.

Im Folgenden können nur die Grundzüge der Entwicklungslehre dargestellt werden; es wird auf die Werke von Kölliker und Hertwig verwiesen, welchen die Abbildungen grossentheils entnommen sind.

2. Die Furchung.

Der erste Entwicklungsact ist die fortschreitende Theilung der Eizelle, welche als Furchung bezeichnet wird. Bei den Säugethieren und Amphibien findet totale Furchung statt, bei den Eiern der Vögel, Reptilien und Fische dagegen nur partielle, d. h. es furcht sich nur der das Keimbläschen enthaltende Hauptdotter (p. 613) oder Bildungsdotter. Der Nebendotter betheiligt sich nicht morphologisch, sondern nur durch Abgabe seiner chemischen Bestandtheile an den Embryo, am Aufbau des letzteren; man nennt ihn deshalb auch den Nahrungsdotter.

Bei Säugethieren beginnt die Furchung schon wenige Stunden nach dem Contact des Samens mit dem Ei, resp. dem Eindringen des Samenfadens in den Dotter, so dass das Ei erst auf einer späteren Entwicklungsstufe in den Uterus gelangt. Sie besteht in einer fortschreitenden Zelltheilung, bei welcher jede kugelige Zelle in zwei Halbkugeln zerfällt. Die Zelltheilung erfolgt nach dem p. 611 angegebenen Modus. Der erste Zellkern ist der in Folge der Befruchtung durch die Conjugation des Ei- und Spermakerns gebildete Furchungskern (p. 625). Die Furchung schreitet schnell vorwärts, und liefert im Falle der totalen Furchung zuletzt eine grosse Menge kleiner, kugeliger, stark lichtbrechender Zellen, welche zusammen ein maulbeerförmiges Aussehen haben. Bei den Amphibien ist die Furchung zwar total, schreitet aber am animalen Pol (p. 614) in engeren Linien vor, so dass hier kleinere Zellen entstehen.

Die Lage der ersten Furchungslinie ist bei den meisten Eiern morphologisch präjudicirt, theils durch nicht centrale Lage des Furchungskerns, theils durch die Austrittsstelle der Richtungskörper (p. 614), theils durch die Lage des Hauptdotters. Beim Froschei ist z. B. der nach oben gerichtete dunkle animale Pol (p. 614) massgebend. Die beiden ersten Furchungslinien stellen hier zwei zu einander senkrechte, durch den animalen und den gegenüberliegenden vegetativen Pol gehende Meridiane, die dritte den Aequator dar. Ob und inwieweit abnorme Lagen des Eies einen modificirenden Einfluss auf die Orientirung der ersten Furchungslinien ausüben, ist noch streitig (Pflüger, Born u. A.). Die erste Furchungslinie bestimmt zugleich die Lage der späteren Embryonalaxe (Pflüger, Roux), und zwar fällt das Kopfende in die grössere der beiden ersten Furchungshalbkugeln (Roux).

Die Dauer des Furchungsstadiums der Säugethiere ist nur für einige ungefähr angebbar: Meerschweinchen $3^1/_2$, Kaninchen 4, Katze 7, Hund 11, Mensch, Wiederkäuer und Dickhäuter 10—12, Fuchs 14, Reh über 60 Tage (Reichert).

3. Die Anlage der Keimblätter und des Embryo.

Die Verwendung der durch die Furchung entstandenen Zellen zum Aufbau des Embryo beginnt mit einer Anlagerung des grössten Theils derselben an die Zona zur Bildung einer geschlossenen Membran, der Keimblase. Die durch jene Anlagerung sowie durch die Vergrösserung des Eies gebildete Höhle ist mit Flüssigkeit gefüllt oder enthält bei den Eiern mit Nahrungsdotter den letzteren.

Die Keimblase besteht ursprünglich nur aus einer einzigen Zellschicht: dem äusseren Keimblatt oder Ectoderm; etwas später findet

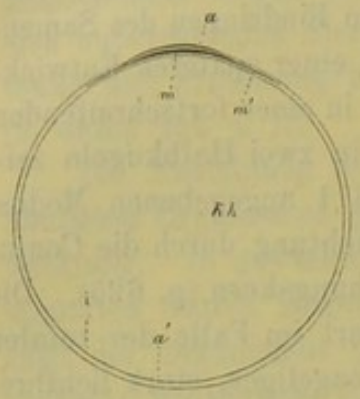


Fig. 140.

Die Zona ist weggelassen, *aa'* Ectoderm; *mm'* Mesoderm; *i* Entoderm; *kh* Hohlraum der Keimblase.

sich unter derselben eine zweite Schicht, zuerst nur im Bereich des Fruchthofes, d. h. der der späteren Embryonalanlage entsprechenden Fläche, dann an der ganzen Fläche der Keimblase: das innere Keimblatt oder Entoderm. Zwischen beiden Keimblättern entsteht, und zwar von der Medianlinie des Fruchthofes aus, ein drittes, mittleres Keimblatt oder Mesoderm, welches immer weiter zwischen Ecto- und Entoderm herumwächst (dies Stadium stellt Fig. 140 dar), so dass endlich ein grosser Theil der Keimblase dreiblättrig ist. Das äussere Keimblatt ist die Anlage des Nervensystems und der Sinnesorgane mit Einschluss der äusseren Hautbedeckung, das innere die Anlage des Darmepithels und seiner Fortsetzungen, der Darmdrüsenzellen, das mittlere endlich, mit Zuhülfenahme einer besonderen Zelleinwanderung, des Mesenchymkeims (s. unten), die Anlage aller übrigen Organe, besonders des Bindegewebes und der Knochen, der Muskeln, des Gefässsystems und der Geschlechtsorgane, und demgemäss sind die Keimblätter als sensorielles Blatt, Darmdrüsenblatt, und motorisch-germinatives Blatt bezeichnet worden (Remak). Indess ist, da über manche Puncte der eben angegebenen Abstammung noch Streit besteht, die unverfängliche Bezeichnung Ecto-, Ento- und Mesoderm (Kölliker) vorzuziehen.

Aus den neueren Untersuchungen über die Anlage der Keimblätter mag Folgendes erwähnt werden: Die neuere Entwicklung der Lehre von der natürlichen Züchtung (p. 609) hat zur Aufstellung des Gesetzes geführt (biogenetisches Grundgesetz, Haeckel), dass die embryonale Entwicklung des Thieres (Ontogenie) denselben Gang wiederholt, den die selective Entwicklung der Thierform (Phylogenie) genommen hat. Nach dieser Anschauung ist eins der ersten Embryonalstadien die sog. Gastrula, d. h. eine in sich selbst eingestülpte Blase, die also aus zwei am Rande verschmolzenen Keimblättern, einem äusseren und dem ihm anliegenden eingestülpten inneren besteht. Der umschlossene Hohlraum ist die primitive Darmhöhle (Urdarm), der vom Umbiegungsrande gebildete Eingang die primitive Mundöffnung (der Urmund), also eine Form, welche viele niedere Thiere bleibend haben. Dies Gastrula-Stadium ist besonders deutlich beim Amphioxus und

bei Amphibien zu erkennen; Fig. 141 stellt die ursprüngliche Keim-

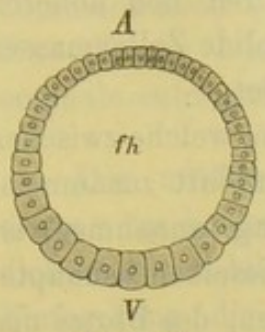


Fig. 141.
Keimblase von Amphioxus.

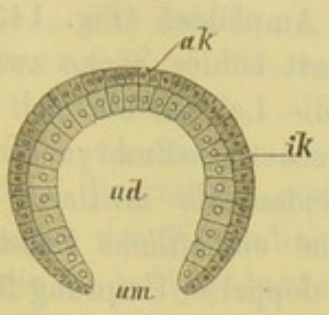


Fig. 142.
Gastrula von Amphioxus.

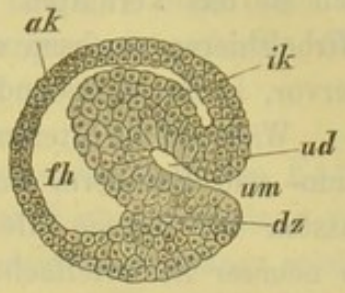


Fig. 143.
Gastrula von Triton.

A, *V* animaler, vegetativer Pol. *fh* Furchungshöhle, im Gastrulastadium obliterirt. *ak* äusseres, *ik* inneres Keimblatt. *dz* Dotterzellen. *ud* Urdarm. *um* Urmund.

blase, Fig. 142 die Gastrula von Amphioxus, Fig. 143 die Gastrula der Amphibien (Triton) dar. Bei den höheren Wirbelthieren ist das Gastrula-Stadium schwerer zu erkennen, und streitig, namentlich weil hier der Urmund auf der animalen Seite liegt und sehr frühzeitig obliterirt. Er wird hier nach der jetzt verbreitetsten Ansicht durch die Primitivrinne (s. unten) dargestellt, welche namentlich an ihrem hinteren Ende eine Zeit lang eine Communication mit dem Darmlumen erkennen lässt. Bei den Säugethieren bildet ferner das am Urmund eingestülpte Entoderm nicht von Anfang an einen geschlossenen Blindsack, sondern hat einen freien Rand, mit welchem es an der Innenfläche des Ectoderms bis zur völligen Auskleidung desselben hinwächst. — Am unklarsten ist die Entstehung des Mesoderms. Bei Amphioxus bildet das Entoderm eine mediane und zwei zwischen Ento- und Ectoderm hineinwachsende laterale Ausstülpungen (vgl. Fig. 144). Die mediane

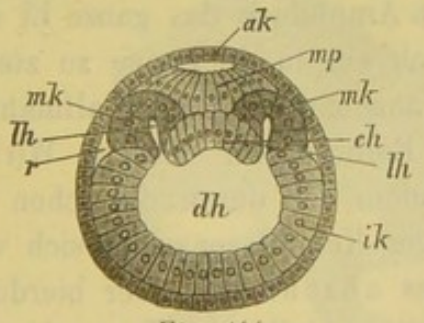


Fig. 144.
Querschnitt durch einen Amphioxus-Embryo.

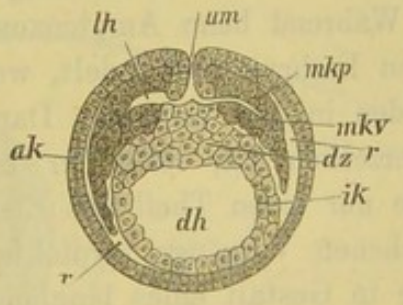


Fig. 145.
Querschnitt durch einen Tritonen-Embryo.

ak, *ik* äusseres, inneres Keimblatt. *mk* mittleres Keimblatt. *mkp* parietales, *mkv* viscerales Blatt desselben. *lh* Anlage der Leibeshöhle (bei höheren Thieren anfangs ohne Lumen). *ch* Chorda-Anlage. *dh* Darmhöhle. *dz* Dotterzellen. *mp* Medullarplatte. *um* Urmund. *r* Räume, in welche der Mesenchymkeim hineinwächst, die Leibes- und Darmwand bildend.

Ausstülpung bildet die Chorda dorsalis. Die lateralen Ausstülpungen, das Mesoderm, stellen die epitheliale Auskleidung der Leibeshöhle (also

auch die späteren Geschlechtszellen, vgl. unten sub 5 d) dar. Aehnlich ist das Verhalten bei Amphibien (Fig. 145). Bei den höheren Wirbelthieren wachsen anstatt hohler Säcke zwei solide Zellenmassen hervor, in denen secundär die Leibeshöhle sich bildet.

Während die älteren Forscher alle Embryonalzellen, welche zwischen Ecto- und Entoderm sich finden, als mittleres Keimblatt zusammenfassten und für sie alle eine einheitliche Entstehung annahmen, ist in neuerer Zeit vielfach ein doppelter Ursprung für dieselben behauptet worden. Die Quelle der sämmtlichen Bindesubstanzen, des Blutes und der Gefässendothelien sollte ein ausserhalb der Embryonalanlage gelegener Parablast (Nebenkeim) sein; die archiblastische Anlage des Mesoderms sollte im Embryonalkörper durch Abspaltung von den primären Keimblättern entstehen (His u. A.). Nach einer anderen Annahme ist von den echten Keimblättern, welche aus einer Faltung der Keimblasenwand hervorgehen und epitheliale Lamellen darstellen, ein Mesenchym oder Zwischenblatt zu unterscheiden, welches dadurch entsteht, dass an bestimmten Stellen Zellen aus dem epithelialen Verbande der Keimblätter ausscheiden und als Wanderzellen in die Spalträume zwischen den Keimblättern eindringen und sich daselbst ausbreiten. Das Mesenchym bildet den Keim für die Stützsubstanz und das Blut (Hertwig u. A.). Näheres hierüber s. unter 4.

Die ventrale Fläche der Keimanlage verhält sich beim Hühnchen negativ electrisch gegen die dorsale, wahrscheinlich wegen der secretorischen Eigenschaften des Entoderms (Hermann mit v. Gendre und Bloch; vgl. p. 142).

4. Die Anlage und der wichtigsten Organe bei höheren Wirbelthieren.

a. Die allgemeine Körperform.

Während beim Amphioxus und den Amphibien das ganze Ei sich in den Embryo verwandelt, wozu es sich nur in die Länge zu ziehen und den in der ventralen Darmwand angehäuften Dotter allmählich zu verzehren hat, stellt der bleibende Embryo der übrigen Wirbelthiere nur einen Theil des Eies dar, indem der durch die schon besprochenen Vorgänge verdickte Theil der Keimblasenwand sich vom Reste in Gestalt eines länglichen Rohres abschnürt. Der hierdurch abgeschnürte Theil der Urdarmhöhle wird bleibendes Darmlumen (der Darm ist anfangs gradgestreckt, und an beiden Enden geschlossen); die Wand desselben ist die Darm- und Leibeswand des Embryo; zwischen beiden entsteht eine von dem bereits angelegten Leibeshöhlenepithel (s. oben) ausgekleidete Spalte, die Anlage der Leibeshöhle (Pleuroperitonealhöhle). Der abgeschnürte Rest der Keimblase heisst

Nabelblase oder Dottersack, und die sich röhrenförmig ausziehende Communication derselben mit dem Darm, so lange sie noch offen ist, Nabelgang oder Dottergang (Ductus omphalo-intestinalis oder omphalo-entericus).

b. Das Medullarrohr.

Der mittlere, dem Fruchthofe entsprechende Theil des Ectoderms, zu beiden Seiten der Medianlinie der Embryonalanlage verdickt sich und bildet die Medullarplatte, welche eine anfangs seichte Einfurchung, die Medullar- oder Rückenfurche (*rf* Fig. 146) besitzt. Diese Rinne wird immer tiefer, indem beide symmetrische Hälften der Medullarplatte, die Rückenwülste (*rw*), sich gegen einander zusammen-

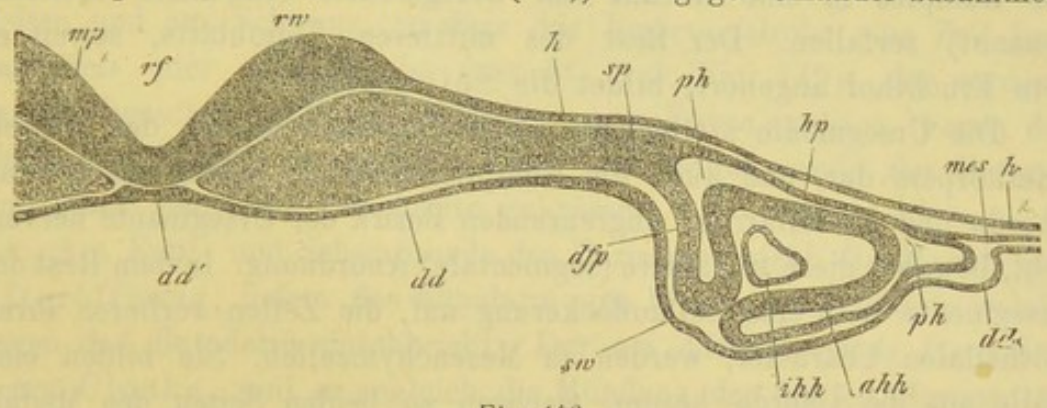


Fig. 146.

Querschnitt durch den vorderen Theil eines Kaninchenembryo vom 9. Tage, nach Kölliker. *mp* Medullarplatte; *rf* Rückenfurche; *rw* Rückenwulst; *h* Hornblatt; *sp* (Seitenplatte) und *mes* ungespaltene Theile des Mesoderms; *ph* Spalthöhle desselben, oder Parietalhöhle; *hp* Hautplatte; *dfp* Darmfaserplatte; *ahh* derjenige Theil derselben, welcher die äussere Herzhaut (Herzwand) bildet, *ihh* innere Herzhaut; *dd* Entoderm, *sw* Seitenwand des noch nicht abgeschnürten Vorderdarms oder Pharynx.

biegen, den dünneren Theil des Ectoderms, das sog. Hornblatt (*h* Fig. 146—148), mit sich nehmend. Endlich vereinigen sich die

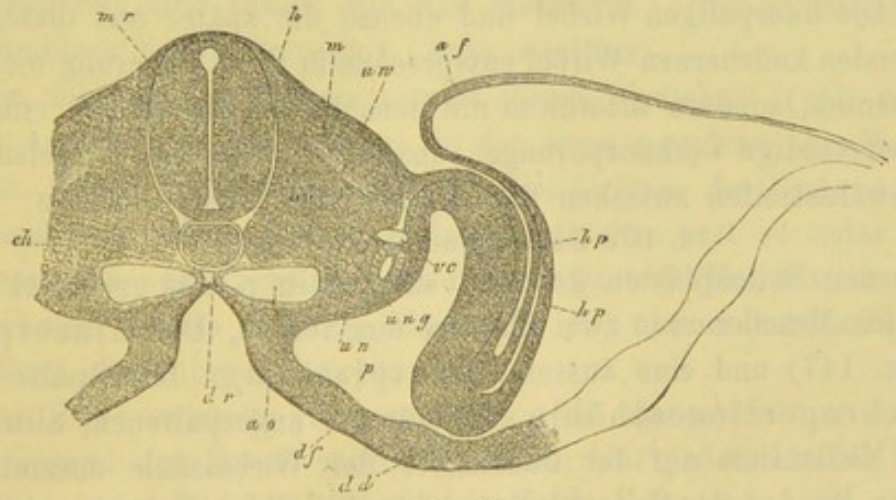


Fig. 147.

Querschnitt eines Hühnerembryo des 3. Brütungstages, nach Kölliker. *mr* Medullarrohr; *h* Hornblatt; *uw* Urwirbelplatte; *un* Urniere; *ung* Urnierengang; *ch* Chorda; *hp* Hautplatte; *af* Darmfaserplatte; der Uebergang zwischen beiden in der Gegend der Aorta *ao* und der Urniere ist die Mittelplatte; *p* Peritonealhöhle; *af* Amnionfalte; *dr* Darmrinne; *dd* Entoderm, *vc* Vena cardinalis.

Ränder der Rinne, so dass die Medullarplatte, vom Hornblatt sich abschnürend, zu einem Medullarröhr (*mr* Fig. 147, *m* Fig. 148) wird. Dasselbe ist die Anlage von Rückenmark und Gehirn, sein Lumen der Centralcanal mit den Hirnventrikeln. Das vordere Ende (Gehirn) schwillt bald blasenförmig an (Fig. 148).

c. Das Wirbelsystem.

Im Mesoderm liegt unter der Medullarfurche der schon p. 633 erwähnte mediane epitheliale Faden, die Wirbelsaite, Chorda dorsalis (*ch* Fig. 147). Zu beiden Seiten derselben zeigen sich zwei längsverlaufende Platten, die Ursegmentplatten, welche im Bereich des Rumpfes in eine Anzahl von Ursegmenten (fälschlich Urwirbel genannt) zerfallen. Der Rest des mittleren Keimblatts, soweit er dem Fruchthof angehört, bildet die Seitenplatten.

Die Ursegmente stellen die ersten Segmentalorgane des Wirbelthierkörpers dar, und auch die Rumpfmusculatur, welche aus dem an Chorda und Medullarrohr angrenzenden Bezirk der Ursegmente hervorgeht, bewahrt diese metamere (segmentale) Anordnung. In dem Rest der Ursegmente tritt eine Zellauflockerung auf, die Zellen verlieren ihren epithelialen Character, werden zu Mesenchymzellen. Sie bilden eine Hülle um die Chorda herum, wachsen zu beiden Seiten des Medullarrohres, zwischen diesem und dem Hornblatt als Membrana reuniens posterior (Remak) empor und vollenden die Abschnürung des Medullarrohres (Fig. 147 und 148). In der so gebildeten häutigen Wirbelsäule differenziren sich knorpelige Wirbelkörper und Wirbelbögen, zwischen welchen die häutige Wirbelsäule als Zwischenwirbelbänder persitirt. Die knorpeligen Wirbel und ebenso die später aus diesen hervorgehenden knöchernen Wirbel entsprechen in ihrer Lagerung nicht den Ursegmenten, sondern alterniren mit denselben. Die Rippen entstehen als selbstständige Verknorpelungen unabhängig von der Wirbelsäule in den Gewebsstreifen zwischen den segmentalen Rumpfmuskeln.

d. Die Darm- und Rumpfwand.

In den Seitenplatten geschieht die bereits p. 634 erwähnte Spaltung des Mesoderms in zwei Platten, eine innere, Darmfaserplatte *df* (Fig. 147) und eine äussere, Hautplatte *hp*. Die Spalte bildet die Pleuroperitonealhöhle, die inneren, ungespaltenen, allmählich in der Medianlinie auf der Bauchseite der Wirbelsäule zusammenrückenden Ränder der Seitenplatten bilden die Mittelplatten, die Anlage des Mesenterium und der foetalen Harn- und Geschlechtsorgane. Die letzteren entstehen als eine strangförmige Verdickung der Mittelplatten, welche später hohl wird, nach Anderen als eine

Ausstülpung der Pleuroperitonealhöhle: der Wolff'sche Canal oder Urnierengang (*ung*); über dessen weitere Entwicklung und die übrigen urogenitalen Anlagen s. unten. Am Vorderdarm oder Schlund nähern sich die Mittelplatten weniger, so dass derselbe in ganzer Breite, ohne Mesenterium, mit der Wirbelsäule in Verbindung bleibt (*ph*, Fig. 148).

Durch die Nabelabschnürung (p. 634) schliesst sich allmählich die doppelte Platte zu einem concentrisch doppelten Rohr, innen Darmrohr, aussen Leibesrohr; die Innenseite des Darmrohrs ist vom Entoderm ausgekleidet, welches die Anlage des Darmepithels bildet. Die Nabelabschnürung schreitet am Kopfe schneller vor, als an den Seiten und am Schwanz, so dass das Embryonalrohr eine Zeit lang pantoffel- oder schuhförmig aussieht (vgl. Fig. 149); der vordere, zuerst abgeschnürte Darmtheil heisst auch Fovea cardiaca, wegen der Nähe des Herzens (s. unten). Kopf- und Schwanzende des Embryo sind stark gegen die Bauchseite gekrümmt.

Am Kopf- und Schwanzende des Darmes entsteht die Mund- und Afteröffnung, indem das Ectoderm eine Einbuchtung bildet, welche gegen das Entoderm durchbricht. Der am After liegende Darmtheil heisst Cloake, weil er zugleich die Mündung der fötalen Harnorgane enthält.

e. Das Gefässsystem.

Schon frühzeitig findet man um den birn- oder biscuitförmigen Fruchthof herum einen grösseren rundbegrenzten Bezirk der Keimblase mit einem Gefässnetz erfüllt, den Gefässhof (Area vasculosa); derselbe erstreckt sich soweit wie das Mesoderm. Der gefässlose Rest der Keimblase heisst Dotterhof (Area vitellina).

Die Bildung der Gefässe sammt ihrem Blutinhalt (vgl. p. 209) beginnt auserhalb des Embryo, in der Area vasculosa; die Herkunft der betr. Zellen ist noch zweifelhaft. Die Gefässe des Embryo selbst, oder wenigstens deren Endothelanlage, entstehen erst secundär durch Hineinsprossen von Fortsätzen aus dem Gefässhof (His, Kölliker); jedoch nehmen Neuere (Rückert, Ziegler u. A.) eine selbstständige Gefässbildung im Embryonalkörper an.

Das Herz entsteht (Kölliker) aus zwei symmetrischen Anlagen in der Gegend der Fovea cardiaca, indem hier jederseits die Darmfaserplatte (*dfp*, Fig. 148) eine longitudinale Falte (*ahh*) um ein vom Gefässhof hineingewachsenes Endothelrohr (*ihh*) herum bildet; die Convexität dieser Falte liegt in der Parietalhöhle (*ph*). Es entsteht

so im Embryo jederseits ein longitudinales Gefässrohr in der Gegend des Mesenterium; dasselbe heisst längs der Wirbelsäule Aorta (*ao*, Fig. 147), der vordere Theil aber, welcher durch die Abschnürung der Fovea cardiaca an die Unterseite des Schlundes gelangt, bildet eine Hälfte des Herzens, und beide Hälften vereinigen sich, indem beide Parietalhöhlen auch hier (in ihrem ventralwärts umgebogenen Theile) gegen einander vorrücken (vgl. Fig. 148), zu einem einzigen Schlauche; auch die beiden Aorten vereinigen sich zu einer einzigen Aorta descendens; über die Aortenbögen s. unten sub g und 5. c.

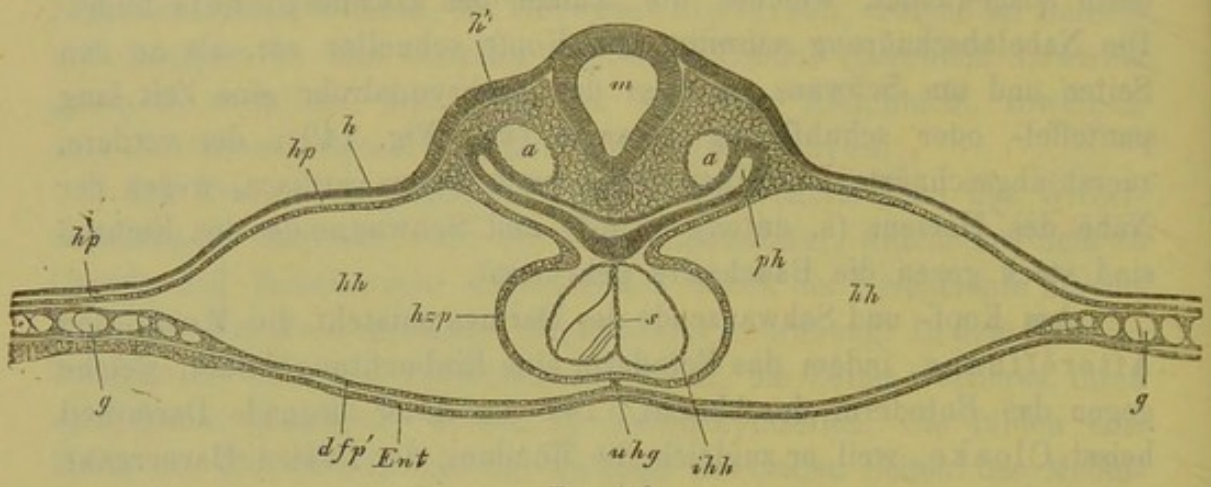


Fig. 148.

Querschnitt durch die Herzgegend eines Hühnerembryo von ca. 40 Stunden, nach Kölliker. Die beiden Herzanlagen sind hier durch Zusammenrücken, und Abschnürung des Pharynx, schon vereinigt und an die Bauchseite gerückt. *m* Medullarrohr; *h* Hornblatt; *ph* Pharynx; *aa* Aorten; *hp* Hautplatte; *hzp* Herzplatte; *ihh* innere Herzhaut mit noch vorhandenem Septum *s*; *dfp* Darmfaserplatte; *uhg* sog. unteres Herzgekröse; *hh* vorderer Theil der Parietalhöhle; *g* Gefässe der Area vasculosa; *Ent* Entoderm (von dem ein Theil mit dem Pharynx abgeschnürt ist).

Ueber die Communication zwischen Herz und Area vasculosa ist Folgendes zu bemerken. Seitlich entspringt von den Aorten eine Reihe von vertical abtretenden Arterien, welche auf der Darmfaserplatte nach den Seiten verlaufen, die Abschnürungsfalte überschreiten und auf die Area vasculosa übergehen, mit deren arteriellem Netz communicirend; diese Arterien heissen Arteriae omphalo-mesentericae (*a o*, Fig. 149). Aus dem hinteren Herzende *C* entspringen mit einem kurzen gemeinsamen Stamm zwei Venenstämme, welche die nahe Abschnürungsfalte überschreitend sich ebenfalls auf der Area vasculosa verzweigen, die Venae omphalo-mesentericae (*vo*). Beide Verzweigungen communiciren durch ein kreisförmig die Area vasculosa begrenzendes Gefäss, den Sinus terminalis (*s t*). Die Gefässaus-

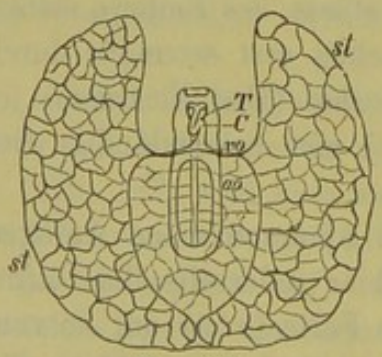


Fig. 149.

Gefässe der Area vasculosa.

breitung der Area dient höchst wahrscheinlich zur ersten Athmung, sowie zur Ernährung des Embryo mittels der in der Keimblase befindlichen Stoffe; sie schwindet um so früher, je weniger bedeutend der Inhalt der Keimblase für die Ernährung ist (p. 630), und wird später durch die ähnlichen Zwecken dienende Allantois ersetzt. Das Herz beginnt sofort mit seinem Entstehen rhythmisch zu pulsiren, so dass in den neuentstandenen Gefässen die Blutkörperchen sofort eine freilich unregelmässige Wanderung antreten.

f. Das Amnion, Chorion, die Allantois und die Placenta.

Indem der Embryo sich vergrössert, sinkt er in die Keimblase gleichsam ein, wobei der ausserembryonale Theil der Rumpfplatte von allen Seiten dorsalwärts über den Embryo sich in Form einer Falte umbiegt, und schliesslich über demselben, vom Reste der Keim-

Fig. 150.

Fig. 151.

Längsschnitte durch das Ei nach Kölliker (Zona und Ectoderm weggelassen). *e* Embryo, in Abschnürung begriffen; *dd*, *i* Entoderm; *ds* Dottersack; *dg* Dottergang; *vl* vordere Leibeswand (Hautplatte), in die Kopfscheide *ks* des Amnion *am* umbiegend; *ss* Schwanzscheide des Amnion; *ah* Höhle desselben; *m'* Darmfaserplatte des Mesoderms, peripherischer Theil, bis zum Sinus terminalis *st* reichend; *sh* peripherischer Theil der Hautplatte, vom Amnion sich abschnürend, die sog. seröse Hülle (später Chorion); *al* Allantois, beginnend.

blasenwand sich abschnürend, zusammenwächst (vgl. Fig. 147, 150, 151). Der Embryo liegt nunmehr in einer häutigen, von einem entsprechenden Theile des Ectoderms ausgekleideten Scheide, der Schafhaut oder dem Amnion, welche am Nabel in die Haut des Embryo übergeht; dieser Theil, der sog. Stiel des Amnion, zieht sich später zu einem langen Rohre, der Scheide des Nabelstranges, aus (*a s*, Fig. 139 und 153). Das Amnion ist mit einer serösen Flüssigkeit erfüllt, von welcher der Embryo demnach allseitig umgeben ist; sie enthält ausser den gewöhnlichen Transsudatbestandtheilen stickstoffhaltige Oxydationsproducte, welche von Haut und Nieren herstammen.

Nach Abschnürung vom Amnion bildet der Rest des peripherischen

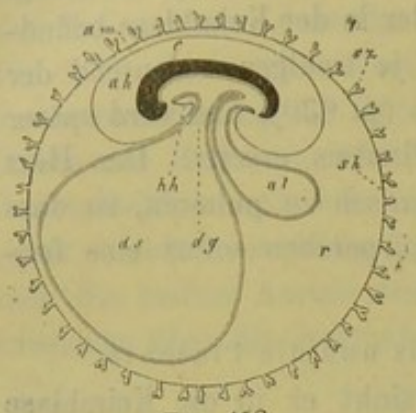


Fig. 152.

s z Chorionzotten; *h h* Herzhöhle; *r* Raum zwischen Amnion und seröser Hülle *s h*, der Deutlichkeit halber zu gross gezeichnet. Uebrige Buchstaben wie Fig. 151.

Theils des Hautblattes mit dem ihn bekleidenden ectodermalen Epithel (in Fig. 150 u. ff. nicht berücksichtigt) die sog. seröse Hülle. Dieselbe tritt an die Stelle der zu dieser Zeit verschwindenden ursprünglichen Eihaut, der Zona. Bald wächst sie an ihrer ganzen Oberfläche zu hohlen Zöttchen aus (*s z*, Fig. 152), und heisst von da ab Chorion.

Am hinteren Ende des Embryo bildet sich eine Ausstülpung des Enddarms (der sog. Cloake), welche sackförmig mit ihrer Convexität in die Leibeshöhle hineinwächst (*a l*, Fig. 151, 152). Dieser mit der Cloake in Communication bleibende, mit Flüssigkeit erfüllte Sack, der Harnsack oder die Allantois, wächst mit seiner Convexität alsbald durch den Hautnabel hindurch in den ausserembryonalen Theil der Leibeshöhle, d. h. in den Raum zwischen Amnion und Nabelblase, hinaus und erreicht endlich das Chorion. Der im Leibe des Embryo gelegene Theil der Allantois heisst Urachus (Harngang, Allantoisstiel). Aus dem mittleren Theil des Urachus entwickelt sich die Harnblase, der von dieser zum Nabel ziehende Rest obliterirt später zum Ligamentum vesicae medium. Der äussere Theil der Allantois, welcher beim Menschen keinen Hohlraum besitzt, gewinnt seine Bedeutung durch seine Gefässe. Mit dem Stiele der Allantois verlaufen zwei Arterien, welche von den Aortenenden entspringen, die Arteriae umbilicales; sie führen zu einem stark entwickelten Capillarsystem, dessen Schlingen in sämmtliche Chorionzotten (s. oben) hineinwuchern (vgl. Fig. 153). Jedoch erhält sich nur ein Theil dieser Vascularisation, nämlich an der Stelle, an welcher das Ei der Uteruswand anliegt; dieser Theil, dessen Zotten stark wuchern, heisst Chorion frondosum, der Rest,

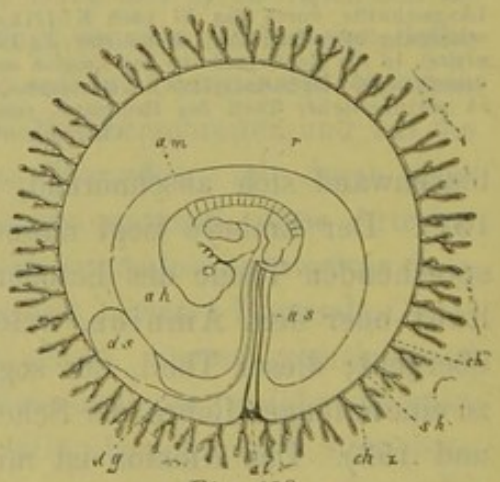


Fig. 153.

Längsansicht des Embryo im Ei. *c h*, *z* Chorion mit seinen Zotten, in welche die Gefässe der im Uebrigen stark reducirten Allantois *a l* hineingewachsen sind; *a s* röhrenförmiger Stiel des Amnion. Das Uebrige wie in Fig. 152.

dessen Zotten schwinden, Chorion laeve. Die Venen der Allantois vereinigen sich zu der unpaarigen Vena umbilicalis, welche, wieder in den Embryo eintretend, sich mit der V. omphalo-mesenterica verbindet und mit den Lebergefässen communicirt; einen Ast sendet sie direct zur Vena cava inferior (Ductus venosus Arantii). Die stark entwickelten, die Gefässe der Allantois tragenden Chorionzotten wachsen innig in die Uterinschleimhaut hinein, in welcher sie frei in die weiten Blutgefässräume (wahrscheinlich sehr erweiterte Capillaren) hineinhängen. Diese ganze theils uterine theils foetale Bildung heisst zusammen Placenta (vgl. p. 625); sie vermittelt eine Diffusionsverkehr zwischen foetalem und mütterlichem Blute behufs der Athmung und Ernährung (beide Blutarten strömen in entgegengesetzter Richtung an einander vorbei, was die Diffusion fördern muss; Tafani); das Blut der Nabelvene ist daher heller als das der Nabelarterien, ganz wie später sich Lungenarterien- und Lungenvenenblut verhalten. Der Uebergang von Stoffen aus dem mütterlichen in das foetale Blut, und aus letzterem in das Amnionwasser ist durch zahlreiche Versuche nachgewiesen.

Der Dottersack mit der Area vasculosa verliert jetzt seine Bedeutung und schrumpft sammt ihren Gefässen und dem Dottergang zu einem dünnen Gebilde zusammen, dessen Endbläschen sich am Amnion nahe der Placenta findet (vgl. Fig. 139 und 153). Auch die Allantois schwindet, wie schon erwähnt, beim Säugethiere bis auf ihre Gefässe und die Placenta (vgl. Fig. 153); nur der im Embryo bleibende Harnblasentheil persistirt blasenförmig (p. 640). Die nicht an der Placentabildung betheiligten Chorionzotten vergehen, und das Chorion wird an seinem freien Theile glatt (Chorion laeve, Fig. 139).

Der Nabelstrang besteht ursprünglich aus den von dem Amnionstiel (s. oben) umhüllten Dottergang und dem strangförmigen proximalen Theil der Allantois, von denen aber bald nur die Umbilicalgefässe als wesentlicher Theil übrig bleiben; diese bleiben, in ein schleimiges Bindegewebe (Wharton'sche Sulze) eingebettet, vom Amnionstiel umhüllt.

Gewisse niedere Säugethiere (Marsupialien, Monotremen) haben keine Placenta, sondern das Ei liegt frei im Uterus. Ferner giebt es zahlreiche Säugethiere, deren Chorionzotten in sich entwickelnden Gruben der Uterinschleimhaut stecken und bei der Geburt ohne Blutung sich herausziehen; diese Verbindungen sind entweder diffus über einen grossen Theil oder das ganze Ei vertheilt (Dickhäuter, Einhufer u. A.), oder in Gruppen (Cotyledonen) angeordnet, welche bestimmten, persistirenden Placentarstellen (Carunkeln) des Uterus entsprechen (Wiederkäuer).

Bei vielen Säugethieren und beim Menschen ist endlich die Verbindung der Placenta foetalis und uterina so untrennbar, dass letztere bei der Geburt sich unter Blutung vom Uterus mit ablöst (Mammalia deciduata). Jedoch ist die Placenta nicht immer wie beim Menschen scheibenförmig, sondern geht bei manchen Säugern gürtelförmig um die Mitte des Eies herum und hat dann auch in dem röhrenförmigen Uterus eine gürtelförmige Anheftung (z. B. beim Hunde).

g. Die Leibeswand und die Extremitäten.

Unterhalb des nach vorn umgebogenen Vorderhirns und der Mundöffnung bricht die Schlundhöhle an jeder Seite in Gestalt von 4 parallelen Spalten, den Kiemenspalten, nach aussen durch die Leibeswand durch; zwischen diesen Spalten liegen die Kiemen- oder Schlund- oder Visceralbögen (vgl. unten Fig. 158), in denen je ein Schlundbogengefäss verläuft; diese Gefässe bilden jederseits die Verbindung zwischen dem ventral gelegenen Truncus arteriosus und den dorsal gelegenen primitiven Aorten (vgl. p. 638).

Die Extremitäten entstehen als solide Auswüchse der ventralen Leibeswand, welche sich später gliedern und geweblich differenziren. Die Schwanzbildung als Ende der Wirbelsäule ist auch beim menschlichen Embryo als anfangs freier Fortsatz vorhanden (vgl. Fig. 158).

5. Specielle Ausbildung der einzelnen Organe.

Von der speciellen Entwicklung der Organe können hier nur die Grundzüge kurz angegeben werden. Besonders die histologische Entwicklung wird hier gänzlich übergangen.

a. Das Nervensystem und die Sinnesorgane.

Das Medullarrohr, dessen Lumen sich durch Wandverdickung immer mehr verengt, zeigt schon sehr früh an dem blasigen Hirnende zwei Querfurchen, wodurch drei Hirnblasen entstehen. Dieselben werden als Vorder-, Mittel- und Hinterhirn bezeichnet. Das Vorderhirn bildet nach den Seiten einen blasigen, spätergestielten Auswuchs, die primäre Augenblase; ferner wächst es nach vorn in Gestalt einer Blase aus, welche sich später median theilt und als secundäres Vorderhirn bezeichnet wird; der Rest des ursprünglichen Vorderhirns heisst nunmehr Zwi-

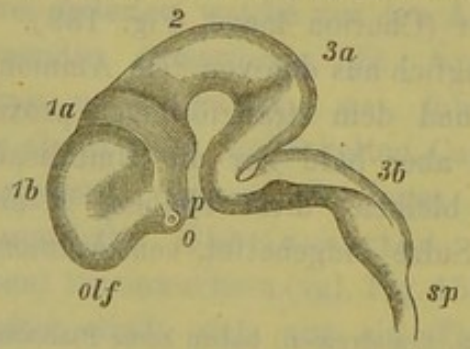


Fig. 154.

Gehirn eines 7 Wochen alten menschlichen Embryo nach Mihalkowics.

1a primäres Vorderhirn oder Zwischenhirn; *o* Sehnerv; *1b* secundäres Vorderhirn (Grosshirnhemisphäre mit dem Riechlappen *olf*). 2 Mittelhirn und Scheitelbeuge; *3a* secundäres Hinterhirn (Kleinhirn); *p* Brücke und Brückenbeuge; *3b* Nachhirn (Kopfmark); *sp* Rückenmark.

schenhirn (vgl. Fig. 154). Auch das Hinterhirn gliedert sich in zwei Abtheilungen: die vordere heisst secundäres Hinterhirn, die hintere Nachhirn. Die secundären Vorderhirnblasen, welche beim Menschen alle übrigen überwachsen, bilden die Grosshirnhemisphären mit den Riechlappen, dem Balken etc., ihre Höhlungen die Seitenventrikel. Das Zwischenhirn bildet basal das Tuber cinereum, den Trichter und das Chiasma, lateral die Thalami, dorsal die hintere Commissur und die Zirbel; seine Höhlung ist der sog. dritte Ventrikel, welcher durch die Foramina Monroi mit den Seitenventrikeln communicirt. Die Mittelhirnhöhle ist der Aquaeductus Sylvii, seine dorsale Wand die Vierhügel. Die Höhle des Hinterhirns ist der vierte Ventrikel, die Wand ist am secundären Hinterhirn: basal Brücke, dorsal Kleinhirn; am Nachhirn: basal Kopfmark, dorsal die sog. Deckmembran. Der Rest des Medullarrohrs ist das Rückenmark mit dem Centralcanal.

Durch ungleichmässiges Längenwachsthum nimmt das Gehirn eine S-förmige Krümmung an, indem eine dorsale Umknickung am Mittelhirn, die Scheitelbeuge, und eine basale am secundären Hinterhirn, die Brückenbeuge, entsteht (vgl. Fig. 154).

Die peripherischen Nerven sprossen aus dem Centralnervensystem hervor, und wachsen in das Mesoderm hinein, welches seinerseits die bindegewebigen Scheiden, vielleicht auch die Markscheiden, liefert.

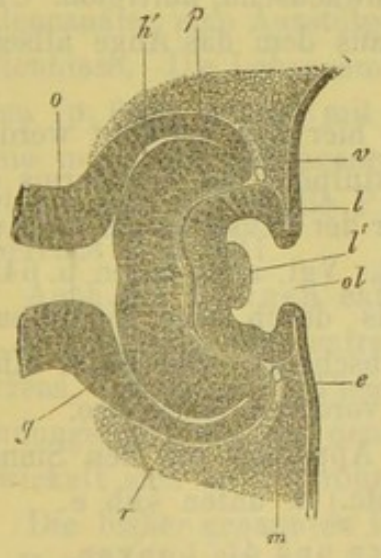


Fig. 155.

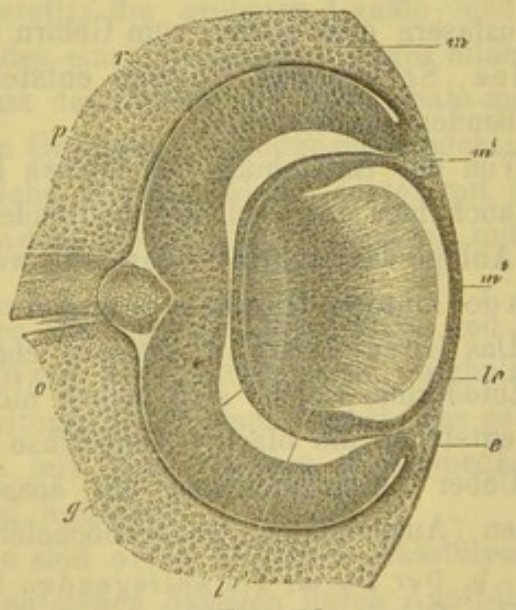


Fig. 156.

Zwei Horizontalschnitte durch das Auge des Kaninchenembryo vom 12. und vom 14. Tage. *o* Stiel der Augenblase, Opticus; *p* hintere Lamelle derselben, in Fig. 156 schon zur Pigmentschicht entwickelt; *r* vordere Lamelle oder Retina; *h'* Höhlung zwischen beiden Lamellen; *m* Mesodermhülle des Auges; *m'* Uebergang derselben in die als Glaskörperanlage *g* eingestülpte Partie; *m''* Anlage der Pupillarhaut und Cornea; *l* Linseneinstülpung des Ectoderms *e* (letzteres in Fig. 156 nicht vollständig erhalten); *le* vorderer dünner Theil der Linsenblase oder Epithel der Linsenkapsel; *l'* warzenförmige Anlage in der Linseneinstülpung.

Von der Entstehung des Auges ist folgendes das Wichtigste. In die primäre Augenblase stülpt sich von der lateralen Seite her eine blasige Ausbuchtung des Ectoderms hinein, welche sich völlig abschnürt (vgl. Fig. 155 und 156), die Anlage der Linse. Von unten her stülpt sich Bindegewebe in die primäre Augenblase ein und bildet die Anlage der Membrana pupillaris, der Iris und des Glaskörpers. Unter dem Einfluss dieser Einstülpungen findet zugleich eine Zurückstülpung der primären Augenblase in sich selbst statt, wodurch dieselbe in die sog. secundäre Augenblase umgewandelt wird. Dieser Vorgang (den man sich an einem dünnwandigen Kautschukballon, an den ein weiter Kautschukschlauch angefügt ist, veranschaulichen kann) ist folgender: Die Blase stülpt sich sammt ihrem Stiele von unten und von der Seite in sich selber ein, und schliesst sich dann unten, wiederum sammt dem Stiele, in sich selber zusammen, so dass sie, indem die unten entstandene Fuge verwächst, einen lateralwärts offenen Becher; und der Stiel ein doppeltes Rohr darstellt. Die innere Lamelle des Bechers wird zur Netzhaut mit Ausschluss des Pigmentepithels, und hängt mit dem inneren Rohr des Stieles zusammen; diese Theile sind die ursprünglich untere Hälfte der primären Augenblase und ihres Stieles; die äussere Lamelle der secundären Augenblase wird dagegen zum Pigmentepithel. Der Stiel, dessen Lumen bald verschwindet, ist die Anlage des Sehnerven, in welchem jedoch die eigentlichen Opticusfasern erst später, vom Gehirn hineinwachsend, auftreten. Chorioidea, Sclera und Cornea entstehen aus dem das Auge allseitig umgebenden Bindegewebe.

Von der Entstehung des Ohres kann hier nur erwähnt werden, dass auch hier eine sich abschnürende Einstülpung des Ectoderms die erste Anlage des Labyrinths darstellt, welcher der Acusticus als ein Auswuchs der hinteren Hirnblase entgegenwächst. Vgl. auch unten p. 649 f.

Das Geruchsorgan entsteht ebenfalls durch eine Einstülpung des Ectoderms, welche sich jedoch nicht abschnürt. Die Bulbi olfactorii entstehen als blasige Auswüchse der vorderen Hirnblase.

Ueber die Entwicklung der äusseren Apparate an den Sinnesorganen (Augenhöhlen, Gehörknöchelchen etc.) s. unten sub e.

b. Der Darm, die anliegenden Drüsen und die Lungen.

Der Darmcanal bildet zuerst eine einfache Röhre. In ihr bildet sich in der Lebergegend eine bauchige Erweiterung, die Anlage des Magens (*e*, Fig. 158), welcher später durch Drehung seine bleibende Querlage einnimmt und dadurch einen Fundus und die beiden Curvaturen

erhält. Durch Verlängerung des Darmrohrs und gleichzeitige Verlängerung des Mesenteriums bilden sich dann die Dünndarmschlingen und die Dickdarmkrümmungen. Das im Embryo liegende Stück des Ductus omph.-mesent. reisst am Nabel ab und bildet einen rudimentären Anhang des unteren Ileumtheiles (Diverticulum ilei).

Ueber die Ausbildung der Mund- und Rachenhöhle s. unten sub e.

Die in den Darm mündenden micro- und macroscopischen Drüsen entstehen sämmtlich durch Ausstülpungen des Entoderms oder Darmepithels in die Darmfaserplatte hinein, wodurch die zellige Anlage der Drüsen gebildet wird, während das Mesoderm die bindegewebige und gefässhaltige Umhüllung liefert. Geht die Ausstülpung so weit, dass auch die Darmfaserplatte selbst vorgestülpt wird, wie bei allen grösseren Drüsen, so muss die ausgestülpte Darmwand offenbar in die Pleuroperitonealhöhle hineinwuchern, in welcher in der That alle in den Darm mündenden Drüsen (vom Peritoneum überzogen) liegen, wie die Leber und das Pancreas. Die Speicheldrüsen bleiben in die Masse des Mesoderms eingelagert.

Die Leber entsteht durch Ausstülpung zweier hohler Fortsätze (primitive Lebergänge) von der Darmwand, dicht oberhalb des Nabels; die feinsten Zweigchen bilden das vielfach verschlungene Netzwerk der Lebercanälchen, deren innige Verflechtung mit den Gefässen das Parenchym der Leberinseln darstellt; die gröberen Canäle sind die Gallencanäle; eine Ausstülpung des einen primitiven Ganges bildet die Gallenblase. Die Leber umwächst den Stamm der V. omphalo-mesenterica (p. 638), welche mit ihren Gefässen Verbindungen eingeht; eine in sie mündende Darmvene, welche bestehen bleibt, bildet mit jenen Verbindungen später die Pfortader. Ueber die Verbindung mit der Nabelvene s. p. 641.

Auch die Lungen entstehen als paarige Darmdrüsen, und zwar als Ausbuchtung der ventralen Wand des Schlunddarms, oberhalb des Herzens, welche in die Pleuroperitonealhöhle hineinwächst; das gablige Mündungsrohr, welches demnach mit dem Pharynx zusammenhängt, entwickelt sich zu Luftröhre und Kehlkopf.

Die bisher genannten Drüsen sind offen bleibende Ausstülpungen des Entoderms. Einige andere entstehen dagegen durch Ausstülpung und Abschnürung und haben daher keinen Ausführungsgang. Die Schilddrüse entsteht aus einer unpaaren und einer paarigen Ausstülpung des Epithels der Rachenhöhle; dieselben schnüren sich ab, und theilen sich immer weiter zu kugeligen Epithelbläschen. Die

Thymusdrüse entsteht als Epithelschlauch von der 3. Schlundtasche aus; das Epithel wird durch einwanderndes lymphoides Bindegewebe und Blutgefässe bis auf geringe Reste (Hassall'sche concentrische Körper) zerstört.

Milz und Nebennieren entwickeln sich aus dem Epithel der Leibeshöhle. Die Angaben der Autoren sind sehr verschieden.

c. Das Gefässsystem.

Das Herz, anfangs ein grader medianer Schlauch (p. 638), ändert schon sehr frühzeitig seine Form so, dass das Ganze mit den Venenanfängen eine Sförmige Gestalt annimmt (vgl. Fig. 149). Die Ursache hiervon liegt darin, dass eine Zeit lang die Schlundbogengefässe nach hinten an Zahl zunehmen, während die vorderen schwinden; hierdurch wird das vordere Herzende nach hinten geschoben, während das Venenende seinen Platz behält. Es lassen sich jetzt drei Abtheilungen am Herzen erkennen, die hintereinander sich contrahiren, Venensinus (aus welchem später die beiden Auriculae sich ausstülpen), Kammer und Bulbus aortae. Jetzt bildet sich eine längsverlaufende Scheidewand, zuerst in der Kammer, später im Venensinus (unvollkommen), wodurch zwei getrennte Kammern und zwei durch das For. ovale communicirende Vorhöfe entstehen. — Von den drei zuletzt übrigen Schlundbogengefässen (3.—5.) liefert das vorderste die Carotiden, das zweite bildet links den bleibenden Aortenbogen, der zur ursprünglichen Aorta descendens führt und aus dem die Gefässe des ersten Paares entspringen; sein rechter Ast bildet die Subclavia dextra. Das dritte Paar giebt die Arteriae pulmonales ab; der rechte Bogen schwindet bis auf seine Pulmonalis, der linke bleibt mit der Aorta descendens verbunden, das Verbindungsstück ist der Ductus Botalli. Die Subclavia sinistra entspringt aus dem bleibenden Aortenbogen; daher ist nur rechts eine Anonyma vorhanden, gebildet aus einem Stück der rechten Aorta ascendens. Zur Erläuterung diene Fig. 157. Zuletzt theilt sich der Arterienbulbus so, dass der die Lungenarterien abgebende Abschnitt mit der rechten Kammer, und der Rest (mit dem Aortenbogen) mit der linken verbunden ist. Noch aber kann alles Blut auch aus dem rechten Herzen in die Aorta gelangen, auch ohne vorher durch die Lungen zu fliessen, nämlich theils durch das For. ovale, theils durch den Ductus Botalli. Erst wenn die Lungenathmung begonnen hat, nach der Geburt, schliessen sich diese beiden Communicationen (vgl. p. 103), so dass nunmehr das ganze Blut des rechten Herzens in die Lungen geführt wird. Zugleich schliessen sich jetzt die Nabel-

gefässe und der Ductus Arantii, indem sie sich in Ligamente umwandeln.

Das fötale Blut ist (bei Thieren) ärmer an Blutkörperchen und Sauerstoff als das mütterliche, enthält aber Hämoglobin in ziemlich gleicher Menge und von normaler Bindekraft; der arterielle Druck ist geringer, der venöse dagegen höher, die Stromgeschwindigkeit geringer als bei der Mutter (Cohnstein & Zuntz).

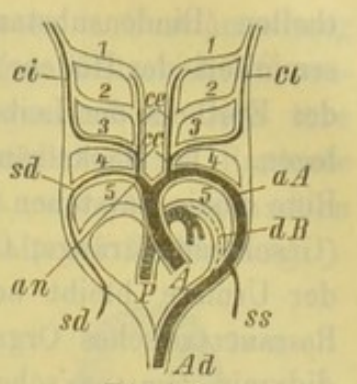


Fig. 157.

Metamorphose der Aortenbögen (1—5) nach Rathke. *A* Aorta; *P* Pulmonalarterie; *aA* bleibender arcus aortae; *Ad* Aorta descendens, *dB* ductus Botalli; *an* arteria anonyma; *sd* subclavia dextra; *ss* subclavia sinistra; *cc* carotis communis; *ce*, *ci* carotis ext. und int.

d. Die inneren Harn- und Geschlechtsorgane.

Die inneren Harnorgane entwickeln sich folgendermassen: Die ursprüngliche Anlage jederseits, der Wolff'sche Gang (p. 637), ist am Kopfende blind geschlossen und communicirt am Schwanzende mit dem Hinterdarm oder der Cloake. An der inneren Seite dieses Ganges entstehen nun eine Reihe querer, ursprünglich solider und später hohl werdender Zellbalken, welche vom Peritonealepithel her gegen den Wolff'schen Gang wachsen und schliesslich sich mit ihm vereinigen und in ihn münden (Kölliker). Diese Seitenzweige verlängern und krümmen sich, und erhalten an ihrem peritonealen Ende unter Verlust ihrer ursprünglichen Communication mit der Peritonealhöhle je eine Kapsel mit Gefässknäuel von dem Bau der späteren Niere. So entsteht die Urniere oder der Wolff'sche Körper, ein langgestrecktes drüsiges Organ mit halbfiederförmig einmündenden geknäuelten Harncanälchen. Ihr Secret ergiesst sich durch den Urnierengang in den Urachus nahe der Cloake. Sie functionirt nur ganz kurze Zeit als Secretionsorgan, und wird dann zurückgebildet bis auf die Reste, welche in den Dienst des Geschlechtsapparates treten (s. unten).

Die Harnbildung übernimmt alsdann die bleibende Niere, welche eine doppelte Anlage hat. Eine röhrenförmige Ausstülpung vom Schwanzende des Urnierenganges, welche parallel diesem in die Höhe wächst, wandelt sich in Ureter, Nierenbecken, grade Harncanälchen (ausführender Theil) um. Die gewundenen Canälchen mit den Malpighi'schen Kapseln (secretorischer Theil) entstehen aus einem Nierenblastem, welches aus dem Peritonealepithel sich bildet (Balfour u. A.). Beide Theile treten secundär mit einander in Verbindung.

Die inneren Geschlechtsorgane haben bei beiden Geschlechtern eine anfangs gleiche Anlage.

Die Geschlechtsdrüsen stammen in ihren specifischen Bestand-

theilen (Rindensubstanz des Ovariums mit den Eifollikeln — Tubuli seminiferi des Hodens) vom Keimepithel ab, einer modificirten Partie des Epithels der Leibeshöhle, an der medialen Fläche der Urniere gelegen. Die Markstränge des Ovariums sowie die Tubuli recti und das Rete testis entstehen dagegen aus dem vorderen Theil der Urniere (Geschlechtsstränge, Geschlechtstheil der Urniere). Der hintere Theil der Urniere bleibt beim Weibchen als Paroophoron (Paroarium, Rosenmüller'sches Organ), beim Männchen als Paradidymis (Parepididymis, Giraldés'sches Organ) bestehen.

Der Urnierengang wird beim männlichen Geschlecht zum Samenleiter mit Samenbläschen; er verschwindet beim weiblichen Geschlecht. Beim erwachsenen Menschen ist er in der Regel ganz geschwunden bis auf den Endabschnitt im Collum uteri (Beigel, Dohrn). Bei Wiederkäuern und Schweinen erhält er sich in verkümmertem Zustande (Gärtner'sche Canäle).

Der Müller'sche Gang, welcher ebenfalls bei beiden Geschlechtern angelegt wird, functionirt umgekehrt nur beim Weibe. Er entsteht durch longitudinale Abspaltung aus dem Urnierengang und ist diesem parallel; bei Amnioten scheint übrigens das Keimepithel an seiner Bildung betheiligt zu sein. Aus den Müller'schen Gängen entstehen die Tuben mit den Fimbrien und aus dem unteren verschmolzenen Abschnitt Uterus und Vagina. Beim männlichen Geschlecht verschwindet der Canal; als einzige Ueberreste desselben bleiben am oberen Ende die Hydatide des Nebenhodens, am unteren Ende der Sinus prostaticus (Uterus masculinus) erhalten.

Die Entwicklung der Ovula und der Follikel geschieht bei den Säugethieren und beim Menschen folgendermassen: (Pflüger, His, Waldeyer, Koster u. A.): Durch die gegenseitige Durchwachsung des Keimepithels und des Bindegewebes und durch Abschnürung von Theilen des ersteren entsteht ein cavernöses, von Zellen ganz erfülltes Röhrensystem in dem Ovarialstroma: die sog. Eischläuche (Valentin). Einzelne der Zellen zeichnen sich bald durch Grösse und Aussehen vor den übrigen aus, es sind die Eizellen (nach Pflüger Ureier, welche erst durch weitere Theilung die Eier bilden). Später schnüren sich die Schläuche zu Abtheilungen ab, deren jede eine, seltener mehrere Eizellen, umgeben von den kleineren Inhaltszellen (Granulosazellen), enthält; in diesen Abtheilungen, den Anlagen der Follikel, entsteht dann im Zellenlager eine mit Flüssigkeit erfüllte Höhle, welche ringsum vorschreitet und das Zellenlager in eine der Follikelwand anlie-

gende (Membr. granulosa) und in eine mit dieser in Zusammenhang bleibende, das nunmehr wandständige Ei umgebende Zellschicht (Cumulus proligerus) theilt. Beim Reifen der Eier erhalten diese ihre Zona pellucida und den Nebendotter; beides möglicherweise Producte der dem Ei unmittelbar anliegenden Schicht von Granulosazellen (diese Schicht zeichnet sich durch Cylindergestalt der Zellen aus).

Durch welche Einflüsse das Geschlecht des Embryo entschieden wird, ist noch völlig unbekannt, obgleich neuerdings die Frage experimentell mit künstlicher Befruchtung bei Amphibien in Angriff genommen ist (Born, Pflüger). Jedenfalls erfolgt die Entscheidung schon bei der Befruchtung, oder ist schon im Ei gegeben, denn Zwillinge, welche aus Einem Ei hervorgegangen sind (bei einem Gürtelthier, Praopus, ist dies der normale Fall, Kölliker), also gemeinsames Chorion haben, sind stets desselben Geschlechts. Statistische Regeln, wie z. B. die Hofacker-Sadler'sche, dass wenn der Vater älter ist, als die Mutter, die Wahrscheinlichkeit der männlichen Geburt um wenige Procent grösser ist, als die der weiblichen, können zur Lösung der Frage Nichts beitragen.

e. Die äusseren Canalöffnungen und deren Anhangsapparate.

Die obere Darmöffnung (p. 637) bildet eine zwischen dem Schädel, d. h. der mesodermalen Umhüllung des Gehirns, und dem ersten Kiemenbogenpaar gelegene weite Höhle, welche die gemeinsame Mund- und Nasenhöhle darstellt (vgl. Fig. 158). Das erste Bogenpaar wird zum Unterkiefer nebst den angrenzenden Schädeltheilen, darunter auch Amboss und Hammer; dadurch, dass es ferner in den Raum der Mund- und Nasenhöhle zwei einander entgegenwachsende Aeste sendet, welche

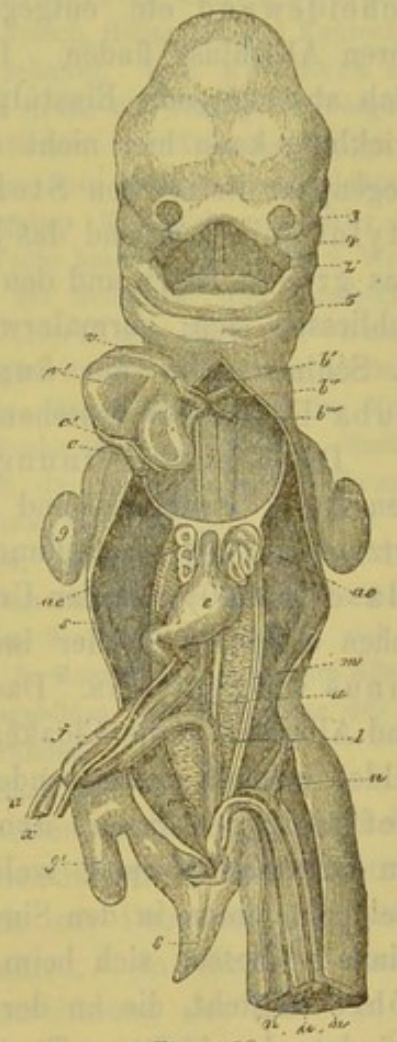


Fig. 158.

35tägiger menschlicher Embryo n. Coste. Brust und Bauch geöffnet; Leber entfernt. Der Nabelstrang geöffnet und die zum Dottersack gehörigen Theile desselben nach links hinübergelegt. *3* äusserer Nasenfortsatz; *4* Oberkieferfortsatz des 1. Kiemenbogens; *5* primitiver Unterkiefer; *z* Zunge; *b* Aortenbulbus; *b'b''b'''* 1. bis 3. Aortenbogen; *c c'* rechte und linke Herzkammer; *o'* linkes Herzohr; *c c' c''* obere Hohlvenen und Venensinus; *a a* Lunge; *e* Magen; *j* Vena omph.-mesent. sin.; *s* deren Fortsetzung (spätere Pfortader); *x* Dottergang; *a* Art. omph.-mes. dextr.; *i* Enddarm; *m* Wolff'scher Körper; *n* Art. umbilicalis; *8* Schwanz; *9 9'* vordere und hintere Extremität.

sich zum Oberkiefer und Gaumen entwickeln, wird eine Trennung der Mund- und Nasenhöhle bewerkstelligt; geschieht das Zusammenwachsen dieser Fortsätze nicht vollkommen, so entsteht Hasenscharte, Wolfsrachen etc. Die Zunge entsteht als Auswuchs an der Innenseite des Unterkiefers. Den Gebilden des ersten Kiemenbogens wachsen vom Schädel her die Stirn- und Nasenfortsätze, die Nasenscheidewand etc. entgegen, wodurch die Augen- und Nasenhöhlen ihren Abschluss finden. Die Zahnsäckchen entstehen durch eine sich abschnürende Einstülpung des Ectoderms; auf die weitere Entwicklung kann hier nicht eingegangen werden. Das zweite Kiemenbogenpaar liefert den Steigbügel, den Proc. styloideus, das Lig. stylohyoideum und das kleine Horn des Zungenbeins; das dritte das grosse Horn und den Körper des letzteren. Die Kiemenspalten schliessen sich; normalerweise bleibt nur der dorsale Abschnitt der 1. Schlundspalte als äusserer Gehörgang, Paukenhöhle und Tuba Eustachii bestehen.

Die Cloakenöffnung (p. 637) ist die gemeinsame Oeffnung für den Darm einerseits und für das Allantoisende andererseits. Das letztere enthält die Oeffnungen der Allantois selbst, d. h. der Harnblase (p. 640) mit den Ureteren, ferner der Müller'schen und Wolff'schen Gänge, d. h. der inneren Geschlechtsorgane, und heisst daher Sinus urogenitalis. Dadurch, dass die Scheidewand zwischen Darm und Allantois in die Cloakenöffnung hervorwächst und das Perinaeum bildet, entsteht eine besondere Afteröffnung und eine vor ihr liegende Oeffnung des Sinus urogenitalis. Vor dieser letzteren entsteht ein länglicher Körper, welcher an der Unterseite eine Rinne trägt, die nach hinten in den Sinus urogenitalis ausläuft. Die Ränder dieser Rinne schliessen sich beim Manne, wodurch die canalförmige Harnröhre entsteht, die an der Spitze des länglichen Körpers, des Penis, mündet; den hinteren Theil der Harnröhre bildet der Sinus urogenitalis. Beim Weibe dagegen bleibt die Rinne offen, ihre Ränder wachsen zu den kleinen Schamlippen aus, und der Körper selbst wird zur Clitoris. Der Sinus urogenitalis aber verkürzt sich so, dass er nur noch eine Grube zwischen den kleinen Schamlippen bildet, in welche die Vagina und die Harnblase (als kurze Harnröhre) gesondert münden. Ferner liegen zu beiden Seiten der ursprünglichen Urogenitalöffnung zwei Hautwülste, welche beim Weibe die grossen Schamlippen bilden, beim Manne aber über dem hinteren Harnröhrentheil zum Scrotum zusammenwachsen und sich in einer persistirenden Nahtlinie

(Raphe) schliessen. In das Scrotum steigen im 8. Monat die Hoden aus der Bauchhöhle durch den Leistencanal hinab (Descensus testiculorum), ein Vorgang, welcher in den anatomischen Lehrbüchern abgehandelt wird.

6. Chronologie der Embryonalentwicklung.

Bei weitem die meisten Untersuchungen über die Entwicklung betreffen die Eier von Thieren, und zwar unter den Wirbelthieren wegen der leichten Beschaffung hauptsächlich (aus den vier Hauptclassen) Lachs, Frosch, Hühnchen und Kaninchen. Die Chronologie ist für diese Thiere sehr genau bekannt. Vom Menschen sind aus der ersten Zeit der Eientwicklung, in welche grade die wichtigsten Vorgänge fallen, nur wenige Eier bekannt, welche durch Aborten oder Tod der Mutter zur Untersuchung kamen; aus der 1. Woche ist sogar kein einziges menschliches Ei bekannt. Aus den spärlichen vorhandenen Angaben lässt sich ungefähr entnehmen, dass die Furchung in der Mitte der 2. Woche beendet ist; in die 2. Woche (Eier 3—6 mm.) fällt anscheinend die Anlage der Keimblase und Keimblätter, ferner der Chorionzotten; in die 3. Woche (Eier bis etwa 15 mm., Embryo 4—6 mm.?) ein grosser Theil der Embryonalabschnürung, Beginn der Amnionbildung, vielleicht sogar Abschluss derselben, Anlage der Allantois, der Kiemenbögen, der Mundbucht, des Herzens und der Aorten; in die 4. Woche (Eier 15—30 mm., Embryo 6—12 mm.) Vollendung des Amnion, Auftreten der Sinnesblasen, der Extremitätenstummel, der Leber, des Pancreas, der Wolff'schen Körper; in der 5. und 6. Woche ist schon die Cloakenöffnung vorhanden, die Kiemenspalten zum Theil geschlossen, der Darm völlig abgeschnürt, der Magen entwickelt u. s. w., der bisher stark gekrümmte Embryo ist mehr gestreckt. Im 2. Monat entwickeln sich die Zahnsäckchen, die Zunge, die Milz u. s. w. Im 3. Monate ist die äussere Körperform schon sehr vollständig in allen Theilen ausgebildet, mit Ausnahme des Descensus testiculorum, der erst im 8. Monat stattfindet.

7. Die Entwicklungsvorgänge nach der Geburt.

Mit der Geburt sind weder die formellen, noch die functionellen Entwicklungsvorgänge abgeschlossen. Namentlich der Beginn des extrauterinen Lebens und die folgende Zeit bis zur Pubertät sind durch wichtige Entwicklungsvorgänge ausgezeichnet. In diesen Zeitraum (Säuglings- und Kindesalter) fällt die Entwicklung der Knochen, der ersten und zweiten Zähne (über beide Gewebsbildungsprocesse s. d. hist. Lehrbb.), das energischste Wachsthum, vor allem aber die Entwicklung der Seelenthätigkeiten, welche von der ersten niederen, dem Reflexe nahestehenden Stufe durch die Mannigfaltigkeit der äusseren Eindrücke (Erfahrung, Lernen) immer weiter sich ausbilden.

Bei neugeborenen Thieren ist die Erregbarkeit der Muskeln und Nerven gering, die Zuckungscurve der Muskeln noch lang und die tetanisirende Reizfrequenz gering. Das Grosshirn ist noch sehr unentwickelt (vgl. p. 447); ebenso haben die Hemmungsfasern des Vagus noch keinen Tonus (Soltmann), sind aber auf Reizung wirksam (v. Anrep, Langendorff).

Das Wachsthum ist die Zunahme in allen Dimensionen und im

Gewichte des Körpers, bewirkt durch einen Ueberschuss der Einnahmen über die Ausgaben. Sämmtliche Gewebe und Körpertheile nehmen daran Theil, so dass im Allgemeinen die Proportionen des wachsenden Körpers erhalten bleiben; das Schema des Wachsthums ist hauptsächlich die Zunahme der Anzahl der gewebsbildenden Elemente, im Allgemeinen eine Wirkung der Zelltheilung, — weit weniger die Vergrösserung der bereits bestehenden; jedoch kommt auch diese als Wachsthumsmodus vor. Das gewöhnliche Maass für das Wachsthum ist die Längenzunahme des Körpers, und diese wiederum hauptsächlich an das Längenwachsthum der Knochen geknüpft, welches etwa bis zum 22. Lebensjahre dauert. — Das Wachsthum in anderen Dimensionen und die Gewichtszunahme dauert etwa bis zum 40. Jahre fort.

Eine Gewichtsabnahme kommt vor in den ersten Lebenstagen nach der Geburt; ferner nach dem 40.—50. Lebensjahre, woran sich etwa vom 50. Jahre ab eine Längenabnahme schliesst.

Man theilt gewöhnlich das Leben in folgende Zeitabschnitte (Lebensalter) ein:

Lebensalter.	Characteristik.	Dauer.
Säuglingsalter.	Bis zur ersten Dentition Stärkstes Wachsthum (um etwa $^2/_3$ d. h. um ca. 20 cm	Bis zum 7.—9. Monat.
Kindesalter.	Bis zur zweiten Dentition. Wachsthum im 2. Jahre ca. 10, im 3. ca. 7, dann pro Jahr ca. $5^1/_2$ cm.	Bis zum 7. Jahre.
Knabenalter.	Bis zur Pubertät.	7.—14. Jahr.
Jünglingsalter.	Bis zum Abschluss des Längenwachsthums	15.—22. Jahr.
Alter der Reife.	Bis zur beginnenden Rückbildung (Involution beim Weibe).	22.—45. Jahr.
Alter der langsamen Rückbildung.	Späteres Mannes- und Greisenalter.	45. Jahr bis zum Ende.

Die mannigfachen senilen Rückbildungsprocesse werden, da die Grenze des Pathologischen nicht sicher zu ziehen ist, besser in pathologischen Werken behandelt.

8. Der Tod.

Bei allen Thierarten existirt eine ziemlich bestimmte Lebensgrenze, so dass man das Erlöschen der Functionen zum normalen typischen Entwicklungsgange der Organismen zählen muss. Die eigentliche Ursache des normalen oder physiologischen Todes ist aber ebenso unbekannt wie die der Pubertätsentwicklung oder irgend eines anderen typischen Processes. Bei niederen Thieren ist häufig der Tod an die Vollendung des Fortpflanzungsgeschäftes geknüpft. Beim Menschen gerade ist wegen der Mannigfaltigkeit der durch das Culturleben u. dgl. eingeführten Schädlichkeiten die eigentliche typische Altersgrenze nicht angebbar; der Marasmus senilis umfasst eine grosse Reihe patholo-

gischer Erscheinungen von wenig regelmässigem Eintritt und Verlauf, welche zur Erklärung des Todeseintrittes nicht ausreichen. Es sind Fälle von nahezu 150jähriger Lebensdauer festgestellt.

Bei weitem die meisten Leben endigen durch zufällige Schädigungen, bei welchen die unmittelbare Todesursache in vielen Fällen übersehbar ist, namentlich wenn Kreislauf oder Athmung, die beiden für das Leben des Warmblüters unentbehrlichsten Functionen, gestört werden. Jedoch lässt sich sehr häufig, namentlich bei pathologischen Processen, die unmittelbare Todesursache nicht angeben. Als Zeichen des eingetretenen Todes wird am besten der Herzstillstand betrachtet, weil dieser leicht constatirbar, und zugleich diejenige Leistungsunterbrechung ist, welche am sichersten alle übrigen nach sich zieht. Abkühlung, Todtenstarre sind Erscheinungen, welche erst längere Zeit nach dem Tode eintreten.

Der todte Körper fällt der Fäulniss anheim, falls nicht vorher Vertrocknung (Mumification) eintritt, wie z. B. in der Regel an sehr kleinen Thieren bei gewöhnlicher Luftbeschaffenheit. Die Fäulniss ist ein unter der Einwirkung von Organismen eintretender complicirter chemischer Process, bei welchem die organischen Bestandtheile einer langsamen Oxydation unterliegen, und specifische Producte, darunter gewisse Alkaloide (Ptomaine), entstehen. Da die Keime der Fäulnissorganismen beständig zum lebenden Körper Zutritt haben, so muss angenommen werden, dass der Kreislauf ihre Einwanderung und Vermehrung verhindert, zumal da einzelne Theile, deren Kreislauf unterbrochen ist, ebenfalls der Fäulniss (Gangrän) anheimfallen, wenn ihre Lage so ist, dass organische Keime aus der Atmosphäre eindringen können.

Sach-Register.

(Bei den chemischen Körperbestandtheilen ist im Allgemeinen nur der Ort ihrer chemischen Besprechung, nicht die Stellen, die sich auf ihr Vorkommen beziehen, angegeben.)

Abbildung durch eine sphärische Fläche 525, durch mehrere 530, durch Linsen 534, im Auge 537.
Abdominaltypus der Athmung 125.
Abducens 426, 431.
Abführmittel 200
Abklingen 515, 560, 566.
Abmortual 275, 375.
Absonderung 137, 175, paralytische 146.
Absorption s. Gase und Aufsaugung.
Absorptionsspectra 49.
Absterben des Blutes 56, der Muskeln 282, der Nerven 379.
Abterminale Ströme 275.
Abwechselungen, Volta'sche 373.
Accelerans cordis 97.
Accessorius 425, 432.
Accommodation 539, 542; des Ohrs 499.
Accommodationsphosphen 578.
Acetonurie 216.
Achromasie 551.
Acidalbumin 36.
Acrylsäure 19.
Actionsströme des Muskels 293, 298, des Nerven 384, der Netzhaut 558, der Drüsen s. Secretionsströme.
Acusticus 425, 501, 505.
Adaptation 559.
Adenin 32.
Adenoidgewebe 206, 207.
Aderfigur, Purkinje'sche 556, 577.
Adergeflechte 468.
Aderhaut s. Chorioidea.
Aderlass s. Blutentziehung.
Adipocire 230.
Admortual s. abmortual.
Aëroplethysmograph 128.
Aërotonometer 107.
Aesthesiometer 474.
Aesthesodie 407.
Aether, Wirkung auf Blut 46.
Aetherarten 22.
Aethylen-, Aethyliden-Milchsäure 18.
Aethylenimin s Spermin.
After 199, 420; Entstehung 637, 650; widernatürlicher 195.
Agonie 169.
Alanin 29, 30.
Albumin 37; s. auch Eiweisskörper.
Albuminate 36, 38; s. auch Eiweisskörper.
Albuminoide 38.
Albuminurie 163.
Aldehyde 20.
Alkohol, Wirkung auf Blut 46, auf den Stoffumsatz 224, auf die Temperatur 256.
Alkohole 20.
Alkophyr 36, 190.
Allantoin, Allantursäure 31, 33.
Allantois 640.
Alloxan, Alloxantin 27, 28, 31.
Alternativen. Volta'sche 373.
Amboss s. Gehörknöchelchen.
Ameisensäure 17.
Ametropie 541; s. auch Optometrie.
Amide 26.
Amidosäuren 28, 30, 161.
Amine 24.
Ammenzustand 630.
Ammoniak 24; im Blute 110; Ausscheidung durch Athmung 111; Uebergang in Harnstoff 161.
Amnion 639.
Amöboidbewegung 309.
Amphibien, Kreislauf 62.
Ampullen s. Labyrinth.
Amylnitrit 215.
Amyloid 39.
Amylum s. Stärke.
Anectase 121, 123.
Anelectronus s. Electrotonus.
Aufangszuckung 267, 297.
Angiometer 76.
Anhydride 22, 35.
Anisotropie 260, 262, 309.
Anissäure, Anisursäure 20, 159.
Anklingen 515, 560.
Anpassung 8, 598.
Antagonisten 320.
Antialbumid 38.
Antipepton 190.
Antiperistaltik 193.
Antrum pylori s. Magenbewegung.
Aorta, Aortenbögen 637, 642, 646.

Aortenbulbus 62, 89, 102.
Aphasie 450.
Aplanasie 553.
Apnoe 111, 132, 134, 188, 410.
Apomorphin 188.
Apoplexie 446.
Apperceptionszeit 461, 462.
Arbeit 8, äussere, innere, negative 249; s. auch Muskelarbeit.
Arbeitsdyspnoe 135.
Area vasculosa 637.
Aromatische Verbindungen 16, 20.
Arrectores pili 170.
Arsenik, arsenige Säure 216, 224.
Arten, Entstehung 608.
Arterien 43, 60, 75, 77; Dehnbarkeit 81; Contractilität 98; Empfindlichkeit 102; Innervation s. Gefässnerven.
Arterienblut 57, 110.
Arterienpuls 72, 77; Grösse 79.
Arterientöne 82.
Arthrodie 314
Asche 14; Gehalt der Organe 16.
Asparagin 161, 222.
Aspiratae 355.
Aspiration des Thorax s. Thorax.
Asphyxie s. Erstickung.
Assimilation 14, 210; nervöse 391.
Association 456, psychische 464.
Associationssysteme 429.
Astigmatismus 554, 555
Asymmetrie des Auges 554, der Netzhautmeridiane 589.
Ataxie 483.
Atelectase s Anectase.
Athembewegungen 123, erste 123, 133, 628, terminale 134, periodische 135, 458; Rhythmus und Innervation 131.
Athemnerven 131.
Athmung 103, 105; innere 117, s. auch Muskelathmung; Mechanik 121, s.auch Athembewegungen; künstliche 111, 129; Gaswechselgrössen 112, 227; Wirkung auf den Stoffnmsatz 225, auf den Blutdruck 79; im Ei 626, 629, 647.
Athmungsbedürfniss 103, 132.
Athmungscentra 131, 186, 188, 414, 435.
Athmungsgeräusche 129.
Athmungsorgane 121.
Atlas 321.
Atmographie 129.
Atmosphäre 103.
Atrioventricularklappen 64, 65.
Atropin 94, 141, 145, 170, 194, 545, 548, 600.
Atterminale Ströme 275, 293.
Audiphon 494.
Aufsaugung 200; Nerveneinfluss 204.
Auge 519; schematisches 523; recudirtes 536; facettirtes 521; Entstehung 642, 644; Blutlauf 602.
Augenbewegungen 579, 585.
Augenbrauen 606.
Augendrehpunct 579.
Augenleuchten 257, 548.
Augenlider 605.
Augenmaass 600.
Augenmuskeln 583.
Augenspiegel 549.
Ausgaben des Körpers 3, 217.
Auslösung 4, 359.
Automatie 414, 435.
Axialstrom 383.

Bäder 253.
Bänderung, Fontana'sche 377.
Baldriansäure 17.
Balken 430, 443.
Barbitursäure 27.
Basis pedunculi 425.
Basstaubheit 511.
Bauchpresse 128.
Bauchreden 357.
Bauchspeichel s. Pancreassaft.
Becherzellen 155.
Befruchtung 612, 622, 624.
Begattung 623; spinales Centrum 409.
Belegzellen 147.
Bell'scher Lehrsatz 403.
Benzoësäure 20, 29, 159.
Benzol 16, 158.
Bernsteinsäure 19.
Beschleunigungsnerven 97.
Beuger und Strecker, Erregbarkeit 279.
Bewegung, thierische 3, 257, 313.
Bewegungsempfindungen 483, 504.
Bewusstsein s. Seelenthätigkeiten.
Bezoare 19.
Bicuspidalklappe 65.
Bienen Parthenogenesis 613.
Bier 240.
Bilanzversuche 217, 218.
Bild, Bildpunct 526; s. auch Abbildung.
Bildungsdotter 630.
Bilirubin etc. s. Gallenfarbstoffe.
Bindegewebe 178.
Binocularsehen 585, 586, 596.
Biogenetisches Gesetz 632.
Biuretreaction 36.
Blättermagen 189.
Blase s. Harnblase.
Blemmatotrop 582.
Blickfeld 569.
Blinddarm 192, 198.

Blut 43; Analyse 16, 17, 57; Bedeutung 58; Wirkung auf Glycogen 213; Entstehung, Erneuerung s. Blutbildung.
Blutbewegung 59, 71; Entdeckung 59; Geschwindigkeit 71, 81, 84, 85; Innervation 88; im Muskel 283; im Gehirn 466; im Auge 578, 602.
Blutbildung 207; embryonale 632, 634.
Blutdruck im Allgemeinen 71; im Herzen 79, 76; in Arterien 73, 75, 76, 70, 80; in Venen 83; in Capillaren 84; Einfluss auf das Herz 91; Regulation 102.
Blutegel 54.
Blutentziehung 58, 87.
Bluter 54.
Blutfarbstoff s. Hämoglobin.
Blutgase 105, 110.
Blutgefässdrüsen 176, 208, 209.
Blutgefässe s Arterien, Venen, Capillaren, Blutbewegung, Gefässnerven; Entstehung 637, 646; Einfluss auf das Blut 54.
Blutgerinnung 43, 44, 54.
Blutkörperchen, rothe 45; farblose 46, 53, 55; Zählung 46, 53; Bewegung in den Capillaren 84; Auswanderung 85; Erneuerung 207.
Blutkrystalle 48, 52.
Blutkuchen 43, 45.
Blutmenge 57; Einfluss auf den Blutdruck 81.
Blutplättchen, Blutspindeln 53.
Blutplasma 44, 53.
Blutserum 44, 45, 56.
Blutstillung 45, 87.
Blutströme, galvanische 56, 141.
Blutströmung s. Blutbewegung.
Blutumlauf, Dauer 85.
Blutung 43, 45, 87.
Blutvertheilung 58, 98.
Bogengänge s. Labyrinth.
Brechact, Brechmittel s. Erbrechen.
Brechungsgesetze 525, 530.
Brechzustand s Refraction.
Brennlinien, Brennstrecke 554.
Brennpuncte, Brennweiten 527, 531; des Auges 536.
Brenzcatechin 21, 158, 160.
Brenzschleimsäure 159.
Brillen 541.
Brod 239.
Bronchialmuskeln 130.
Brondgeest'scher Versuch 415.
Bronzed skin 176.
Brücke s. Varolsbrücke.
Brücke'scher Muskel 543.
Brütung 629.
Brunner'sche Drüsen 145, 197.
Brunst 615, 618.
Brustdrüse s. Milchdrüse, Thymusdrüse.
Brustkasten s. Thorax.
Bruststimme 343, 345.
Büschel, Haidinger'sche 577.
Bulbus s. Aortenbulbus, Auge.
Burdach'scher Strang s Funiculus cun.
Butalanin 29.
Butlactinsäure s Oxybuttersäure.
Butter, Butterfette 22, 172.
Buttersäure 17, 198.
Butylchloral 160.

Cachexia strumipriva 176.
Calabargift s. Physostigmin.
Campher 160.
Calorimetrie 244.
Canäle, halbcirkelförmige s. Labyrinth.
Capacität, vitale 127; des Herzens 86.
Capillarelectrometer 288, 292.
Capillaren 43, 60, 84, 578.
Caprinsäure, Capron-, Caprylsäure 17, 22.
Caput gallinaginis 622.
Carbamid s Harnstoff.
Carbaminsäure 26, 160.
Carbolsäure s. Phenol.
Carbonate 18, 109.
Cardia s Magen.
Cardinalpuncte 533, des Auges 536.
Cardiographie 69.
Cardiopneumatische Bewegung 129.
Carmin 32.
Carunkeln 641.
Casein 36, 38, 172.
Castraten 344, 620.
Cataleptische Starre 284.
Catelectrotonus s Electrotonus.
Cellulose 23; Verdauung 191, 197.
Centra, corticale s. Rindenbezirke.
Centralorgane s Gehirn, Rückenmark.
Centrirung des Auges 555, 571.
Centrum ciliospinale, anospinale 420.
Cerebrin 41.
Chalazen 615.
Charniergelenk 314.
Chenocholalsäure 19.
Cheyne-Stokes'sches Phänomen 135, 458.
Chiasma opticum 427, 587.
Chinasäure 159.
Chinin 224, 256, 310.
Chinolin 26, 33.
Chitin 42.
Chlor, Chloride 15, 120.
Chloral 160.
Chlornatrium 15, 224; Transfusion 59.
Chloroform, Wirkung auf Blut 46, auf Muskeln 285.

Chlorwasserstoffsäure 15, 120, 147, 149.
Cholalsäure 19.
Choleinsäure s. Taurocholsäure
Cholepyrrhin 33
Cholesterin, Cholesterinsäure 20, 150.
Choletelin 33.
Cholin 24, 25; Cholinsäure 19.
Choloidinsäure 19.
Cholsäure s. Cholalsäure, Glycocholsäure.
Chondrigen, Chondrin 41.
Chorda dorsalis 633, 636.
Chorda tympani 99, 144, 381, 486.
Chorioidea 548, 550, 602.
Chorion 640.
Chromasie des Auges 551.
Chromatophoren 310.
Chylus, Chylusgefässe 200, 205, 207.
Chymus 192.
Ciliarmuskel 543.
Circulus Willisii 466.
Clarke'sche Säulen 400, 469.
Clitoris, Entstehung 650.
Cloake 637, 640, 650.
Coecum s. Blinddarm
Coitus s. Begattung.
Collagen 39; Verdauung etc. s. Leim.
Collapsluft 127, 128.
Collateralinnervation 381.
Collateralkreislauf 103.
Collectivsysteme 527, 534.
Colostrum 171.
Coma 459.
Combinationstöne 513.
Commissuren des Rückenmarks 399, 402, 418; des Gehirns 430; der Optici 427.
Complementärfarben s. Farbensehen.
Complementärluft 126.
Concavlinsen 534.
Congestion 466.
Conjugation s Befruchtung.
Conjugirte Puncte und Ebenen 527, 529.
Consonanten 355.
Consonanz 514.
Contraction s. Muskeln u Wulstbildung.
Contrasterscheinungen 574, 587.
Convexlinsen 534.
Coordination 418, 437, 456.
Cornea s. Hornhaut.
Coronargefässe 65, 68, 91.
Corp cavernosa s. Penis; quadrigemina s. Vierhügel; callosum s. Balken; striatum s Streifenhügel; luteum 616, 617.
Corti'sches Organ s. Schnecke.
Costaltypus der Athmung 125.
Cotyledonen 641.
Cowper'sche Drüsen 620.
Cretinismus 445.
Cruor 43.
Crusta phlogistica s. Speckhaut.
Cumulus proligerus 615, 649.
Curare 94, 168, 206, 215, 216, 274.
Cuticularsubstanz 159.
Cyanamid 30
Cyansäure s Isocyansäure.
Cylinderlinse 545, 554.
Cystein, Cystin 29, 160.

Daltonismus s. Farbenblindheit.
Darm, Länge 180; Entstehung 634, 636, 637, 641, 650; Innervation 193; Drüsen 155; Zotten 200, 201, 203; Epithel 199, 201.
Darmathmung 116.
Darmaufsaugung 198, 200.
Darmbewegung 192.
Darmdrüsenblatt s. Keimblätter.
Darmfäulniss 196.
Darmfaserplatte 636.
Darmfisteln 139, 195; Thiry'sche s. Fisteln.
Darmgase 199.
Darmsaft 154; Wirkung 197.
Darmverdauung 195, 230.
Darwin'sche Theorie 7, 609, 632.
Debit des Herzens s Schlagvolum.
Decidua 617, 618, 625, 642.
Defibriniren 44.
Degeneration, paralytische, der Muskeln 283, der Nerven 380, centrale 381, 398, 406.
Dehnung, Wirkung auf Erregbarkeit 92, 277, 377.
Dehnungscurven 259, 272; Gewinnung 3.
Demarcationsstrom 289, 299, 375, 383.
Depressor, depressorische Nerven 101.
Descendenztheorie 609.
Descensus testiculorum 651.
Deutoplasma 613.
Dextrin 23.
Diabetes 165, 215.
Dialursäure 27.
Diamagnetismus 376.
Diapedesis 85.
Diastase 40, 213.
Diastole 64, 66; active 68, 90, 95.
Diathermansie der Augenmedien 561.
Dichte des Stromes 366.
Dicrotie 78.
Differentialrheotom 292.
Differenztöne 513.
Diffusion s. Endosmose, Gase etc.
Digitalin 96.
Dilatatoren s. Gefässnerven, Iris.
Dioptrie 534.

Dioptrik 525.
Diphthongen 355.
Discs 260; Discus proligerus s. Cumulus.
Disdiaclasten 262.
Dispersivsysteme 527, 534.
Dissimilation 391.
Dissociation 105.
Dissonanz 514.
Distanzschätzung 600.
Doppelbilder 593.
Dotter, Dotterhaut s. Ei.
Dottergang Dottersack 635, 641.
Dotterkrystalle 36, 41.
Drehmomente 318, 319, 584.
Drehschwindel s. Schwindel.
Drehung, specifische 18.
Dromograph, Dromometer 81, 82.
Druck, Wirkung 120, auf Nerven 377; intraocularer 604.
Druckfigur 578.
Druckpuncte 481.
Drucksinn 473, 474, 477.
Drüsen 137, 138; Ströme 141, 300; s. auch Brunner'sche, Meibom'sche, Blutgefässdrüsen etc.; Entstehung 645.
Ductus, Botalli 103, 646; omphalo-entericus s. Nabel; thoracicus 206; venosus Arantii 641, 647.
Duodenum s. Darm, Brunner'sche Drüsen.
Durst 233.
Dynamograph 326,
Dyslysin 19.
Dyspnoe 132, 134, 225, 308, 415.

Ectoderm s, Keimblätter.
Ei 612, 613, 625; Entdeckung 608; Entstehung 648; Reifung 614; als Nahrung 238; s. auch Eilösung.
Ejaculation 622.
Eientwicklung s. Entwicklung.
Eierstock 606, 612, 614, 616; Entwicklung 648.
Eihäute s. Zona, Chorion, Amnion etc.
Eikern 614, 625.
Eilösung 615, 624; Entdeckung 608.
Einschlafen s. Schlaf; der Glieder 377, 483.
Einschleichen in die Kette 367.
Eipole 614, 631.
Eischläuche 648.
Eisen 224, 235.
Eiströme 634.
Eiterung 85.
Eiweissdrüsen 145, 487.
Eiweisskörper 35, 36; Verdauung 190, 196, 197; Fettbildung 230.
Eiweissverbrauch 219, 221, 236, 304.
Elain, Elainsäure s. Olein, Oleinsäure.
Elasticität der Gefässe 81; der Muskeln 259, 272.
Elastin 39; Verdauung 191.
Electricität, thierische 3; Geschichtliches 287; Methodik 288; des Muskels 289; des Nerven 382; der Epithelien etc. 142; des Blutes 56; des Eies 634; des Gehirns 447, 448; des Auges 558; der Fische 343; — Wirkung auf Blut 46, auf das Herz 93, auf Muskeln 274, 308, auf Nerven 363, 366, auf das Rückenmark 407, 408, auf das Gehirn 440, 447, 451, auf das Auge 579, auf das Ohr 503, auf den Geschmack 487, auf electrische Fische 395.
Electrotonus, am Muskel 274, 298, 388; am Nerven 363, 385, 387, 391.
Elemente, chemische 12
Embryo s Entwicklung und Foetus.
Emmetropie 539
Empfindlichkeit der Organe 472.
Empfindung s. Seelenthätigkeiten.
Empfindungen, excentrische 361.
Empfindungskreise, der Haut 478; der Netzhaut 569.
Emulsion 23, 196.
Emydin 41.
Endkolben 482.
Endolymphe 501.
Endosmose 139, 202.
Energie, Erhaltung 6, 8; kinetische 9; potentielle 10; specifische 362, 511, 564.
Entartung s. Degeneration.
Entfernungsschätzung 600.
Entladungshypothese 307.
Entoderm s. Keimblätter.
Entoptische Erscheinungen 576.
Entotische Erscheinungen 517.
Entschlusszeit 463.
Entwicklung 628, 651.
Entzündung 85, 243.
Enzyme 40, s a. Pepsin, Trypsin etc.
Epiglottis s. Kehlkopf.
Epilepsie 448.
Epistropheus 321.
Erblichkeit 7.
Erbrechen 188.
Erection s. Penis.
Erfrieren 255
Erholung s. Ermüdung.
Erinnerung 455.
Erkennungszeit 461, 462.
Ermüdung, allgemeine 457; der Muskeln 280, 306; der Nerven 378; des Ohres 515; des Auges 559, 574.
Ernährung s. Nahrung, Stoffwechsel.
Erregung 4; allgemeines Gesetz 274, 366, 370; polares 274, 308, 311, 369, 375.

Erstickung 103, 132, 134; Blut 110.
Essen 181.
Essigsäure 17.
Euter 173.
Excremente s. Koth.
Excrete 137, 219; Excretin 199.
Experiment 1; Exp. mirabile 459.
Explosivae 355, 356.
Exspiration s. Athembewegungen.

Facialis 426, 432, 486.
Faeces s. Koth.
Fäulniss 284, 653; im Darm 196.
Farbenblindheit 562, 565, 566.
Farbenkreisel 573.
Farbenmischung 562.
Farbensehen 561, 564, 587.
Farbenwechsel der Amphibien 310.
Farbstoffe 33, des Blutes 47.
Faserstoff s. Fibrin.
Faserzellen, contractile s. Muskeln, glatte.
Fenster, ovales 495; rundes 500.
Fermente 22, 39; zuckerbildendes der Leber 213; s. auch Enzyme.
Fernpunct 539.
Fernrohr 535, 571, 572.
Fett, Fettgewebe 16, 178, 221, 232; Ansatz, Bbildung 211, 219, 222, 223, 230.
Fette 22; Verdauung 191, 196; Aufsaugung 202, 211; Nährwerth 223.
Fettsäuren 16.
Fettwachs s. Adipocire.
Fibrillen 260.
Fibrin 38, 44, 54.
Fibrinferment 40, 55.
Fibringeneratoren 54, 620.
Fibroin 39.
Fieber 109, 249, 254.
Filtration 139.
Fische, Blut 45; Kreislauf 61, 62; Schwimmblase 332; Stimme 345; Auge 542; Hautströme 142; electrische 393.
Fisteln 139; Thiry'sche 155, 192, 193.
Fistelstimme 344, 345.
Fixiren 569, 585.
Flamme, manometrische 336, 345.
Fleck, blinder, gelber 556, 568.
Fleisch 238, 301; s. auch Muskeln.
Fleischansatz 221, 223.
Fleischfresser 156, 181.
Fleischmilchsäure 18.
Fleischprismen 260.
Flimmerbewegung 311.
Flimmern, paralytisches 284, 382.
Flüstern 346, 347.
Flug 333.
Fluorescenz der Augenmedien 561.
Fluoride 15, 120, 178.
Foetus s. Entwicklung; Blut 647; Lunge 121; s. auch Neugeborene.
Follikel 200; Graaf'sche s. Eierstock.
Foramen ovale 103.
Fortpflanzung 3, 8, 607; der Erregung s. Leitung, Leitungsvermögen etc.
Fovea cardiaca 637; centralis s. Netzhaut.
Fremitus pectoralis 344.
Froschstrom 290.
Frostgefühl 481.
Fruchtbarkeit 610.
Fruchthof 632.
Fundusdrüsen 147.
Funiculus gracilis, cuneatus 402, 421, 423.
Furchung 625, 630.
Furfurol 159.
Fuss des Hirnschenkels 425.
Fussgelenke 324.

Gähnen 131.
Gährung 21; des Harns 157.
Gährungsmilchsäure 18.
Gänsehaut 170.
Galle 16, 149; Wirkung 195, 196, 203.
Gallenblase 149, 153.
Gallenfarbstoffe 33, 52, 150, 152.
Gallenfisteln 152, 203.
Gallensäuren s. Glycocholsäure etc; Wirkung auf Blut 46, auf Eiweiss 195.
Gallussäure 158.
Galvanische Erscheinungen s. Electricität.
Galvanotropie 408, 440.
Gang s. Gehen.
Ganglien s. Spinalganglien, Sympathicus.
Gangliengrau 430.
Ganglienzellen 380, 399, 470.
Ganglion coeliacum 470, submaxillare 146, 469.
Gase, Absorptionsgesetze 105; lockere Bindung 105; Wirkungen 120.
Gaspumpe 106.
Gasspannung, in Flüssigkeiten 105; im Blute 106, 110, 114; in Geweben 117.
Gastrula 632.
Gaswechsel s. Athmung; Messung 112; Grössen 227.
Gaumen, Gaumensegel 183, 346, 357; Bildung 650.
Gaumenbuchstaben 355.
Gebiss s. Zähne.
Geburt 626.
Gedächtniss 455.
Gefässcentra 100, 414, 420, 437.
Gefässe s. Blutgefässe, Lymphgefässe.
Gefässfigur s. Aderfigur.
Gefässhof s. Area vasculosa.
Gefässnerven 97, 99, 283.

Gefühl 472.
Gehen 325.
Gehirn, Geschichtliches 396; Anatomisches 420; Physiologie 413, 434, 465; Chemie 16, 465; Entstehung 636, 642.
Gehirnbewegung 78, 467.
Gehirndruck 467.
Gehirnganglien s. Streifenhügel, Linsenkern.
Gehirnnerven, Geschichtliches 396; Ursprung, Kreuzung 421, 424; Function 431
Gehörgang 493.
Gehörknöchelchen 494; Entstehung 649.
Gehörorgan 491; Entstehung 644, 649.
Geistesarbeit, Stoffumsatz 226.
Gelbsucht 151.
Gelenke 314.
Gelenkschmiere s Synovia
Gemeingefühle 473
Generatio spontanea s. Urzeugung.
Generationswechsel 630.
Genussmittel 240
Geräusche 506; Wahrnehmung 509
Gerbsäure 158.
Geruchsorgan 488; Entstehung 644
Geschlechter 612; Entstehung 649.
Geschlechtsreife s Pubertät
Geschlechtstheile s Eierstock, Harn etc.; Entwicklung 636, 647, 650
Geschmack, electrischer 487.
Geschmacksorgan, Geschmackssinn 485.
Gesichtserscheinungen, subjective 573; entoptische 576.
Gesichtsfeld 568; Wettstreit 587.
Gesichtslinie s Sehaxe.
Gesichtssinn s. Auge.
Gesichtswinkel 444; s. auch Sehwinkel.
Getreidekörner 238.
Gewebssäfte, Gewebe 177, 178, 204.
Gewürze 234.
Ginglymus 314.
Giraldés'sches Organ 648
Glanz, stereoscopischer 599.
Glaskörper s. Auge.
Gleichung, persönliche 459
Globulin 38, 51, 52, 56.
Globus pallidus 429.
Glomeruli s. Niere.
Glossopharyngeus 99, 186, 425, 433, 486.
Glottis s Kehlkopf.
Glucoside 23, 41.
Glutaminsäure 29, 196.
Glutin s Leim
Glycerin, Glyceride 20, 22, 214, 223; s auch Fette.
Glycerinphosphorsäure 23; s. a. Lecithin.
Glycin s. Glycocoll.
Glycocholsäure 29, 149.
Glycocoll 28, 39, 159, 161.
Glycogen 24, 212, 215, 303, 304, 305.
Glycolsäuren, Glycolursäure, Glycolylharnstoff 17, 28.
Glycosamin 42
Glycosurie s. Diabetes.
Glycuronsäure 22, 160.
Gmelin'sche Reaction 33.
Goll'sche Stränge s. Funic. gracilis.
Grammophon 349.
Granulosazellen s. Membr. granulosa.
Graphik 2.
Grosshirn, Anatomisches 428, 443; Entwicklung 643; Physiologie 443.
Grubengas 16, 112, 120, 199.
Gruppenbildung 93, 135, 458.
Guanidin, Guanin 25, 32.
Guanogallensäure 19.
Gummi 24.
Gymnotus 393.
Gyrus sigmoideus 445.

Haarbalgmuskeln 170.
Hämatin 34, 51, reducirtes 52; eisenfreies 52.
Hämatoidin 52, 152.
Hämatokrystallin s. Hämoglobin.
Hämatoporphyrin 52
Hämin 51
Hämochromogen 52.
Hämodromometer 81.
Hämodynamik 71, 73.
Hämoglobin 40, 47, 108, 152, 252, 301.
Hämophilie 54
Hämosiderin 52.
Haftbänder 315
Hagelschnüre, Hahnentritt 615.
Haidinger'sche Büschel s Büschel.
Hallucinationen 457, 579
Halssympathicus 97, 98, 99, 144, 175, 470
Hammer s. Gehörknöchelchen
Harmonie 515
Harn 16, 156 168; Absonderung 161
Harnblase 166; Entstehung 640, 650
Harncanälchen s Niere.
Harndrang, Harnentleerung 166
Harnfarbstoffe 34, 161.
Harngährung 157.
Harnleiter 165
Harnröhre 166; Entstehung 650.
Harnsack s. Allantois.
Harnsäure 31, 161, 162; Schicksal 158.
Harnstoff 26, 31, 161; Entstehung, Ausscheidung 161, 162; als Maass des Stoffwechsels 219.
Haube 189; des Hirnschenkels 424

Hauchen 111, 130
Hauptbrennpuncte und Weiten 531, 536
Hauptpuncte, Hauptebenen 525, 530; des Auges 536.
Hauptstrahl 526, 530, 533.
Hauptzellen 147.
Haushalt, thierischer 217.
Hautabsonderungen 168.
Hautathmung 116.
Hautdrüsen 170; der Amphibien 171.
Hautempfindungen 473, 481.
Hautfarbenwechsel 310.
Hautmuskeln, glatte 170
Hautplatten 636.
Hautreize, Einfluss auf Stoffumsatz 226.
Hautresorption 203.
Hautströme 141, 290, 295, 300.
Hauttalg 170
Hauttemperatur 243.
Helligkeit 559
Hemialbumin, Hemialbumose 38, 190.
Hemiopie 588.
Hemipepton 190.
Hemiplegie 446.
Hemisystolie 62
Hemmungsbänder 316.
Hemmungsnerven 94 135 194, 278, 419
Herbivoren s. Pflanzenfresser.
Hermaphroditismus 612, 647.
Herz 60; vergleichend Anatomisches 62; Entstehung 637, 646; Schlagvolum 86; Kraft 66; Saugkraft 67; Blutdruck 76; Arbeitsgrösse 76; Innervation 88; Musculatur 62, 89; Ernährung 91; galvanisches Verhalten 291, 294, 295 296
Herzen, accessorische 83, 89, 92, 95.
Herzganglien s Herznerven
Herzgifte 94
Herzklappen 65.
Herznerven 94, 97, 651.
Herzohr 66
Herzstoss s. Spitzenstoss
Herztöne 68.
Herztonus s. Tonus
Heteroxanthin 32.
Hexenmilch 174
Hidrotsäure 168.
Highmorshöhle 490.
Hineinschleichen s Einschleichen.
Hinterhirn 642.
Hippursäure 29, 159, 161.
Hirn s. Gehirn, Grosshirn etc.
Hirnanhang s. Hypophysis.
Hirnnerven s Gehirnnerven.
Hirnschenkel s Pedunculus
Hitzegefühl 481.
Hoden 612, 619; Entwicklung 648, 651.
Hodensack, Entstehung 650.
Höhlenflüssigkeiten 177, 204.
Höhlengrau 430.
Hörcentra 449.
Hören s Gehörorgan; subjectives 516.
Hörhaare 501.
Höhrrohr 493.
Hörschärfe 507.
Homöothermie 242.
Horn, Hornabstossung 39, 217.
Hornblatt 635.
Hornhaut 178, 523, 553, 554; Nervenendigungen 482.
Horopter 589.
Hüftgelenk 316, 319, 322; Muskeln 319.
Hülle, seröse 640.
Humor aqueus 177, 525, 603.
Hunger 233; Hungern 220.
Husten 130, 137
Hyalin 42.
Hydantoin, Hydantoinsäure 28, 160.
Hydatide 648.
Hydrobilirubin 34, 52.
Hydrochinon 158, 160
Hydrocele 177.
Hydrolytische Spaltungen, Fermente etc. s. Spaltung, Fermente, Synthesen.
Hyocholalsäure 19
Hyperästhesie 405, 419
Hypermetropie 541.
Hppnotismus 459.
Hypoglossus 381, 424, 434
Hypophysis 177, 442.
Hypoxanthin 32

Ichthin 41
Icterus 151.
Identität der Netzhäute s. Netzhaut
Idiomusculäre Contr. s. Wulstbildung.
Jecorin 41.
Imprägnationspfropf 624.
Inanition 220.
Indican, Indigblau 34, 160.
Indifferenzpunct 364.
Indol, Indolschwefelsäure 26, 34, 160, 196.
Inductionsströme, unipolare Inductionswirkungen 276, 372.
Inosinsäure 33.
Inosit 21
Insecten, Augen 521; Harn 156.
Insel 429, 450.
Inspiration s Athembewegungen.
Intercostalmuskeln 124.
Intermedius Wrisbergii 425.
Intermittenzton 508
Intervallempfindlichkeit 508.
Involution 616, 652
Iris 132, 277, 542, 545.

Irradiation 417, 457, 479, 576.
Isocholesterin 20.
Isocyansäure 27, 160.
Isometrisch, isotonisch 265.

Kälte, Wirkungen 255, auf Gefässe 98, auf Muskeln 266, 269, 276, 291; auf Nerven 363. 376, auf Stoffumsatz 225, auf Wärmebildung 252
Kältegefühl, Kältepuncte s. Temperatursinn.
Käse 173; s. auch Casein
Kalisalze, Wirkung auf Muskeln 277, auf den Darm 195.
Kalksalze 224.
Kaltblüter 225. 227, 242, 243 467; Verwendung 2; künstliche 255.
Kartoffeln 240.
Karyokinese 611
Kauen 181.
Kaumagen 189.
Kehlkopf 130, 136, 185 279, 338; unterer der Vögel 345; passive Bewegungen 126, 184, 343, 346.
Kehlkopfspiegel 341.
Keilstrang s. Funic. cuneatus.
Keimbläschen, Keimfleck s. Ei.
Keimblätter, Keimblase 631.
Keimdrüsen s. Eierstock, Hoden.
Keimepithel 648.
Keimscheibe 615.
Keratin 39.
Kerne der Hirnnerven s. Gehirnnerven.
Kerntheilung 611.
Ketone 20.
Kieferbildung 649.
Kiefergelenk 182.
Kiemen 121.
Kiemenbögen. Kiemenspalten 642, 650
Kieselsäure 15.
Kinder, Nahrungsbedarf 237; s. a. Neugeborene.
Kinesodie 407.
Klang, Klangfarbe 334; Wahrnehmung 509, 510.
Kleidung 253.
Kleinhirn 427, 438, 442; Bahnen 402.
Kletterversuch 438.
Klopfversuch 96
Kniegelenk 316, 323.
Kniehöcker 428.
Knochengewebe 16, 178.
Knochenleitung 492.
Knochenmark 208.
Knochenverbindungen 313.
Knorpelgewebe 16, 178.
Knospung 612.
Knotenpuncte 526, 530, 533; des Auges 536, 537.
Kochsalz s. Chlornatrium.
Körnchenströmung 310.
Körper, gelber 616, 617.
Kohlehydrate 22, 23, 212, 223, 231.
Kohlenoxyd 49, 120.
Kohlensäure 18; im Blute 108; Entstehung 117: Wirkung 120, 133, 481; Ausscheidung 104, 114, 119. Mengen 227; als Maass des Stoffwechsels 219.
Kohlenwasserstoffe 16
Kopfgelenke 321.
Kopfmark, Anatomie 421; Physiologie 434.
Kopfstimme s Fistelstimme.
Kostmaass 236.
Koth 198, 238; Entleerung 199.
Krämpfe bei Erstickung s. Erstickung.
Kraft, lebendige 9; absolute des Muskels s. Muskelkraft; optische 534; s. auch Energie
Krampfcentrum 436.
Kreatin, Kreatinin 30, 31.
Kreislauf s. Blutbewegung.
Kresol 160.
Kreuzung im Rückenmark 401, 405; im Gehirn 423, 430, 446.
Kropf, der Vögel, 189; der Schilddrüse s. Schilddrüse.
Krystalllinse s. Linse.
Kugelgelenke 314; Bewegung 319.
Kurzsichtigkeit 541.
Kussmaul Tenner'scher Versuch 133, 436.
Kymographion 77,
Kynurensäure, Kynurin 33

Labdrüsen s. Fundusdrüsen.
Labferment, Labmagen 40, 147, 189, 191, 196.
Labyrinth, des Ohrs 500, 503; der Nase 488.
Lackfarbenes Blut 46.
Ladung 149.
Längenschätzung 601.
Larven 630.
Laryngei s. Vagus.
Laryngoscop 341.
Latenzstadium, des Muskels 264, 265, 296; des Herzvagus 94
Laufen 325.
Leben 1; Erscheinungen 3.
Lebensalter 652.
Lebenskraft 5
Lebensrad 573
Leber 150. 162, 209, 212; Entstehung 645
Lecithin 25, 41.

Legumin, Leguminosenfrüchte 240.
Leichenstarre s. Todtenstarre.
Leichenwachs 230.
Leim 39, 214; Verdauung und Pepton 191 196; Nährwerth 222
Leistungen 241, 249; Einfluss auf Stoffumsatz 226
Leitung s. Nerven Muskel.
Leitungsvermögen, doppelsinniges der Nerven 362; galvanisches, der Muskeln 297, 307, 308, der Nerven 386, des Körpers 299.
Leuchten, thierisches 3, 256; im Auge 257, 548.
Leucin 29, 161, 196; Leucinsäure 18
Leucocythen s. Lymphkörperchen
Leukämie 210
Levator ani 199.
Licht, Einfluss auf Stoffumsatz 226, Wirkung auf Muskeln 277, auf das Auge s. Netzhaut; s. a Leuchten
Lidschlag 605.
Lieberkühn'sche Drüsen 155, 197.
Lingualis 144, 381, 486.
Linse 522, 536, 542, 554; Entstehung 644.
Linsen 534; schiefe Incidenz 553.
Linsenkern 429, 451.
Lippenbuchstaben 355
Liquidae 355.
Liquor. pericardii, peritonei etc 177; cerebrospinalis 177, 468; sanguinis 44, 53; lymphae 204; ammii 639.
Listing'sches Gesetz 580
Lithofellinsäure 19.
Lobi optici 413, 419, 442.
Lochien 628
Locomotion s Gehen; Centra 438, 440.
Loupe 535, 571, 572.
Luft, im Wasser 103; Druck auf Gelenke 315.
Luftröhre, Luftwege 129; s auch Tracheen
Lungen 121, 126; Wärmebildung 251; Entstehung 645; Entwicklung 123.
Lungenathmung 111, 115, 126
Lungenentzündung s. Pneumonie.
Lungenkreislauf 61, 63 76 80, 87, 98, 123
Lungenoedem 91.
Luxusconsumption 229.
Lymphdrüsen 206, 207.
Lymphe 177, 204; Gasgehalt 117.
Lymphgefässe, Lymphherzen 200, 204, 206.
Lymphkörperchen 53, 203, 206, 207.

Mästung 230.
Magen 187, Entstehung 644; Anhangsapparate 188; Selbstverdauung 191; Aufsaugung 192, 200; Ausschaltung 198.
Magenbewegung 187.
Magendrüsen, Magenfisteln, Magensecrete 139, 146, 189.
Magenverdauung 189.
Magnetismus 376.
Malonsäure 19.
Malopterurus 393.
Maltose 21, 23.
Mandeln s. Tonsillen.
Manégebewegung s. Zwangsbewegungen
Margarin, Margarinsäure 17, 23.
Mark, verlängertes s. Kopfmark.
Mastdarm 198
Maximumthermometer 242.
Medulla oblongata s Kopfmark.
Medullarplatte, Medullarrohr 635, 642.
Meibom'sche Drüsen 171, 606.
Melanin 34
Membrana granulosa 615, 616, 648.
Menstruation 615, 618, 624, 628.
Menthol 481.
Mercaptursäure 160.
Mesenchymkeim 632, 634.
Mesenterium Entstehung 636.
Mesoderm s. Keimblätter.
Mesoxalsäure 27.
Metallglanz 599.
Metamorphose, progressive, regressive 14; schleimige 145, 155; d. Insecten 650.
Methämoglobin 52.
Methan s Grubengas.
Methylamin 24.
Methylhydantoinsäure 160.
Methyluramin 25, 30
Microcephalie 445.
Micropsie 600.
Micropyle 614, 624.
Microscop 535, 571, 572, 599
Milch 16, 171, 238; Verdauung 191, 196, 197.
Milchdrüse 173, 616.
Milchsäure 18, 21.
Milchzucker 21, 174, 191.
Millon'sche Reaction 37.
Milz 208; Entstehung 676; Blut 53.
Minimalluft 127.
Mischfarben s. Farbensehen.
Mitbewegung, Mitempfindung 456 457.
Mitose 611.
Mitralklappe 65.
Mittelhirn 438, 642.
Mittelohr 494
Mittelplatten 636.
Mittelscheibe 261.

Molecularbewegung 310.
Molken 178
Mouches volantes 576.
Mucin 39, 42, 145.
Müller'scher Gang 648.
Mund, Entstehung 637, 649; Mechanik 180, s. auch Sprache; Secrete 143.
Murexid 31.
Muscarin 94
Muskelgefühl 281. 483
Muskelgeräusch 267
Muskeln 257; Geschichtliches 258; quer- und schräggestreifte 258, 259; glatte 258, 307; rothe und weisse 265, 279, 285; Chemie 16, 212, 215, 301, 305, 309; Plasma, Serum 302; Athmung 282 302, 303; Gefässinnervation 100, 283; Sensibilität 281, 308; Irritabilität 258, 272; Reize 274, 278; Contraction 261, 266; Leitung 269; Grösse 271; Kraft 270, 320; Arbeit 273 286; Stoffverbrauch 226, 302; Theorie 306; Absterben 282; Degeneration 283; Starre s Todtenstarre; Wirkung 317; thermische Wirkungen 286, galvanische 287, 388.
Muskelstrom 289, 299; am Menschen 294
Muskelton 267.
Muskeltonus 414.
Mutterkuchen s Placenta.
Mydriatica 548
Myographion 262
Myopie 541
Myosin 38 306
Myotica 548
Myristinsäure, Myristin 17, 22.

Nabel, Nabelblase, Nabelgang 635. 641.
Nabelgefässe, Nabelstrang 103, 626, 641.
Nachbilder 559, 560, 573.
Nachgeburt, Nachwehen 628.
Nachhirn 643.
Nachschwankung, positive 385
Nachstrom, electrotonischer 298, 386
Nachwirkung, elastische 259.
Näseln 348.
Nahepunct 539
Nahrung, Nahrungsstoffe, Nahrungsmittel 232 233, 238; Menge 236; Eintheilung 235, 304; Verbrennungswärme 248.
Nahrungsdotter 613, 630.
Naphthalin 160.
Nase, Bildung 644, 649; Athmungsfunction 111, 129, 138; Geruchsfunction 488.
Nebendotter s Ei.
Nebeneierstock, Nebenhoden 648
Nebenhöhlen der Nase 490.
Nebennieren 176, 646.
Nebenoliven 427.
Nebenschliessung 367.
Neigungsstrom 290
Nephrotomie 162.
Nerven, Entstehung 643; Geschichtliches 359, 396; allgem. Physiologie 359, 389, specielle 393, 396, 431, 470; Absterben 379; Degeneration 379, 380; Regeneration 380; Leitung 360 389; Reize 363, 376, 378; galvanische Erscheinungen 382; Theorie 387; Arten 391; sensible, Erregung 366, 370; trophische 146, 391; vasomotorische etc s Gefässnerven; secretorische 140, 146; regulatorische s. Hemmungs-, Beschleunigungsnerven; pressorische, depressorische 101; specif. Energie s. Energie
Nervenendknäuel, Nervenendkolben 482.
Nervenendplatte 265, 278, 307.
Nervenstrom 382.
Nervensystem 4, 359, 396; Entwicklung 635, 642
Nervus, abducens s. Abducens; etc.
Netzhaut 549. 555, 556, 567; Correspondenz 586, 588, 596; Gefässversorgung 602; Blutlauf 578; Entstehung 644.
Netzhautbilder 537.
Netzhautpurpur 557.
Netzhautströme 558.
Netzmagen 189.
Neugeborene 123, 128, 133, 171, 280, 447, 651.
Neurin 25.
Neuroglia 402.
Neurokeratin 39
Nickhaut 585, 605.
Nicotin 94, 194, 436. 470, 548.
Niere 161, 165; Venenblut 118; Entstehung 647.
Niesen 130.
Niveaureflex 455.
Noeud vital s. Athmungscentrum.
Normalfläche 590, 593.
Nuclein 41.
Nussgelenk s. Kugelgelenk.
Nystagmus 439
Nysten'sches Gesetz 284, 285.

Obertöne s. Klang.
Oculomotorius 426, 431.
Oecoid 46.
Oedem 204.
Oeffnungstetanus 373, 391.
Oeffnungszuckung s. Zuckungsgesetz.
Oeldrüsen 171.
Oele, Oelsäuren 19, 22.

Oesophagus s. Schlund.
Ohnmacht 466.
Ohr s. Gehörorgan.
Ohrenklingen, Ohrensausen 516.
Ohrenschmalz 171, 518.
Ohrlabyrinth s. Labyrinth.
Ohrmuschel 493, 518.
Ohrtrompete s. Tuba Eustachii.
Olein, Oleinsäure 19, 22.
Olfactie 491.
Olfactorius 427, 431, 491.
Oliven 427.
Oncograph 78.
Ophthalmometer 524.
Ophthalmoscop 549.
Ophthalmotrop 582, 585.
Opisthotonus 410.
Opticus 427, 431, 578; Entstehung 644; s. auch Chiasma, Netzhaut.
Optogramme 557.
Optometrie 539, 550, 551.
Organ, electrisches 362, 393.
Organeiweiss 229.
Orientirungsprincip 583.
Ornithin, Ornithursäure 159.
Ortho-Rheonom 369.
Ortssinn, der Haut 473, 477; des Ohres 517; der Netzhaut 568, 570.
Otolithen 501, 505.
Ovarium, Ovulum s. Eierstock, Ei.
Oxalsäuren 18, 27.
Oxalursäure 27.
Oxybenzoësäuren 16, 20, 159.
Oxybuttersäure 18, 216.
Oxydation 4, 13, 217, 246; s. a. Sauerstoff.
Oxyhämoglobin s. Hämoglobin.
Oxypropionsäuren 18.
Ozon 12 108.

Pacini'sche Körperchen 482
Palmitinsäure, Palmitin 17, 22, 23
Pancreas 153; Exstirpation 197, 215.
Pancreassaft 153; Wirkungen 195.
Pansen 189.
Pantograph 2.
Papillarmuskeln 65.
Papillen der Cutis 482; der Zunge 485.
Parabansäure 27, 31, 32.
Parablast 634.
Paraglobulin 38, 56.
Paralbumin 38.
Parallelogramm der Drehmomente 319.
Paramilchsäure 18.
Paraxanthin 32.
Parenchyme, Parenchymsäfte 177, 178, 204.
Parenchymganglien 469.
Parepididymis, Paroarium 648.
Parotis s. Speichel.
Parthenogenesis 612, 613.
Partialtöne s. Klang.
Paukenhöhle s. Trommelhöhle etc.
Pedunculus cerebri 424.
Penis 171; Erection etc. 99 621; Entstehung 650.
Pepsin 40 147, 149, 189.
Peptonblut 54.
Peptone 35, 190, 211, 213.
Perceptionszeit 461, 462.
Pericardialflüssigkeit 177.
Perilymphe 501.
Perimetrie 569.
Periode s. Menstruation.
Periodik, centrale s. Herz, Athmung.
Periscopie 553.
Peristaltik s. Darmbewegungen.
Peritonealflüssigkeit 177.
Peritonealhöhle, Entstehung 633, 634, 636.
Perpetuum mobile 9.
Perspiration s. Hautathmung.
Pettenkofer'sche Reaction 20.
Peyer'sche Haufen 201.
Pflanzen, Ströme 301.
Pflanzenfresser 156, 158, 180, 181, 224, 238.
Pfortader 61, 151, 214; Entstehung 645.
Phantasmen s. Hallucinationen.
Pharynx s. Schlundkopf.
Phenol (Phenylsäure), Phenolschwefelsäure 20, 158, 159, 196.
Phenylcystin 30, 160.
Phloridzin 215.
Phonautograph 337.
Phonismen, Photismen 606.
Phonograph 348.
Phonophotographie 337, 349.
Phosgen 27
Phosphate 15, 109.
Phosphor, Einfluss auf Stoffumsatz 224.
Phosphorsäure 15.
Phosphorwasserstoff 120
Photographie 3, 288, 292, 326, 333, 337.
Phrenicus 131 136.
Phrenograph 129.
Physostigmin 545, 548
Picrotoxin 415, 436.
Pigmente, Pigmentzellen 33, 310.
Piqûre s. Zuckerstich.
Pilocarpin 169, 170.
Pitot'sche Röhrchen 82.
Placenta 121, 625, 641.
Plasma s. Blut, Lymphe, Muskeln.
Platte, electrische 393.
Pleiomere Muskeln 291.
Plethysmographie 70, 77, 78, 82.

Plexus, sympathische 468; myentericus 193; renalis 165; lienalis 209; coeliacus 215; chorioidei 468.
Pneumographie, Pneumometrie 128, 129.
Pneumonie, neuroparalytische 130.
Pneumothorax 122, 123.
Poikilothermie s Kaltblüter
Point vital s Athmungscentrum.
Polarisation, galvanische, des Muskels 247, der Nerven 386.
Polarisationsmicroscop 260.
Polycrotie 78.
Polyopie 555.
Polyspermie 625.
Polyurie 165, 215, 237.
Polzelle s. Richtungskörper.
Pons Varolii s. Varolsbrücke.
Praesentationszeit 461.
Presbyopie 545.
Pressorische Nerven 101.
Primärstellung s Augenbewegungen.
Proc. vermiformis s. Wurmanhang.
Pronucleus s Eikern, Spermakern.
Propepton 190.
Propionsäure 17.
Prostata 620.
Protagon 41.
Protamin 620.
Proteinstoffe s Eiweisskörper.
Protoplasma, Bewegungen 309; galvanisches Verhalten 300.
Psalter s Blättermagen.
Pseudomotorische Wirkungen 382.
Pseudopodien 310.
Pseudoscop 598.
Psychophysisches Gesetz s Weber'sches.
Ptomaine 25, 653.
Ptyalin 143, 189.
Pubertät 609, 615, 620
Puls s Arterienpuls, Venenpuls.
Pulsfrequenz 70, 91.
Pupille s. Iris
Purpur 563; s. auch Sehpurpur.
Pylorus, Pylorusdrüsen s. Magen.
Pyramidenstränge 401, 423.
Pyromycursäure 159.

Quakversuch 409.
Querströme 276, 297, 371.
Quotient, respiratorischer 119, 226.

Rachen s. Pharynx.
Raddrehungen s. Augenbewegungen.
Räuspern 180.
Rahm 172.
Ranzigwerden 23.
Raumsinn s. Ortssinn.
Reaction, thierische 4; s. auch Reflex.
Reactionszeit 363, 460.
Rectum s. Mastdarm.
Recurrens s. Vagus.
Reflex 408, 416, 436, 454
Reflexhemmung 413, 419.
Reflexion im Auge 524, 542, 548.
Reflexionstöne 508.
Reflexkrämpfe 410, 436.
Reflexzeit 412.
Refractörperiode 89.
Refraction 540, s. auch Abbildung
Regeneration der Nerven 381.
Register der Stimme 343.
Registrirung, graphische 2.
Reibung als Wärmequelle 248.
Reitbahngang s Zwangsbewegungen.
Reizbarkeit, Reize 4, s. a. Muskel, Nerv.
Reizschwelle 476; der Haut 475; des Ohres 506; des Muskels 278.
Reptilien, Kreislauf 63.
Reserveluft 126, Residualluft 127.
Resonanz, Resonatoren 336, 511
Resorption s. Aufsaugung.
Respiration s. Athmung
Respirationsluft 126
Reticulärgewebe s. Adenoidgewebe.
Retina s. Netzhaut.
Rheochord, Rheonom 368; Rheotom 292.
Rhodanverbindungen 20, 143, 157.
Rhythmik, des Muskels 277; s. auch Herz etc.
Richtungskörper 614, 631.
Richtungslinien 526, 537.
Riechen, Riechhaut s Geruchsorgan.
Rindenbezirke 447, 449, 451.
Ringe, Ranvier'sche 380, 382.
Rippen 124.
Ritter'scher Tetanus s Oeffnungstetanus.
Ritter-Rollett'sches Phänomen 279.
Rohrzucker 191, 197.
Rollbewegung s. Zwangsbewegungen.
Rosenmüller'sches Organ 648.
Rotationsschwindel s. Schwindel
Rothblindheit s. Farbenblindheit.
Ructus 188.
Rückenmark Bau 397, Physiologie 132, 396 404 465; Entstehung 636, 643.
Rückenmarksnerven, Anatomisches 400; Physiologie 402, 404.
Rückenmarksseele 408, 453.

Sacculus 501.
Sacralkern 469.
Säurealbuminate 36, 190.

Säurebildung, im Blute 56; im Magen 149; in der Niere 161; im Muskel 302, 304; im Nervensystem 388, 465.
Säuren, unorganische 15; organische 16; aromatische 20.
Säurestarre 285.
Saftcanälchen 204, 206.
Salicylsäure, Salicylursäure 20, 159, 224.
Salze 14, 15, 224.
Salzsäure s. Chlorwasserstoffsäure.
Samen 612, 618; Entleerung 620, 622.
Samenblasen 619, 620.
Samenkörperchen 311, 618, 624.
Santonin 568.
Sarcode s. Protoplasma.
Sarcosin 30, 160.
Sarcous elements s. Fleischprismen.
Sarkin s Hypoxanthin.
Sattelgelenke 315.
Sauerstoff 3, 12; im Blute 48, 107; Aufnahme 103, 114 119; Mengen 227; Wirkungen 120, 133; comprimirter 120.
Saugen 130, 180.
Scatol 26, 160, 199.
Schädel 322, 444, 490.
Schallleitung 492, 498
Schallwahrnehmung 506, 510.
Schamlippen, Bildung 650.
Schatten, farbige 575.
Scheiner'scher Versuch 538, 589.
Schielen 585, 593.
Schilddrüse 176, 467, Entstehung 645.
Schlaf 410, 457, 547; Einfluss auf Stoffumsatz 226
Schlagvolum 86.
Schleim 143, 175; s. auch Mucin.
Schleimbeutel 177.
Schleimdrüsen 145, 175.
Schleimgewebe 179.
Schleimhautströme 141.
Schleimkörperchen 143, 145.
Schleimstoff s. Mucin.
Schliessmuskel s. Sphincter.
Schliessungstetanus 374.
Schliessungszuckung s. Zuckungsgesetz.
Schluchzen 131.
Schlucken 183.
Schlund 185
Schlundbögen etc. s Kiemenbögen.
Schlundkopf 184.
Schmeckbecher 485.
Schmelz 178.
Schmerz 472, 480.
Schnecke 502, 511.
Schnürringe s Ringe.
Schraubengelenke 314.
Schritt s. Gehen.
Schultermusculatur 320.
Schwangerschaft 625; Stoffumsatz 228.
Schwankung s. Stromesschwankung.
Schwanz 642.
Schwebungen, Schwebungstöne 510, 513, 514.
Schwefelsäure 15; gepaarte im Harn 159.
Schwefelwasserstoff 120.
Schweflige Säure 120.
Schweiss, Schweissdrüsen 168, 250, 253.
Schwelle s. Reizschwelle
Schwerpunct des Körpers 322, 323, 325.
Schwimmen, Schwimmblase 331.
Schwindel 439, 484, 504.
Scrotum, Entstehung 650.
Secrete, Secretion s. Absonderung.
Secretionsströme 141, 295, 300.
Secundärstellungen s. Augenbewegungen.
Secundenvolum 81, 86.
Seelenthätigkeiten 4, 7, 443, 452; Localisation 446; Zeitverbrauch 459.
Sehaxe 569, 571, 580.
Sehcentra 449, 452.
Sehen 555, 559; binoculares 586; körperliches 594; unter Wasser 542.
Sehepithel s Netzhaut.
Sehhügel 413, 428, 439, 442.
Sehnenphänomen 282.
Sehnenscheidenflüssigkeit 177.
Sehpurpur 557.
Sehschärfe 556, 569.
Sehstrahlen 537, 568.
Sehweite 539, 572
Sehwinkel 537; Vergrösserung 571
Seidenleim 39.
Seifen 17, 23.
Seitenplatten 636.
Seitenstränge s. Rückenmark.
Selbststeuerung, des Herzens 65; der Athmung 137.
Semilunarklappen 65, 70.
Sensibilité récurrente 408, 431.
Sericin 39.
Serin 29.
Serum s. Blutserum.
Serumcasein, Serumglobulin 53.
Shock 410.
Sinnesblatt s. Keimblätter.
Sinnesorgane 4, 471; gegenseitige Beeinflussung 606; s a d. einzelnen.
Sinus urogenitalis 650.
Sitzen 325.
Skelet 313.
Skioscopie 551.
Somnambulismus 459.
Sonne, Kraftquelle 11; Nachbilder 566
Sorge'sche Töne s. Schwebungstöne.
Sopor 459.
Spalträume 177, 204.

Spaltung, hydrolytische 13, 22, 34, 40, 200; als Kraftquelle 119, 228.
Spannkraft 10; der Nährstoffe 235, 248.
Spannung s. Blutdruck, Gasspannung
Speckhaut, Speckschicht 45, 53.
Spectralapparat 49, 50.
Spectrum 561; des Blutes 49.
Speichel, Speicheldrüsen, Speichelabsonderung, Speichelverdauung 143, 189.
Speichelkörperchen 143, 145.
Spermakern 625.
Spermatoblasten 619
Spermatozoen s Samenkörperchen.
Spermin 25, 620.
Sphincter ani 199, 420; iridis s Iris; vesicae 166, 420.
Sphygmograph 77, 78.
Sphygmomanometer 76.
Spinalganglien 380, 403, 470.
Spinalnerven s. Rückenmarksnerven.
Spinalwurzeln 400, 403, 404.
Spiralgelenke 316.
Spirometrie 126.
Spitzenstoss 69.
Splanchnicus 98, 101, 136, 165, 194, 215, 471.
Sprachcentrum 450.
Sprache 334, 346; Hörbarkeit 357.
Sprechmaschinen 358.
Springen 331,
Sprunggelenk 324.
Stabkranz 429.
Stäbchen s. Netzhaut.
Stärke 23; Verdauung 189, 195.
Stannius'scher Versuch 92.
Stapedius 498.
Stearinsäure, Stearin 17, 22.
Stehen 321; Einfluss auf Blutdruck 81.
Steissdrüse 177.
Steigbügel s Gehörknöchelchen.
Stenson'scher Versuch 282.
Sterben 652; s. a. Absterben.
Stercobilin 34.
Stereoscopie 594.
Stethograph 129.
Stethoscop 493.
Stickoxyd 49, 120.
Stickoxydul 120.
Stickstoff 12, 120; im Blute 110; Ausscheidung durch die Lungen 111, 114, 219; Kostmaass 236.
Stickstoff-Deficit 111, 219.
Stimmbänder, Stimmritze s. Kehlkopf.
Stimmcentrum, spinales 409.
Stimme 334, 342; der Thiere 345.
Stimmumfang, Stimmwechsel 344.
Stirnhöhlen 490.
Stösse, Stosstöne s. Schwebungen.
Stoffwechsel 3, 12, 217; Theorie 228.
Strabismus s. Schielen.
Strecker und Beuger 279.
Streifenhügel 249, 429, 439, 451.
Ströme s. Electricität.
Stroma der Blutkörperchen 46.
Stromafibrin 55
Stromdichte 366
Stromesschwankung s. Erregungsgesetz; negative s. Muskel- u. Nervenstrom.
Strompendel, Stromuhr 81.
Struma 176
Strychnin 215, 410, 418.
Sublingual-, Submaxillardrüse s. Speichel.
Suffocation s. Erstickung.
Sulphaminsäure 160.
Sulphate 15
Sulze, Wharton'sche 641.
Summation der Reize 279, 407, 412, 417.
Summationstöne 510, 513.
Superposition von Zuckungen 266, von Strömen 374
Sympathicus 397, 468; s. a Halssympathicus.
Symphysen, Synchondrosen 313.
Synovia 177, 315.
Synthesen, thierische 14, 22, 210
Syntonin 36, 38, 190.
Systole s. Herz.

Tachometer 81.
Tageszeit, Einflüsse 71, 228, 244
Talbot'scher Satz 560.
Talgdrüsen 170.
Tapetenphänomen 600.
Tapetum 551.
Tartini'sche Töne s. Schwebungen.
Tartronsäure 27.
Tastkörperchen, Tastzellen 482.
Tastsinn 473, 481.
Taucherbrille 542.
Taurin 30, 160.
Taurocholsäure 30, 149.
Telephon 288, 293, 352, 373
Telestereoscop 599.
Temperatur Einflüsse s Kälte, Wärme.
Temperaturen des Körpers 242, 243; abnorme 254; Regulation 252.
Temperatursinn 461, 479, 481.
Temperatursteigerung, postmortale 256.
Tensor chorioideae 543; tympani 497.
Tertiärstellungen s. Augenbewegungen.
Tetanomotor, mechanischer 377.
Tetanus 267, 286, 293; secundärer 293, 296, 383; Ritter'scher 373, 391; Pflüger'scher 374; toxischer 410.
Thalamus opticus s. Sehhügel.

Thaumatrop 573.
Thermometrie 242. 286.
Thiophensäure 159.
Thoracograph, Thoracometer 129.
Thorax 67, 80, 83, 121, 124, 128.
Thränen, Thränenapparat 175, 605.
Thymusdrüse 209; Entstehung 646.
Tiefenwahrnehmung 594.
Timbre s. Klangfarbe.
Tod 652.
Todtenstarre 284, 287, 302.
Töne 335; subjective 516.
Toluol 160.
Tonempfindung 507, 510.
Tonometer 76.
Tonsillen 146, 184, 201.
Tonus, des Herzens 90, 96; der Arterien 98; der Muskeln 414; der Sphincteren 166, 199, 414; der Iris s. Iris.
Torpedo 393.
Tracheen 121.
Transfusion 58, 59.
Transspirationscoëfficient 72.
Transsudate 16, 138, 177.
Traubenzucker 21; s. a. Zuckerbildung.
Traum 458.
Trennungslinien 588.
Tricrotie 78.
Tricuspidalklappe 65.
Trigeminus 392, 426, 431, 486; s. a. Lingualis.
Trimethylamin 24.
Trinkwasser 238.
Trioxyacrylsäure 32, 161.
Trochlearis 426, 431.
Trommelfell 492, 494, 498.
Trommelhöhle 496, 498.
Trypsin 40, 154, 196.
Tuba Eustachii 185, 496; Fallopiae 616, 623, 624, 648.
Tyrosin 31, 159, 160, 196.

Ueberlastung 263.
Ueberlegungszeit 463.
Uebermaximale Zuckung 279.
Uebung 460, 478; der Muskeln 284.
Ultraroth, Ultraviolet 561.
Umarmungscentrum 409.
Umbilicalgefässe s. Nabelgefässe.
Unterschiedsempfindlichkeit 475. 507. 508.
Urachus s. Allantois.
Uraemie 162.
Urdarm, Urmund 632.
Ureier 648.
Ureter s. Harnleiter.
Urin s. Harn.
Urniere s. Wolff'scher Körper.
Urobilin 33, 34. 52.
Urochloralsäure 160.
Urohämatin 34.
Urwindungen 444.
Urwirbel 636.
Urzeugung 608.
Uterus 617. 625; Flimmern 616; Nerven 627; Entstehung 648; masculinus 648.
Utriculus s. Vorhofssäckchen.

Vagus 425, 433; Wirkung auf Kreislauf 94, 97, Athmungsapparat 130, 135, 435, Kehlkopf 342, Digestionsapparat 186, 188, 193, Zuckerbildung 215.
Vaguspneumonie 130.
Valsalva'scher Versuch 497.
Valvula Bauhini 192.
Variabilität 7.
Varolsbrücke, Anatomisches 423; Physiologisches 439, 442.
Vasomotoren s. Gefässnerven.
Vater'sche Körperchen 482.
Venen 43, 60, 82; Klappen 83; Puls 83, 102.
Venenblut 57, 110.
Venenherzen 83.
Ventilationscoëfficient 127, 128.
Ventriculus Morgagni s. Kehlkopf.
Veratrin 96, 264, 300.
Verbindungen, chemische 13.
Verblutung 87, 133.
Verbrennungswärme 247.
Verdauung, Verdauungssäfte 143, 179, 200.
Vereinigungsweiten, conjugirte 527, 529.
Vererbung 7.
Vergrösserung, optische 571.
Verhungern 220.
Verkürzungsrückstand 264.
Vernix caseosa 171, 628.
Versagen, polares 276, 375.
Vertrocknungswirkungen 277, 297, 377.
Vibrissae 518.
Vierhügel 428, 441, 545, 546, 586.
Virtuelles Bild 526.
Visceralbögen etc. s. Kiemenbögen.
Visirebene 580.
Vitalcapacität 127.
Vitalismus 5.
Vitellin 36, 41.
Vocale 346.
Vögel, Blut 45; Harn 156, 159; Oeldrüsen 171; Gaswechsel 227; Flug 333; Stimme 345; Netzhaut 567; Ei 615.
Volta'sches Abwechselungen 373.
Vorderhirn 642.

Vorhöfe, Vorkammern s. Herz.
Vorhofssäckchen 500, 505.
Vormauer 428, 450.
Vorstellung s. Seelenthätigkeiten.

Wachsthum 651.
Wärme, thierische s. Temperaturen; Geschichtliches 241; Wirkung auf Muskel 276, 285, 291, auf Nerven 376, 383, auf den Stoffumsatz 225.
Wärmeäquivalent, mechanisches 10.
Wärmeausgaben 250.
Wärmebildung 3, 241, 244; im Blute 56; in den Drüsen 140, 145; im Muskeln 286; im Nerven 382; in den Lungen 251; Nerveneinfluss 249.
Wärmedyspnoe 135, 253.
Wärmegefühl s. Temperatursinn.
Wärmehaushalt 251, 252.
Wärmepuncte s. Temperatursinn.
Wärmestarre 285.
Wärmestrahlung 251,
Wahlzeit 463.
Wahrnehmungszeit 461, 462.
Waller'sches Gesetz 380.
Walrath 23.
Warmblüter 225, 227, 242.
Wasser 14, 15; Luftgehalt 103; Gehalt der Organe 16; Beziehung zum Stoffumsatz 162, 223, 237; Wirkung auf Blut 46, auf Muskeln 277, 285; Ausscheidung 162; auch Trinkwasser.
Wasserathmung 103, 121.
Wasserstarre 285.
Wasserstoff 12, 120.
Wasserstoffsuperoxyd 15.
Weber'sches Gesetz 475, 476, 507, 508, 560
Wehen s. Uterus.
Weine 240.
Weitsichtigkeit 541.
Wettstreit der Sehfelder 587.
Widerstand s. Leitungsvermögen.
Wiederkäuer, Gebiss 181; Mägen 189; Darmlänge 180.
Willensfreiheit 454.
Willkürstrom 141, 295.
Winkelschätzung 601
Winterschlaf 227, 255
Wirbelsäule 322; Entstehung 636.
Wogen, galvanisches, des Muskels 276.
Wolff'scher Körper 637, 647, 648.
Wollust 473.
Worttaubheit 450.
Wulstbildung, idiomusculäre 270, 275, 300.
Wurfhöhe 273.
Wurmanhang 192, 198.

Xanthin 32.
Xanthoproteinsäure 37.

Young'sche Theorie 565.

Zähne 16, 178, 181, 650, 651.
Zähneklappern 252.
Zapfen s. Netzhaut.
Zeitmessung für kleine Zeiten 264, 460.
Zeitsinn 464.
Zellen, contractile 309, 311.
Zelltheilung 611, 652.
Zerstreuungskreise 538
Zerstreuungslinsen s. Dispersivsysteme.
Zeugung 607, 612.
Zimmtsäure 159.
Zirbeldrüse 442.
Zirkelversuch 477.
Zitterfische 393
Zitterlaute 355.
Zona pellucida s. Ei.
Zoluna Zinnii 543.
Zooid 46.
Zoospermien s. Samenkörperchen.
Zotten s. Darmzotten, Chorion.
Zuckeranhydride 23.
Zuckerarten 21.
Zuckerbildung in der Leber 213.
Zuckerstich 215, 437.
Zuckung 262; isometrische, isotonische 265; übermaximale 279; secundäre 296, 383, 385; paradoxe 385; „ohne Metalle" 290
Zuckungsgesetz 274, 308, 366, 369, 375.
Züchtung, natürliche 7, 609.
Zughöhe 273.
Zunge 182, 183; Entstehung 650; s. auch Mund, Stimme, Sprache, Geschmack.
Zungen Zungenpfeifen 337.
Zungenbuchstaben 355.
Zwangsbewegungen 439, 448, 505.
Zweckmässigkeit 7.
Zwerchfell 124, 136.
Zwischenhirn 642.
Zwitter s. Hermaphroditismus.
Zymogen 154.

Gedruckt bei L. Schumacher in Berlin.