Paul Schultz' Kompendium der Physiologie des Menschen und der Säugetiere : fur Studierende und Ärzte / [Paul Schultz].

Contributors

Schultz, Paul, 1872-
Du Bois-Reymond, R. 1863-1938.

Publication/Creation

Berlin : Karger, 1909.

Persistent URL

https://wellcomecollection.org/works/thcr8tzn

License and attribution

Conditions of use: it is possible this item is protected by copyright and/or related rights. You are free to use this item in any way that is permitted by the copyright and related rights legislation that applies to your use. For other uses you need to obtain permission from the rights-holder(s).

wellcome collection

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

P. Schultz

Physiologie des Menschen

und der

Säugetiere.

Vierte Auflage

von

R. du Bois-Reymond

Verlag von S. Karger in Berlin


22101439154

Med
K10363

J. 19 Nr. 14. J.

Paul Schultz'

Kompendium der Physiologie

des

Menschen und der Säugetiere.

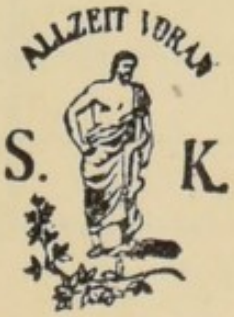
Für Studierende und Ärzte.

Vierte umgearbeitete Auflage

von

Prof. Dr. R. du Bois Reymond
Abteilungs-Vorsteher am Kgl. physiolog. Institut der Universität Berlin.

Mit 81 Abbildungen.



Berlin 1909.
Verlag von S. Karger
Karlstrasse 15.

20748168

Alle Rechte, besonders das der Übersetzung in fremde Sprachen vorbehalten.

WELLCOME INSTITUTE LIBRARY
Coll. welMOmec
Call No. QT

Published December 31. 1908. Privilege of copyright in the United States reserved under the act approved March 3, 1905, by S. Karger-Berlin.

Gedruckt bei Imberg & Lefson in Berlin W.

Vorwort zur vierten Auflage.

Bei der vorliegenden Bearbeitung schien mir nach mehreren Richtungen Änderung geboten. Die Einteilung nach 26 Vorträgen hat seit der neuen Prüfungsordnung keinen Zweck mehr, dagegen glaubte ich, Apparate und Methoden in Kürze berücksichtigen zu müssen. Meinem allzu früh verstorbenen Freunde Paul Schultz auf das Gebiet der allgemeinen erkenntnistheoretischen Betrachtungen zu folgen, für das er besondere Vorliebe und besondere Kenntnisse mitgebracht hatte, schien mir für die Zwecke eines Kompendiums nicht unbedingt erforderlich.

Gleich nachdem ich die Aufgabe übernommen hatte, sah ich mich durch äußere Umstände genötigt, sie zum großen Teil in andere Hände zu geben. Ich bin überzeugt, daß das Buch dadurch viel gewonnen hat, und fühle mich meinen verehrten Mitarbeitern Dr. P. Rona, Dr. J. Katzenstein, Prof. Dr. Lewandowsky, Dr. K. Henius und Prof. Dr. G. Abelsdorff für ihre freundliche Hülfe zu großem Dank verpflichtet. Auch dem Verleger, der allen meinen Wünschen aufs bereitwilligste entgegengekommen ist, habe ich zu danken.

Berlin, im November 1908.

R. du Bois-Reymond.

Inhalt.

1. Einleitung. Begriff und Aufgabe der Physiologie . 1
2. Lehre von den Zellen 4
3. Chemische Bestandteile des Körpers 16
4. Lehre von der Ernährung 42
5. Kreislauf des Blutes 99
6. Die Atmung 147
7. Die Tätigkeit der Drüsen 170
8. Tierische Wärme 203
9. Allgemeine Physiologie der Muskeln und Nerven . 211
10. Spezielle Muskelphysiologie oder Bewegungslehre. Stimme und Sprache 250
11. Spezielle Nervenphysiologie 277
12. Sinnesphysiologie 335
13. Fortpflanzung 410

1. Einleitung.

Begriff und Aufgabe der Physiologie.

Einteilung der Physiologie. Das Wort „Physiologie“, das eigentlich „Naturlehre“ bedeutet, ist durch den Sprachgebrauch zum Namen für diejenige Wissenschaft geworden, die die Lehre von den Vorgängen im lebenden Körper umfaßt.

Die Lehre von den lebenden Wesen im weitesten Sinne wird als „Biologie“ bezeichnet. Innerhalb der Biologie nimmt die Physiologie der Tiere die Stellung ein, die sich aus folgender Übersicht ergibt:

- Biologie
  - der Pflanzen
    - Systematik
    - Morphologie
    - Physiologie
  - der Tiere
    - Systematik
    - Morphologie
    - Physiologie

Die Physiologie als Lehre von den Tätigkeiten der Organe stellt ein einheitliches Wissensgebiet dar, das nicht weiter eingeteilt werden kann, obschon man verschiedene einzelne Disziplinen darin unterscheidet, die die Verrichtungen der einzelnen Organsysteme behandeln.

Zunächst kann man unterscheiden zwei Gruppen von Verrichtungen, nämlich solche, die der Erhaltung des Individuums dienen und solche, die der Erhaltung der Art dienen. Die erste ist zweckmäßig wieder einzuteilen in vegetative Funktionen, nämlich die Vorgänge, die dem Aufbau und der Erhaltung des Körperbestandes dienen, und animale Funktionen, die Leistungen des Organismus gegenüber der Außenwelt darstellen. Innerhalb dieser Gruppen bilden die Funktionen jedes einzelnen Organs einen einzelnen Abschnitt des gesamten Gebietes der Physiologie.

So entsteht folgende Übersicht:

- Physiologie Lehre von den Funktionon der Organe
  - die zur Erhaltung des Individuums dienen
    - vegetative
      - Kreislauf
      - Atmung
      - Ernährung
    - animale
      - Muskelbewegung
      - Nerventätigkeit
      - Sinnestätigkeit
  - die zur Erhaltung der Art dienen
    - Fortpflanzung

Man pflegt ferner von der Physiologie im gewöhnlichen Sinne zu trennen die Vergleichende Physiologie und die Allgemeine Physiologie. Unter Allgemeiner Physiologie versteht man die Lehre von den physiologischen Vorgängen im allgemeinen, ohne Beziehung auf die einzelnen Organismen.

So kann zum Beispiel von Allgemeiner Muskelphysiologie die Rede sein, wenn es sich um Vorgänge handelt, die allen Muskeln gemeinsam sind, von Allgemeiner Physiologie der Atmung, wenn es sich um die Grundvorgänge des Gaswechsels handelt, und so weiter.

Die Bezeichnung Allgemeine Physiologie wird auch für die Physiologie der niederen Organismen im Gegensatz zu „Organphysioloige" gebraucht, weil bei den niederen Organismen in viel geringerem Masse als bei den höheren Tieren besondere Organe für einzelne Verrichtungen ausgebildet sind; weil also auf der niedrigsten Entwicklungsstufe jedem Teil des Tierkörpers alle für die Lebenstätigkeit erforderlichen Funktionen zukommen, kann die Physiologie dieser Organismen auch als Allgemeine Physiologie bezeichnet werden.

Aufgabe der Physiologie. Die physiologische Wissenschaft hat zum Ziel, die Vorgänge im lebenden Körper zu beschreiben. Diese Aufgabe muß damit beginnen, festzustellen, was ein lebender Körper ist.

Ein bestimmtes einfaches Merkmal, das die lebenden Organismen von der unbelebten Welt unterscheidet, gibt es nicht.

Die Organismen sind gekennzeichnet durch eine in sich abgeschlossene einheitliche Form, durch Stoffwechsel, Reizbarkeit, Wachstum, Fortpflanzung. Alle Organismen bestehen zum Teil aus Eiweißverbindungen.

Diese verschiedenen Merkmale der lebenden Organismen stellen nur in ihrer Gesamtheit ein zuverlässiges Unterscheidungsmittel dar, dagegen kann jedes einzelne Merkmal unter Umständen auch bei unbelebten Körpern zutreffen. Dies wird aus einer kurzen Erläuterung der einzelnen Punkte deutlich hervorgehen.

1. Einheitliche, bestimmte Form nehmen auch anorganische Gebilde, zum Beispiel die Kristalle, an. Bei manchen Organismen, zum Beispiel bei den Amoeben, ist die Form völlig unbestimmt, und die Einheitlichkeit dadurch verwischt, daß beliebige Teile, die abgetrennt werden, selbständig fortbestehen.

2. Der Stoffwechsel, der oft als ausschließliches Merkmal des Lebenden bezeichnet wird, besteht nicht nur darin, daß Stoff aufgenommen und abgegeben wird (dynamisches Gleichgewicht der Materie), sondern darin, daß der aufgenommene Stoff Umwandlungen erleidet, bei denen Energie frei wird,

die den Organismus zur Arbeitsleistung befähigt. Man spricht daher auch vom Kraftwechsel der Organismen.

Einen solchen Stoff- und Kraftwechsel zeigen aber auch Maschinen, wie zum Beispiel die Dampfmaschine.

3. Eine der Formen, in der sich die im Organismus durch den Stoffwechsel entwickelte Energie zeigt, ist die Reizbarkeit, das heisst, die Fähigkeit des Organismus, auf bestimmte äussere Einwirkungen hin mit Bewegung oder anderer Tätigkeit zu reagieren. Ähnliches kann man auch an anorganischem Material oder bei künstlich hergestellten Maschinen beobachten. Indessen pflegt der Zusammenhang zwischen Reiz und Reaktion bei den lebendigen Organismen anderen Gesetzen zu unterliegen, wie in den damit vergleichbaren Erscheinungen der unbelebten Welt, so daß eine Verwechslung der organischen Reizbarkeit mit der anorganischen Reaktion eigentlich nicht vorkommen sollte.

4. Das Wachstum beruht teils auf der Eigenschaft der Organismen, bestimmten Bau einzuhalten, teils auf ihre Eigenschaft, Stoffwechsel zu unterhalten. Beide Seiten dieser Erscheinung finden sich auch bei den Kristallen deutlich ausgeprägt, bei denen indessen die Art des Wachstums, durch Anlagerung von aussen, sich von der bei Organismen unterscheidet.

5. Die Fortpflanzung, wenigstens der höher organisierten Lebewesen, hat in der anorganischen Welt kein Seitenstück. Die niedrigsten Lebewesen aber vermehren sich durch Teilung, und diese kann in mitunter ganz ähnlicher Form auch bei anorganischen Stoffen, wie zum Beispiel wieder bei Kristallen, beobachtet werden.

6. In allen Lebewesen ist Eiweiss enthalten, und nach dem Tode verfällt es alsbald der Zersetzung. Hieraus lässt sich aber kein sicheres Merkmal des Lebens gewinnen, weil sich eben auch „totes Eiweiss" längere Zeit erhalten kann.

Als einfachste Urform des Organismus betrachtet man die Zelle. Alle höher organisierten Lebewesen sind aus Zellen zusammengesetzt. Der Ausdruck „Zellenstaat", mit dem man diese Tatsache zu bezeichnen pflegt, gibt aber keinen ganz treffenden Begriff von dem Verhältnis der Einzelzelle zum Gesamtorganismus. Nur wenige Zellen eines zusammengesetzten Organismus sind selbständige Einheiten, vielmehr ist die Einheit im zusammengesetzten Organismus das Organ, von dem die Zelle nur einen Baustein bildet.

Trotzdem bewahrt auch im Zusammenhang des Gewebes jede einzelne Zelle in gewissem Grade die Eigenschaften, die der freilebenden Einzelzelle zukommen, und es ist daher berechtigt, der physiologischen Betrachtung des Gesamtorganismus eine Zellular-Physiologie zugrunde zu legen.

2. Lehre von den Zellen.

Bau und Bestandteile der Zelle.

Die Bezeichnung „Zelle“. Als „Zelle“ bezeichnet man die kleinsten gleichartigen Bestandteile der tierischen Gewebe, die man, jeden für sich, als selbständigen Elementarorganismus ansieht. Der Name Zelle kommt davon her, daß die Lehre von den Zellen von dem Botaniker Schleiden 1838 zuerst für pflanzliche Gewebe aufgestellt wurde. Bei den Pflanzen erinnert das Aussehen der Zellen, die meist eine deutlich ausgebildete Wand haben, an die Zellen einer Bienenwabe. Als dann Schwann im Jahre darauf Schleidens Entdeckung auch für den Tierkörper bestätigte, wurde der Name „Zelle“ auch auf die tierischen Zellen übertragen, die keinerlei Ähnlichkeit mit Bienenwaben haben.

Bau der Zelle. Sowohl für die freilebenden Organismen, die nur aus einer einzigen Zelle bestehen (Protozoen), wie für die Gewebszellen sind als wesentliche Bestandteile anzusehen:

1. Zellen-Leib,
2. Zellen-Kern.

Unwesentliche Bestandteile, die nur manchen Zellen zukommen, sind

3. die Zellen-Membranen, Zellen-Einschlüsse, Zellen-Anhänge.

Der Zellenleib. Da Zellen, wie z. B. die roten Blutkörperchen, auch ohne Kern längere Zeit hindurch leben können, ist der Zellenleib offenbar der Hauptteil der Zelle. Er besteht aus einer festweichen Masse, die mit einem von dem Botaniker Mohl 1846 gewählten Ausdruck als „Protoplasma“ oder auch als „Sarkode“ bezeichnet wird. Die chemische Zusammensetzung des Protoplasmas ist nur soweit bekannt, daß es zum

großen Teil aus Wasser besteht, zum kleineren Teil aus Eiweißstoffen, Lipoïden und Salzen. Der Name Protoplasma bezeichnet aber auch nicht den chemischen Stoff, sondern zugleich den eigentümlichen Bau des Zellenleibes. Das Protoplasma nimmt in vielen Zellen die Form von Strängen an, zwischen denen sich eine dünnere Flüssigkeit befindet, in anderen besteht es aus einer äußeren Schicht von durchsichtigem „Hyaloplasma" und einem von feinen Körnchen durchsetzten inneren „Körnerplasma". Der ganzen Protoplasmamasse wird eine innere Waben- oder Netzstruktur zugeschrieben, so daß man eine festere „Filarsubstanz" und eine flüssige „Interfilarsubstanz" zu unterscheiden hätte (Bütschli).

Einige Formen des Protoplasmas sind doppeltbrechend, vor allem ein Teil des Protoplasmas der Muskelfasern, aber auch alle übrigen, in einer bestimmten Richtung beweglichen Zellenteile, wie die Flimmerhaare, Wimpern und Geißeln erweisen sich als positiv einachsig doppeltbrechend, in der Richtung, daß die optische Achse mit der Richtung der Kontraktion zusammenfällt.

Der Zellenkern. Der Zellenkern ist ein wesentlicher Bestandteil der Zelle, denn nur bei kernhaltigen Zellen wird dauerndes Bestehen und Vermehrung beobachtet. Der Kern ist ein in sich abgeschlossener, deutlich begrenzter Teil der Zelle, der sich durch besonderen Bau und besondere chemische Zusammensetzung unterscheidet. Er liegt meist etwa in der Mitte des Zellenleibes, ist aber mitunter auch „wandständig". Die meisten Zellen haben nur einen Kern, es kommen aber auch mehrkernige Zellen vor.

Bau des Kerns. Der Kern besteht aus einem Gerüst oder Netzwerk von feinen Strängen, dem besonders an den Knotenpunkten Körnchen und Bröckchen aufgelagert sind. Die Zwischenräume sind mit Kernsaft erfüllt. Im Kern findet sich das Kernkörperchen (Nucleolus). Mitunter ist eine Kernmembran vorhanden.

Chemische Eigenschaften des Zellenkernes. Der Zellenkern besteht ebenso wie das Protoplasma des Zellenleibes vorwiegend aus Proteïnsubstanzen, insbesondere aus Nucleïnen, die Verbindungen von Proteïnen mit phosphorhaltiger Substanz darstellen. Die einzelnen Teile des Kernes unter-

scheiden sich untereinander durch ihre Färbbarkeit. Das Kerngerüst und ebenso das Kernkörperchen besteht aus achromatischer Substanz, die bei Behandlung mit Hämatoxylin, Carmin u. a. m. ungefärbt bleibt. Dagegen färben sich die in das Gerüst eingelagerten Massen, die deshalb als Chromatinsubstanz bezeichnet werden.

Zellenmembran, Anhänge, Einschlüsse. Bei vielen Arten Zellen ist der Protoplasmaleib in eine Membran eingeschlossen, die oft durch Auflagerung ausgeschiedener Stoffe erheblich verdickt ist. So sind die Pflanzenzellen zum großen Teil von Zellulose-Hüllen, die freilebenden tierischen Zellen von Kalkschalen umgeben. Beim Aufbau der Gewebe kommen die Zellenmembranen wesentlich in Betracht.

Der Zellenmembran analog ist die Interzellularsubstanz, die bei vielen Geweben, z. B. beim Knochen und hyalinen Knorpel, einen Hauptbestandteil bildet.

Bei den Protozoen und bei manchen Zellen der vielzelligen Organismen sind an den Zellenleib besonders ausgebildete Organe angefügt, die man als Zellenanhänge zusammenfaßt. Als Beispiele seien genannt die Cilien der Flimmerzellen, die Borstensäume von Epithelzellen, der Schwanz der Spermatozoen u. s. w.

Viele Zellen enthalten im Innern des Protoplasmas körnige Einlagerungen von verschiedener Art. Diese können 1. aus besonderen für das Fortbestehen der Zelle wesentlichen Stoffen bestehen, wie z. B. die Chlorophyllkörner der Pflanzenzellen, es können 2. Vorratsstoffe sein, die in den Zellen aufgespeichert werden, wie die Stärkekörner in den Zellen der Kartoffel, die Glykogenschollen in den Leberzellen, Fettröpfchen in den verschiedensten Arten Zellen. 3. Endlich können allerhand beliebige Fremdkörper vorübergehend oder auch auf längere Zeit im Zellkörper eingeschlossen werden.

Lebenstätigkeiten der Zelle.

1. Stoff- und Kraftwechsel der Zellen.

Die Energieentwicklung tierischer Zellen. Wie in jedem Organismus, besteht in den freilebenden einzelligen Wesen und ebenso in jeder einzelnen Zelle eines größeren Tier- oder Pflanzenkörpers ein dauernder Stoffwechsel. Mit diesem

Stoffwechsel ist ein „Kraftwechsel" oder Energieumsatz verbunden, der darauf beruht, daß die in den aufgenommenen Stoffen enthaltene chemische Spannkraft bei den Zersetzungen, die die Stoffe im Zellkörper erleiden, frei wird, und sich in verschiedenen Formen als Entwicklung von Wärme, Elektrizität, Licht, mechanische Arbeit u. s. w. äußert. Der Hauptsache nach besteht der Stoffwechsel im Tierkörper aus Oxydationsprozessen, d. h. ein Tier nimmt beispielsweise als feste Nahrung ein Kohlehydrat auf und zugleich durch die Atmung Sauerstoff, und es findet im Körper Oxydation statt, durch die die Kohle und der Wasserstoff des Kohlehydrats in Kohlensäure und Wasser verwandelt werden, die den Körper wieder verlassen. Bei dieser Oxydation wird eine gewisse Menge Wärme frei und zwar genau soviel, wie bei der Verbrennung des Kohlehydrats zu Kohlensäure und Wasser im Ofen[1]) frei werden würde.

Statt als Wärme kann ein Teil der freiwerdenden Energie auch als mechanische Arbeit, Elektrizität u. s. w. auftreten.

Dieser Teil der Lebenstätigkeit der Zellen ist vollkommen mit dem Stoff- und Kraftwechsel einer Dampfmaschine zu vergleichen, in der durch Verbrennung von Kohle Wärme und Bewegungsenergie erzeugt wird. Es läßt sich auch für die Zelle wie für die Dampfmaschine genau berechnen, wieviel Wärme und mechanische Energie bei einer gegebenen Zufuhr, also bei einem bestimmten Stoffumsatz, erzeugt werden kann.

Diese Rechnung beruht auf folgenden Grundsätzen: Jede Nahrungsmenge stellt einen gewissen Energievorrat dar, dessen Größe durch die Wärmemenge gemessen werden kann, die bei Oxydation der Nahrung frei wird. Diese Wärmemenge ist der „Wärmewert" oder „Brennwert" der Nahrung. Sie kann bestimmt werden, indem man eine Probe der betreffenden Nahrung im Kalorimeter verbrennt. Zum Beispiel: 1 g Fett im Kalorimeter verbrannt gibt 9.4 Kalorien Wärme. Das mechanische Äquivalent für eine Kalorie sind 425 Meterkilogramm Arbeit. Ein Organismus, der 10 g Fett aufnimmt und zu Kohlensäure und Wasser oxydiert, kann also 94 Kalorien Wärme abgeben, er kann aber beispielsweise auch nur 80 Kalorien Wärme abgeben und dafür 14. 425 = 5950 Meterkilogramm Arbeit leisten.

Anhäufung potentieller Energie durch Pflanzenzellen. Neben den Oxydationen und Zersetzungs-

[1]) Gesetz von Hess (1840): Die gesamte Wärmeentwicklung, die beim Übergang eines chemischen Systems in ein anderes auftritt, ist unabhängig von den Zwischenzuständen.

vorgängen, bei denen Energie frei wird, finden in den Zellen auch Reduktionen und synthetische Prozesse statt, zu denen Energie verbraucht wird. In dieser Beziehung besteht ein sehr bemerkenswerter Gegensatz zwischen Tieren und Pflanzen. Die Tiere erzeugen Wärme und Energie durch Oxydation oder Zersetzung, während die Pflanzen mit Hülfe äußerer Energie, nämlich unter dem Einfluß des Sonnenlichtes, Reduktionen ausführen und Vorratsstoffe aufbauen. Die tierischen Zellen sind auf Zufuhr geeigneter Nahrungsstoffe von besonderer Zusammensetzung, vor allem Eiweiß, angewiesen. Die Pflanzenzellen, soweit sie Chlorophyll enthalten, vermögen unter dem Einfluß des Sonnenlichtes die Kohlensäure der Luft zu reduzieren und daraus Stärke, Zucker, Fette und bei Gegenwart stickstoffhaltiger Substanzen im Boden auch Eiweißkörper aufzubauen. Durch Vermittlung gewisser Bakterien (Clostridium Pasteurianum) vermögen die Pflanzen sogar den freien Stickstoff zu assimilieren. Alle diese Leistungen der Pflanzenzelle sind von der Einwirkung des Sonnenlichtes auf das Chlorophyll der grünen Pflanzenteile abhängig. Da der Stoffwechsel der tierischen Zellen sich im wesentlichen auf Oxydation zusammengesetzter Nahrungsstoffe beschränkt, und mithin von dem Entstehen dieser Stoffe in den Pflanzen abhängig ist, stellt sich *das Sonnenlicht als der Grundquell der gesamten, in der organischen Welt zutage tretenden Energie* heraus.

Ebenso wie in der tierischen Zelle neben den überwiegenden Oxydationsprozessen auch Reduktionen vorkommen, finden in den Pflanzenzellen neben der überwiegenden synthetischen Tätigkeit auch Zersetzungsvorgänge statt, bei denen die für das Leben der Pflanze erforderlichen geringen Mengen mechanischer Energie frei werden. Diese Prozesse überwiegen während der Nachtzeit, im Dunkeln, während sie bei Tageslicht gegenüber den Reduktionsprozessen zurücktreten.

Bedingungen des Stoffaustausches. Der Stoffwechsel vollzieht sich bei den einzelligen Organismen einfach durch Austausch der Stoffe, die innerhalb des Zellenleibes befindlich sind, und derer, die außerhalb in dem *flüssigen Medium*, in dem alle diese Organismen leben, enthalten sind. Innerhalb der vielzelligen Organismen vollzieht sich der Stoff-

wechsel jeder einzelnen Zelle ebenfalls durch Austausch der Stoffe gegen das sie umgebende Medium, die Gewebsflüssigkeit. Das umgebende Medium muß, damit die Zelle darin leben kann, folgende Bedingungen erfüllen: 1. Es muß die notwendigen Nährstoffe, anorganischen Salze und Sauerstoff enthalten. 2. Es darf nicht zuviel von denjenigen Stoffen enthalten, die aus den Zersetzungsvorgängen in der Zelle hervorgehen, damit die Zelle diese ungehindert an die Umgebung loswerden könne, und muß ferner von anderen Giften frei sein 3. Seine Temperatur muß sich innerhalb bestimmter Grenzen halten. Für die meisten tierischen und pflanzlichen Zellen liegt die obere Grenze der Lebensfähigkeit bei etwa 45°, weil dies die Gerinnungstemperatur gewisser, im Protoplasma enthaltener Eiweißkörper ist. Bei tiefen Temperaturen nehmen der Stoffwechsel und mit ihm alle Lebenstätigkeiten an Intensität ab, sie erlöschen aber auch bei 0° nicht vollständig, und manche organischen Gebilde, wie z. B. Bakterienkeime, können Temperaturen von unter — 100° längere Zeit hindurch ohne Schaden ertragen. Die Intensität des Stoffwechsels zeigt also eine bestimmte Temperaturkurve, indem sie bei tiefen Temperaturen auf ein Minimum eingeschränkt ist, bei steigender Temperatur bis zu einem „Temperaturoptimum" ansteigt, das meist bei 30—40° liegt und bei weiter zunehmender Temperatur wieder absinkt.

Auswahlvermögen der Zelle. Über die Art und Weise, wie der Austausch der Stoffe zustande kommt, läßt sich nur das mit Bestimmtheit sagen, daß die lebende Zelle ein Auswahlvermögen zeigt, so daß nicht alle in dem umgebenden Medium gelösten Stoffe in den Zellenleib hineindiffundieren können, sondern nur bestimmte Stoffe aufgenommen, andere dagegen ausgeschlossen werden. Man hat deshalb häufig angenommen, daß die Zellen von einer sogenannten semipermeablen Membran umgeben seien. Die Grenze des Zellenleibes verhält sich aber durchaus nicht in jeder Beziehung wie eine gewöhnliche semipermeable Membran im physikalischen Sinne. Man darf daher nur sagen, daß die Zelle sich bestimmten Stoffen gegenüber unter gewissen Bedingungen so verhält, als sei sie von einer semipermeablen Membran umgeben.

Mit dem Tode der Zelle erlischt das Auswahlvermögen, und

der Austausch zwischen dem toten Zellenleib und der umgebenden Flüssigkeit geht dann nach den allgemeinen Gesetzen der Diffusion vor sich.

Manche Zellen, wie die Amoeben, die weißen Blutkörperchen und andere mehr vermögen auch feste Stoffe aufzunehmen, indem sie sie mit ihrer Leibesmasse umfließen. Die so eingeschlossenen Stoffe können dann durch „intrazelluläre Verdauung" aufgelöst und dem Zellkörper einverleibt werden. Die weißen Blutkörperchen werden mit Rücksicht auf ihre Fähigkeit, geformte Elemente, z. B. Bazillen oder Kokken, auf diese Weise zu verzehren, „Phagocyten", „Fresszellen", genannt.

W a c h s t u m. Wenn die Aufnahme von Nahrungsstoffen die Abgabe verbrauchter Stoffe überwiegt, so muß die Masse des Organismus zunehmen. Eine dauernde Vergrößerung der Zelle, die auf diese Weise entsteht, wird als Wachstum bezeichnet. Bei den Pflanzenzellen kann das Wachstum auf bloßer Wasseraufnahme beruhen. Die Pflanzenzellen wuchern auch durch Verdickung ihrer Membranen, wobei man Anlagerung neuer Schichten von außen als Juxtaposition und Zunahme von innen heraus als Intussusception unterscheidet.

Bei den tierischen Zellen hält sich die Zunahme der einzelnen Zellen meist in engeren Grenzen, und die mehrzelligen Organismen wachsen durch Vermehrung der Zellenzahl.

In beiden Fällen richten sich die Veränderungen, die durch das Wachstum an den Zellen und an den Geweben hervorgebracht werden, nach äußeren Einflüssen, die man als „formative Reize" bezeichnet. So nehmen die Wurzelstöcke und die Äste von Bäumen in der Richtung am stärksten zu, in der eine Anhäufung von Stoff erforderlich ist, um der Schwere und dem Winddruck Widerstand zu leisten. Die Richtung der Knochenbälkchen im Innern der Knochen entspricht genau den Richtungen, in denen der Knochen durch Schwere und Muskelzug beansprucht wird, so daß mit einem Minimum von Stoff ein Maximum von Widerstandsfähigkeit erreicht wird. Die Wirkungsweise der formativen Reize und die Art und Weise, wie die Zellen zu dieser zweckmäßigen Gestaltung gebracht werden, ist noch gänzlich unbekannt.

2. Die Reizbarkeit der Zellen.

Reizbarkeit im allgemeinen. Allen Zellen kommt Reizbarkeit zu, das heißt die Fähigkeit, ihre Lebenstätigkeiten unter der Einwirkung äußerer Bedingungen zu ändern. Jede Veränderung der äußeren Bedingungen kann als ein Reiz angesehen werden. Die Veränderung der Lebenstätigkeit infolge des Reizes heißt die Reaktion auf den Reiz. Sie kann in einer bloßen Änderung des Stoffwechsels bestehen, wie bei den formativen oder trophischen Reizen (s. S. 10). Sie kann aber auch in einer Bewegung oder in irgend einer anderen Energieäußerung bestehen.

Die Arten der Reizbarkeit. Der Vorgang, daß eine Zelle ihre Wachstumsrichtung auf einen äußeren Reiz hin ändert, wird als „Tropismus" bezeichnet, der Vorgang, daß eine freilebende Zelle sich nach dem Orte eines Reizes zu oder von ihm fortbewegt, als „Taxis". Man unterscheidet positive Tropismen und positive Taxis von negativen, je nachdem Bewegung auf den Ort des Reizes zu oder von ihm weg erfolgt[1]).

a) Chemotaxis und Chemotropismus. An freilebenden, im Wasser schwärmenden einzelligen Wesen kann man beobachten, daß sie auf die chemischen Eigenschaften der Stoffe ihrer Umgebung reagieren. Gewisse Bakterien sammeln sich an Stellen, wo Sauerstoff reichlicher vorhanden ist als in der Umgebung. Andere werden von schwachen Säuren angezogen, von Alkalien abgestoßen. Dies ist Chemotaxis. Die Wurzelspitzen wachsender Pflanzen wenden sich Nährlösungen zu. Dies ist positiver Chemotropismus.

b) Geotropismus und Geotaxis ist die Erscheinung, daß sich Organismen nach der Richtung der Schwere orientieren. Es ist bekannt, daß Pflanzenkeime immer nach oben streben, wenn man auch die Richtung, in der sie ursprünglich gewachsen sind, verändert.

---

[1]) Die Worte „Tropismus" und „Taxis" bezeichnen nichts als die betreffenden Bewegungsvorgänge, nicht etwa eine besondere Eigenschaft der Zellen, die die betreffende Reaktion hervorruft. Man kann z. B. die Tatsache, daß der Mensch aufrecht geht, als negativen Geotropismus bezeichnen, ohne daß damit dem menschlichen Körper eine besondere neue Eigenschaft zugeschrieben wird.

c) Phototropismus, die Eigenschaft, sich nach dem Lichte zu wenden, ist bei Pflanzen sehr verbreitet und allgemein bekannt. Phototaxis findet sich bei gewissen Bakterien (Bacterium photometricum). Die Bewegung der Pigmentzellen der Froschhaut und der Chorioidea, auch die Bewegung der Stäbchen und Zapfen der Netzhaut bei Lichteinfall kann als Phototropismus bezeichnet werden.

d) Thermotropismus und Thermotaxis zeigt sich bei vielen Zellen unter dem Mikroskop bei ungleicher Erwärmung des Objektträgers.

e) Galvanotropismus und Galvanotaxis ist die Erscheinung, daß sich lebende Zellen gegen die Richtung eines elektrischen Stromes empfindlich zeigen. Nicht nur Protozoen und Infusorien, sondern auch Kaulquappen und Fischembryonen stellen sich im Wasser mit dem Kopf gegen den elektrischen Strom, und kehren sich beim Wenden des Stromes wie auf Kommando blitzschnell um.

f) Thigmotropismus und Thigmotaxis ist der Vorgang, daß ein Organismus auf Berührung in positivem oder negativem Sinne reagiert.

g) Rheotropismus und Rheotaxis findet sich bei vielen Tieren und Pflanzen als eine Reaktion gegen die Richtung fließenden Wassers. Die Spermatozoen können durch Strömung der umgebenden Flüssigkeit veranlaßt werden, mit sehr lebhafter Bewegung gegen den Strom zu schwimmen. Im Eileiter herrscht bekanntlich durch die Tätigkeit des Flimmerepithels eine Strömung nach der Uterushöhle zu, so daß die Rheotaxis der Spermatozoen dazu führt, daß diese dem Ovarium zuschwimmen.

3. Die Bewegung der Zellen.

Die Zellen sind vermöge der beim Stoffwechsel freiwerdenden Energie zu verschiedenen Leistungen befähigt, die teils als mechanische Bewegung, teils als anderweitige Energieäußerungen zutage treten.

a) Die mechanische Bewegung nimmt im wesentlichen drei Formen an:

1. Protoplasmabewegung,
2. Flimmerbewegung,
3. Muskelbewegung.

Protoplasmabewegung. Die Protoplasmamasse des Zellenleibes vieler Zellen, z. B. der weißen Blutkörperchen, ist imstande, selbständig beliebige Formen anzunehmen, Fortsätze auszustrecken und einzuziehen und sich durch solche Bewegungen von Ort zu Ort zu bewegen. Unter dem Mikroskop sieht man, daß diese Formänderung durch eine strömende Bewegung der festweichen körnigen Masse in sich selbst zustande kommt.

Auch im Innern der im Gewebe festsitzenden Zellen, insbesondere an chlorophyllhaltigen Pflanzenzellen, beobachtet man eine strömende Bewegung des Protoplasmas, die mitunter eine regelmäßige, in sich selbst zurücklaufende Strömung, „Rotationsbewegung", darstellt.

Die Flimmerbewegung besteht darin, daß die Zellanhänge, Flimmerhärchen oder Geisseln, hin und herschwingen. Am Flimmerepithel pflanzt sich diese Bewegung von jeder Zelle auf die benachbarte Zelle fort, sodaß ein regelmäßiger Wellenschlag der Zilien auf der gesamten Oberfläche entsteht. Da die Bewegung in der einen Richtung schnell, in der anderen langsam geht, bringt sie in umgebender Flüssigkeit eine Strömung in der betreffenden Richtung hervor, und kann auch kleine feste Körper in Bewegung setzen. Die Geschwindigkeit dieser Bewegung ist etwa 0,1—0,5 mm in der Sekunde.

Die Muskelbewegung wird im Abschnitt über allgemeine Muskelphysiologie ausführlich behandelt.

b) Andere Energie-Aeußerungen der Zellen. Die Zellen vermögen außer mechanischer Arbeit noch in verschiedenen anderen Formen Energie abzugeben, als

1. chemische Arbeit,
2. Licht,
3. elektrische Energie,
4. Wärme.

Chemische Arbeit. Alle chemischen Vorgänge, bei denen Energie gebunden wird, sind als Arbeitsleistung des Organismus aufzufassen.

So ist also das Wachstum der Zelle ein Ergebnis chemischer Arbeit, ferner die Erzeugung aller solchen Stoffe, durch die die Zellen Gewebe aufbauen, Intercellularsubstanzen, endlich aller

Fermente und Sekrete der Zellen, sowohl der freilebenden, wie der Drüsenzellen vielzelliger Organismen.

Lichterzeugung. Das Leuchten gewisser Meertiere (Noctiluca miliaris) und Mikrobenarten, sowie die Tätigkeit der Leuchtorgane der Leuchtkäfer und Feuerwürmchen ist allgemein bekannt.

Erzeugung von Elektrizität. Alle chemischen und physikalischen Vorgänge sind von elektrischen Vorgängen begleitet. In einigen Fällen tritt diese elektrische Wirkung so stark hervor, daß sie als Hauptsache erscheint. Die beträchtliche elektrische Spannungsänderung, die bei der Tätigkeit von Nerv und Muskel auftritt, wird in der Allgemeinen Muskel- und Nerven-Physiologie behandelt werden. An vielen Drüsen sind elektrische Ströme während der Tätigkeit nachgewiesen worden. Die Tätigkeit einiger Sinnesorgane, wie Auge und Ohr, ist mit elektrischen Vorgängen verbunden. Die Bewegungserscheinungen an gewissen Pflanzen (Dionaea) sind ebenfalls von elektrischen Erscheinungen begleitet.

Als Hauptzweck der Zelltätigkeit erscheint die Erzeugung elektrischer Spannung in den elektrischen Organen der sogenannten Zitterfische.

Erzeugung von Wärme. Die Wärmeerzeugung durch die Stoffwechselvorgänge in den lebenden Zellen wird im Abschnitt über die tierische Wärme behandelt.

4. Fortpflanzung der Zelle.

Dem schon von William Harvey 1651 aufgestellten Satz: „Omne vivum ex ovo“ hat Virchow den Satz an die Seite gestellt: „Omnis cellula e cellula“. Jeder mehrzellige Organismus geht ursprünglich auf eine einzige Eizelle[1]) zurück, die durch wiederholte Teilung und mannigfaltige Ausgestaltung der entstehenden Tochterzellen den ganzen Organismus aufbaut.

Entstehung und Wachstum der mehrzelligen Organismen

---

[1]) Die Eizelle entwickelt sich allerdings erst nach der Befruchtung, also nach der Vereinigung mit einem Teil der Samenzelle. Bemerkenswert ist, daß man auch bei einzelligen Wesen vor der Teilung eine Vereinigung, Kopulation, zweier Individuen beobachtet hat.

beruht also im wesentlichen auf der Fähigkeit der einzelnen Zellen, sich durch Teilung zu vervielfältigen.

Die Teilung kann eine amitotische, direkte, oder eine mitotische, indirekte, sein. In beiden Fällen tritt zunächst eine Teilung des Kernes ein, bei der Amitose ohne weitere Nebenerscheinungen, bei der Mitose mit einer Reihe besonderer Veränderungen, die als Karyokinese bezeichnet werden. Zunächst tritt aus dem Kern ein Körperchen, Centrosoma, aus, das sich in zwei Teile teilt, zwischen denen die sogenannte Spindelfigur erscheint. Die beiden Teile des Centrosomas nehmen dann zwei einander gegenüberliegende Stellen des Kernes ein, Pol und Gegenpol. Aus der chromatischen Substanz des Kernes bilden sich Stränge, die sich in symmetrischen Schleifen nach den Polen zu ordnen, so daß sie, vom Pol aus gesehen, eine sternförmige Figur bilden. Die Chromatinstränge zerteilen sich erst der Länge nach, so daß aus jeder Schleife zwei Schwesterschleifen hervorgehen, und schließlich der Quere nach, so daß eine gleichmäßige Teilung der Kernsubstanz in zwei Tochtersterne erfolgt. Aus diesen gehen dann durch die umgekehrte Reihenfolge der gleichen Vorgänge zwei neue Kerne hervor. Der Teilung des Kernes folgt eine Teilung des Protoplasmaleibes, und damit sind aus einer Mutterzelle zwei vollständige Tochterzellen geworden, die durch Wachstum die Größe der ursprünglichen Zelle erreichen und sich auf dieselbe Weise weiter vermehren können.

3. Chemische Bestandteile des Körpers.

Zur Untersuchung der Lebensvorgänge gehört vor allen Dingen die chemische Untersuchung der Stoffe, aus denen sich der Organismus zusammensetzt.

Die erste Frage ist hier, welche Stoffe, das heißt, welche Elemente dies sind, die zweite, in welchen Verbindungen diese Elemente auftreten.

A. Elemente.

Die Elemente, die den Körper zusammensetzen, sind folgende:

C, H, O, N, S, P, Cl, J, Fl, Si, K, Na, Mg, Ca, Fe.

Von diesen finden sich konstant im tierischen Organismus:

C, N, S, H, O, P, Cl, K, Na, Mg, Ca, Fe.

Zufällige Bestandteile sind: Zn, Pb, Hg, As, Cu, Li.

In freiem Zustande kommen nur folgende drei gasförmige Elemente vor:

1. Sauerstoff, wird aus dem umgebenden Medium durch die „Atmung" aufgenommen, findet sich in allen Flüssigkeiten des Körpers, besonders im Blut, wird zur Verbrennung (Oxydation) verwendet.

2. Stickstoff (und Argon) gelangt in freiem Zustand in die Luftwege, wird ferner mit der Nahrung verschluckt und findet sich daher in geringer Menge gelöst im Blut. Verläßt den Körper durch den Darm, in Spuren durch die Haut.

3. Wasserstoff, in geringer Menge im Darmkanal als Zersetzungsprodukt, kann von da in Spuren ins Blut und in die Ausatmungsluft gelangen.

B. Verbindungen.

Alle anderen Elemente kommen nur als Verbindungen vor. Man unterscheidet unorganische und organische oder Kohlenstoffverbindungen.

I. Anorganische Verbindungen.

a) Das Wasser bildet quantitativ den Hauptbestandteil der Organismen und macht die Hälfte bis drei Viertel des gesamten Körpergewichtes aus. Es findet sich nicht bloß in den tierischen Flüssigkeiten, sondern auch (als imbibiertes Wasser) in allen Geweben, ferner als Wasserdampf

in den Atemwegen. Der Gehalt an Wasser darf nicht unter eine bestimmte Grenze sinken, wenn das Leben fortbestehen soll. Es dient zur Auflösung aller im Körper gelöst vorkommenden Stoffe.

b) Die übrigen anorganischen Verbindungen (Salze) sind für die normale Zusammensetzung der Gewebe und der Zellen, wie auch für den normalen Ablauf der Lebensvorgänge ebenfalls unentbehrlich.

Sie kommen teils in löslicher, teils in fester Form (Knochen) vor. Sie bilden den Hauptbestandteil der beim Verbrennen der Gewebe übrigbleibenden Asche, die außerdem noch Substanzen enthält, die vorher im Körper nicht als Salze, sondern in organischer Bindung (Fe im Hämoglobin, S und P im Eiweiß) vorhanden waren. Die Gesamtasche macht 5 pCt. des Körpergewichts aus, davon entfallen mehr als 80 pCt. auf das Skelett und 10 pCt. auf die Muskeln.

Die wichtigsten anorganischen Bestandteile der Zellen und der Körperflüssigkeiten sind folgende:

1. Chloride. NaCl, von allen anorganischen Salzen am reichlichsten; findet sich konstant im Blutplasma, in der Lymphe und in der Gewebsflüssigkeit (zu etwa 0.6 pCt.). In großer Menge im Harn (10—15 g in 24 Std. beim Menschen), wo es selbst beim NaCl-Hunger in geringer Menge vorhanden ist.

Eine 1 proz. Kochsalzlösung entspricht ungefähr dem osmotischen Druck des Säugetierblutes (sie ist „isosmotisch" oder „isotonisch"), daher bleiben in ihr Säugetierzellen (z. B. rote Blutkörperchen) relativ lange erhalten. Dies ist für Säugetierzellen die „physiologische Kochsalzlösung". (Für Froschorgane und -Zellen ist es eine 0,6—0,75 proz. Lösung.) Kochsalzlösungen von geringerer Konzentration sind „hypotonisch": die Körperzellen quellen darin auf, solche von höherer Konzentration sind „hypertonisch". die Körperzellen schrumpfen darin.

HCl findet sich frei im Magensaft und ist ein notwendiger Bestandteil des Magensaftes aller Säugetiere, vielleicht aller Wirbeltiere.

KCl in roten Blutkörperchen, Muskeln, Nerven.

$CaCl_2$ Chlorcalcium, ein Bestandteil der Knochenerde.

2. Fluor in den Knochen und im Schmelz der Zähne als $CaFl_2$.

3. Jod als Salz in manchen Seepflanzen (Tangen), als Thyreojodin in der Schilddrüse ; ferner in Spuren in Thymus, Milz, Hypophyse, Ovarien.

4. Schwefel gehört zu den Bestandteilen des Eiweiß und damit des Zellprotoplasmas, aus dem man ihn beim Veraschen als Sulfat gewinnt. Außer im Eiweißmolekül kommt der Schwefel in organischer Verbindung in der Taurocholsäure (s. Gallensäuren), in der Chondroitinschwefelsäure im Knorpel, ferner als gepaarte Schwefelsäure im Harn vor.

Anorganische Schwefelverbindungen sind Schwefelwasserstoff (in den Darmgasen), Sulfide, Merkaptane, Alkalisulfate in sehr geringen Mengen in den Körperflüssigkeiten, Rhodanide im Speichel, Harn, Magensaft.

Im Speicheldrüsensekret der Mittelmeerschnecke, Dolium galea, findet sich freie Schwefelsäure.

5. Phosphor findet sich im tierischen Organismus

a) als anorganischer Phosphor, als Calcium und Magnesiumphosphat, in der Knochensubstanz, dann als Kalium und Natriumphosphat im Blut und in den Gewebsflüssigkeiten;

b) als organischer Phosphor im Kasein, in den Nukleinen, im Lecithin. Namentlich das Gehirn und die Nerven sind reich an organischem Phosphor.

6. Silicium in den Pflanzen; die Epidermiszellen mancher Gräser sind mit SiO_2 imprägniert; SiO_2 geht in den Harn grasfressender Tiere (Pferd, Rind, Schaf) über. SiO_2 ferner in den Haaren von Menschen und Säugetieren, in den Federn der Vögel; auch in den Geweben und Säften höherer Tiere sind nicht unbedeutende Mengen SiO_2 vorhanden.

7. Von den Schwermetallen ist das Eisen das wichtigste. Es findet sich in allen tierischen Zellen und Geweben, wenn auch in geringer Menge. Der menschliche Körper enthält im ganzen ca. 0.005% Eisen (ca. 3 g). Es ist ein integrierender Bestandteil des Blutfarbstoffes höherer Tiere, des Hämoglobins. Die Zellkerne sind im allgemeinen reicher an Eisen als das Protoplasma. In sehr geringer Menge ferner in Harn, Galle, Eidotter, Milch, Leber.

Bei einigen niederen Tieren (Mollusken, Arthropoden) vertritt das Kupfer — in Haemocyanin — die Rolle des Eisens.

Cu ist häufig in der Leber gefunden worden.

8. Von den Alkalien kommen Kalium und Natrium meist als Chloride, dann als Phosphate, Sulfate, Carbonate im Organismus sehr häufig vor; das Kalium überwiegt in den geformten Bestandteilen, Zellen und Geweben, das Natrium in den Körperflüssigkeiten. — Die Menge des Kalium und des

Natrium im Blute ist bei den einzelnen Tierarten verschieden, für dieselbe Tierart jedoch eine konstante Größe.

9. Von den Erdalkalien steht das Calcium an Menge und Bedeutung an erster Stelle. Die Calciumsalze (hauptsächlich Phosphat) dienen zur Bildung des Integumentes und der Stütz- und Gerüstsubstanzen. Calcium kommt wahrscheinlich in jeder Zelle vor, findet sich als Fluorid, als Chlorid, als Phosphat und Karbonat, als Sulfat, ferner als harnsaures und oxalsaures Salz im Harn, als zitronensaures Salz in der Milch. Der Hauptmenge nach stammt es aus der pflanzlichen Nahrung und aus dem Trinkwasser.

10. Magnesium als Phosphat und Karbonat ist ein steter Begleiter des Calciums und gehört zum Bestande jeder Zelle.

II. Organische Verbindungen.

A. Stickstoffhaltige	B. Stickstofffreie
a) Eiweißkörper	1. Kohlehydrate,
	2. Fette.

Eiweißkörper.

Sie bilden der Masse und Bedeutung nach den Hauptbestandteil aller lebendigen Substanz und sind unentbehrliche Nahrungsstoffe. Sie bestehen aus C, H, N, O, S, in manchen findet sich auch P., in wenigen Fe.

Die Zusammensetzung der Eiweißkörper ist:

C	50.6—54.5 %	Im Mittel 52 %
H	6.5— 7.3 %	7 %
N	15.0—17.6 %	16 %
S	0.3— 2.2 %	2 %
P	0.42—0.85 %	0.6 %
O	21.5—23.5 %	23 %

Daraus folgt, daß einem Gramm N: $\frac{100}{16}$ = 6.25 gr Eiweiß entsprechen; ferner, daß der N-Gehalt zum C-Gehalt sich verhält wie 1: 3.3. Nach Voit berechnet man den N statt auf Eiweiß auf Körpergewebe, als dessen Typus man das Muskelfleisch nimmt. Dies enthält durchschnittlich 3.4% N, so daß je 1 gr N = 30 gr Fleisch entspricht.

Der N-Gehalt wird nach der Methode von Kjeldahl bestimmt: Die organische Substanz wird durch Erhitzen mit konzentrierter Schwefelsäure unter Mitwirkung eines Katalysators zersetzt. Der N wird dabei in Form von NH_3 frei, das zunächst an die Säure gebunden ist. Man übersättigt mit Natron-

lauge, destilliert das freigewordene NH_3 und fängt es in Normalsäure auf. Darin wird es durch Titration bestimmt.

Sie enthalten eine außerordentlich große Zahl von Atomen im Molekül und haben daher ein sehr großes Molekulargewicht.

Sie kommen in der Natur teils in gelöstem Zustande (im Blut, Lymphe, Protoplasma), teils in fester Form, amorph, in der Gerüstsubstanz vor; in sehr vereinzelten Fällen sind sie als Kristalle (z. B. in den Dotterplättchen) abgelagert. Ihre wässerigen Lösungen haben die Eigenschaften von kolloidalen Lösungen: sie diffundieren nur ungemein langsam, erzeugen nur geringen osmotischen Druck, haben eine hohe Viskosität — Eigenschaften, die zum Teil mit der bedeutenden Größe ihres Moleküls zusammenhängen. Einige Eiweißkörper, wie Hämoglobin, Eier- und Serumalbumin, mehrere Pflanzeneiweiße, sind auch künstlich zur Kristallisation gebracht worden. Ihre Lösungen drehen die Ebene des polarisierten Lichtes nach links (die des Hämoglobins und der Nukleoproteide nach rechts). Als besonders wichtiges Merkmal muß bezeichnet werden, dass sie alle bei der Spaltung durch Säuren, Alkalien, Fermente etc. Aminosäuren liefern.

In trockenem Zustande sind die Eiweißkörper amorphe Pulver, die in Wasser, verdünnten Alkalien und Säuren löslich, in anderen Lösungsmitteln unlöslich sind. Sie verbrennen unter Zurücklassung von Asche, die neben Schwefel Ca, Mg, P enthält.

Die Eiweißkörper erzeugen, in das Blut eines Tieres eingeführt, spezifische Präzipitine. (Biologische Reaktion.)

Aus ihren Lösungen lassen sich die Eiweißkörper durch verschiedene Einwirkungen „ausfällen“. Sie können durch größere Mengen eines Neutralsalzes (NaCl, Na_2SO_4, $ZnSO_4$, $MgSO_4$) „ausgesalzen“ werden, wobei das ausgeschiedene Eiweiß seine Löslichkeit im Wasser bewahrt. Das Aussalzen wird zur Trennung der Eiweißarten oft benutzt. Auch durch Fällung mit Alkohol erhält man eine in Wasser zunächst lösliche Ausscheidung von Eiweiß. — Durch andere Mittel werden die ausgefällten Eiweißkörper gleichzeitig denaturiert: sie verlieren ihre Löslichkeit in Wasser. Hierher gehört die Fällung durch (bereits äußerst geringe Mengen) Schwermetallsalze (Quecksilberchlorid, Zinksulfat, Kupfersulfat), dann vor allem die Fällung durch Erhitzen, Koagulation im engeren Sinne.

Einige Eiweißkörper, wie das Fibrinogen, Kasein, Myosin, haben die Eigenschaft, unter dem Einflusse bestimmter Fermente in den festen Zustand überzugehen („Gerinnung").

Die Eiweißkörper, die Proteïne, zeigen eine Reihe gemeinsamer Fällungs- und Färbungsreaktionen.

I. Fällungsreaktionen:

1. Erhitzen bei schwach saurer Reaktion und Gegenwart von Neutralsalzen. Die verschiedenen Eiweißkörper gerinnen bei verschiedenen Temperaturen, aber alle unter 100°. Man kann daher die Eiweißkörper durch Erwärmen auf die verschiedenen Gerinnungstemperaturen von einander trennen („fraktionierte Koagulation").
2. Konzentrierte Mineralsäuren in der Kälte; besonders Salpetersäure gibt scharfe Reaktion (Hellersche Probe), auch Metaphosphorsäure (nicht Orthophosphorsäure) gibt Fällung.
3. Schwermetallsalze; es entstehen in Wasser unlösliche salzartige Verbindungen (Metallalbuminate).
4. Aussalzen: Sättigen mit Neutralsalzen (NaCl, Sulfate des Ammoniums, Magnesiums und Natriums). Zusatz von Säuren begünstigt die Fällung.
5. Durch die sogenannten Alkaloïdreagentien (bei saurer Reaktion): Ferrocyanwasserstoffsäure (Zusatz von Essigsäure + Ferrocyankalium), Phosphorwolframsäure, Pikrinsäure, Jod in Jodkalium, Gerbsäure, Trichloressigsäure.
6. Alkohol; ferner: Aceton, Chloroform, Karbolsäure u. a. m.

II. Färbungsreaktionen:

1. konzentrierte Salpetersäure in der Wärme gibt Gelbfärbung, Xanthoproteinreaktion. Darauf Übersättigen mit Ammoniak: tief orangegelbe Farbe.
2. Millons Reagens (Lösung von salpetersaurem Queck silberoxyd mit etwas salpetriger Säure) gibt grauweißen Niederschlag, der beim Erhitzen mehr oder minder dunkelrote Färbung annimmt; die von monohydroxylierten Benzolderivaten (Tyrosin) herrührt.

3. Die Biuretreaktion, die wichtigste Farbenreaktion der Eiweißkörper. Fügt man zu einer stark alkalischen Lösung eines Eiweißkörpers wenige Tropfen einer sehr verdünnten Kupfersulfatlösung, so entsteht (in der Kälte) eine violette Färbung. Bei den Peptonen ist die Farbe rot. — Ein Überschuß von Kupfersulfat ist zu vermeiden.
4. Konzentrierte Salzsäure färbt beim Erwärmen purpurrot oder violett.
5. Zusatz von Glyoxylsäure (oder von Eisessig, der Glyoxylsäure enthält) gibt, mit konzentrierter H_2SO_4 unterschichtet, an der Berührungsstelle purpurrote oder violette Färbung (Reaktion nach Adamkiewicz-Hopkins-Cole).

Da keine einzelne dieser Färbungsreaktionen dem Eiweiß allein zukommt, so müssen in jedem Fall mehrere angestellt werden.

Einteilung der Eiweißkörper.

Man kann die Eiweißkörper in drei große Gruppen teilen:

1. die natürlichen (echten, genuinen) Eiweißkörper (Proteine)
2. Umwandlungsprodukte. Derivate der genuinen Eiweißkörper, die in ihrem chemischen Aufbau noch den Charakter der Eiweißkörper bewahrt haben (Albumosen, Peptone).
3. Verbindungen der genuinen Eiweißkörper mit anderen organischen Komplexen (Gruppe der Proteide).

1. Proteine.[1])

A. Zu den eigentlichen Proteinen gehören:

a) Albumine, die schwefelreichsten Eiweißkörper, löslich in Wasser: Serum-, Eier-, Milch-, Muskel-, Pflanzen-Albumin.

b) Globuline, unlöslich in reinem Wasser, löslich in verdünnten Neutralsalzlösungen: Eier-, Serum-, Lakto-

[1]) Von $\pi\rho\omega\tau\varepsilon\acute{\upsilon}\omega$ nehme den ersten Rang ein.

Globulin, Fibrinogen, Myosinogen (oder Myogen), Paramyosinogen (Myosin).

c) Nukleoalbumine: phosphorhaltige Eiweißkörper, wurden deshalb früher mit den Nukleoproteiden (s. u.) zusammengestellt, geben aber bei der Spaltung keine Nukleinsäuren. Fast unlöslich in Wasser, leicht löslich in schwachen Alkalien. Der bei der Pepsinverdauung abspaltbare phosphorhaltige Komplex wird auch Paranuklein oder Pseudonuklein genannt.

Hauptrepräsentant der Nukleoalbumine, weil am besten bekannt, ist das Kasein, der Käsestoff der Milch. Es ist unlöslich in Wasser, seine Salze (Eukasin, Nutrose, Plasmon) dagegen sind leicht löslich in Wasser; in der Milch ist es als Kaseincalcium enthalten. Es gerinnt nicht beim Kochen, wird aber gefällt durch schwache Säuren. Unter Einwirkung des Labferments (Chymosin s. Magenverdauung) entsteht Parakasein, das mit den Kalksalzen der Milch eine unlösliche Verbindung, den Käse, bildet.

Zu den Nukleoalbuminen gehören ferner das Vitellin im Dotter der Eier und eine Reihe von Zellnukleoalbuminen.

d) Histone (Nukleohiston, Globin);

e) Protamine (Salmin im Lachssperma, Clupein im Heringssperma.

Histone und Protamine haben infolge ihres hohen Gehaltes an Diaminosäuren basischen Charakter.

B. Umwandlungsprodukte:

a) Acid-Albumine, Syntonine, entstehen durch Behandlung der Proteine mit Säuren;

b) Alkali-Albuminate, entstehen durch Behandlung der Proteine mit Alkalien;

} sind in Wasser unlöslich und koagulieren nicht mehr beim Kochen.

c) Proteosen, entstehen aus Proteinen und Proteiden bei der Verdauung (s. d.): Albumosen und Peptone. Sie sind die Zwischenstufen, die bei der Spaltung der Eiweißkörper (bei der Verdauung) zu den Endprodukten, den Aminosäuren, führen. Sie geben noch die Farben-

reaktionen (Biuret mit schön roter Farbe), wie auch viele Fällungsreaktionen der Eiweißkörper. Sie sind nicht mehr koagulierbar.

2. Proteide

sind Verbindungen von Eiweiß mit anderen hoch zusammengesetzten Stoffen.

a) Nukleoproteide finden sich in den Zellen im Protoplasma und machen den Hauptbestandteil der Kerne aus, übertreffen daher in zellenreichen,drüsigen Organen alle anderen Eiweißkörper an Menge. Sie verhalten sich wie Säuren, sind unlöslich in Wasser und Neutralsalzen, leicht löslich bei Zusatz von wenig Alkali und werden, wie die nativen Eiweiße, durch Hitze oder andere Mittel koaguliert und denaturiert. Werden sie mit Pepsin-Salzsäure behandelt, „verdaut", so spalten sie sich in einen Eiweißkörper (Histon) und Nuklein.

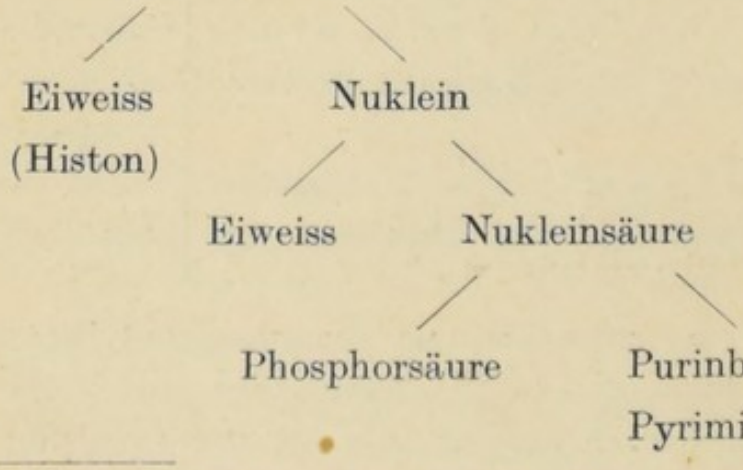
Die Nukleine, zuerst im Zellenkern gefunden, (daher der Name), sind Verbindungen von Eiweiß mit einer Nukleinsäure.

Die Nukleine sind stärker sauer als die Nukleoproteide; sie geben ebenfalls die meisten Reaktionen der Proteine.

Nukleinsäuren sind Verbindungen von Phosphorsäure mit einer der Xanthin- (oder Nuklein-) basen: Xanthin[1]), Guanin, Hypoxanthin (oder Sarkin), Adenin.

Es ergibt sich also folgendes Schema für die

Nukleoproteide



[1]) Methylderivate des Xanthins sind Heteroxanthin, Theobromin, Theophyllin, Paraxanthin, Koffein—

b) Chromoproteïde, Verbindungen von Eiweiß mit einem Farbstoff; die wichtigsten sind die Hämoglobine, Verbindungen von Eiweiß (Globulin) mit dem eisenhaltigen Farbstoff Hämatin. Sie gehören zu den wenigen kristallisierbaren Eiweißstoffen.

Hämoglobin, Oxyhämoglobin, Methämoglobin, Kohlenoxydhämoglobin (s. Blut).

c) Glykoproteïde, Verbindungen von Eiweiß mit Substanzen der Kohlehydratgruppe, letztere liefert bei der hydrolytischen Spaltung Glukosamin; hierher gehören die Mucine und ihnen ähnliche Verbindungen, einige Hyalogene und Mukoide; Mucinogen ist die im Schleim vorkommende Vorstufe der Mucine.

Die Mucine sind nur im Tierkörper gefunden worden: im Speichel, im Schleim der Schleimhäute, in Sehnen, im Schleimgewebe. Sie haben sauren Charakter, sind in H_2O unlöslich, quellen aber darin auf, lösen sich in Alkalien, in der Siedehitze gerinnen sie nicht, durch Alkohol werden sie ausgefällt. Charakteristische Reaktion: Fällung durch Essigsäure, unlöslich oder schwer löslich im Überschuß;

d) Noch höher zusammengesetzte Verbindungen sind die Phosphoglykoproteïde (Ichthulin in Fischeiern, einige Hyalogene), die bei der Spaltung Pseudonukleïn und ein Kohlehydrat geben; Lezithalbumine, die aus Eiweiß und Lezithin zusammengesetzt sind; Chondroproteïde, Verbindungen von Leim oder Eiweiß mit Chondroitinschwefelsäure, im Knorpel und im (pathologischen) Amyloid.

3. Albuminoide.

Sie sind ein spezifisches Produkt des tierischen Körpers. Im Gegensatz zu den Proteïnen und Proteïden, die den Hauptbestandteil der Zellen bilden, kommen die Albuminoïde nur als Ausscheidungsprodukte der Zellen, als Interzellularsubstanzen vor. Sie bilden die Grundsubstanzen der verschiedenen Gewebe und die Gerüst- und Decksubstanzen des Körpers. Sie können diesen Zweck er-

füllen, da sie unlöslich sind in allen tierischen Flüssigkeiten, in Wasser und Salzlösungen, meist auch in verdünnten Säuren und Alkalien. Sie haben dieselbe elementare Zusammensetzung und liefern dieselben Abbauprodukte (Aminosäuren) wie die Eiweißkörper.

Es gehören dazu:

a) Die Kollagene. Kollagen, leimgebende Substanz, kommt vor im fibrillärem Bindegewebe, Knorpel und Knochen. In Wasser anhaltend gekocht, löst es sich unter Wasseraufnahme, bildet beim Abkühlen eine feste Gallerte Leim (colla): Glutin, Knochenleim, entsteht beim Kochen der Knochen und des Bindegewebes; Chondrin, Knorpelleim, beim Kochen des embryonalen und permanenten Knorpels. Ein Gemenge von Chondromucoid und Glutin. Bei der Spaltung mit Säuren und Alkalien entstehen daraus neben Peptonen ein reduzierendes Kohlenhydrat und die Chondroitinschwefelsäure. Leim ist löslich in heißem Wasser; aus den Lösungen wird Glutin durch Gerbsäure, Chondrin durch neutrales Bleiazetat (Bleizucker) gefällt. In kaltem Wasser quillt der Leim auf. Unter Einwirkung von Magensaft oder Trypsin wird Leim in Leimalbumosen und Leimpeptone verwandelt. Leim gibt die Biuret- und die Xanthoproteïnreaktion.

b) Die Elastine. Die elastischen Fasern im fibrillären Bindegewebe und das elastische Gewebe bestehen wesentlich aus Elastin; es enthält Schwefel, ist unlöslich in Wasser, Alkohol, Äther, nur langsam löslich in konzentrierten Alkalien und Mineralsäuren.

c) Die Keratine. Hornstoffe, reich an Schwefel, in Haaren, Borsten, Federn, Nägeln, Horn, Epidermis; hierzu auch das Neurokeratin der markhaltigen Nervenfasern. Keratin quillt in heißem Wasser auf (Wirkung der heißen Bäder auf die Epidermis), erweicht mit verdünnten Alkalien (beim Waschen mit Seife), löst sich in konzentrierten Alkalilösungen.

d) Die Skeletine. Chitin im Panzer der Crustaceen und Insekten, Spongin im Badeschwamm u. a.

4. Farbstoffe

sind N-haltige Verbindungen unbekannter Konstitution, sind als Derivate der Proteïne und Proteïde anzusehen. Sie sind zum Teil kristallinisch, zum Teil amorph, kommen gelöst in Flüssigkeiten oder als amorphe Körnchen, sogenannte Pigmente, vor.

Gelöste Farbstoffe: Gallenfarbstoffe, Harnfarbstoffe, Luteïn, der gelbe Farbstoff des Eidotters und der Sehpurpur der Netzhaut.

Amorphe Farbstoffe, sogenannte Pigmente: Melanin in der Chorioïdea, Iris, Epidermis, Haaren.

5. Die Abbauprodukte der Eiweißkörper.

Bei der Spaltung (Hydrolyse) der Eiweißkörper mit Säuren, Alkalien, Fermenten liefern die Eiweißkörper neben Ammoniak hauptsächlich Aminosäuren und zwar α-Monoaminosäuren (bei welchen die NH_2-Gruppe in α-Stellung zu der Carboxylgruppe COOH steht), dann die basischen, durch Phosphorwolframsäure fällbaren Diaminosäuren.

Bis jetzt sind folgende Aminosäuren aus den Eiweißkörpern isoliert worden:

1. Monoaminomonokarbonsäuren.

Glykokoll: $CH_2(NH_2)COOH$. Aminoessigsäure. Die einzige optisch inaktive Aminosäure. Die folgenden sind alle aktiv, da sie ein asymmetrisches Kohlenstoffatom enthalten.

Alanin: $CH_3 \cdot CH(NH_2)\ COOH$. α-Aminopropionsäure.

Aminoisovaleriansäure: $\begin{matrix}CH_3\\CH_3\end{matrix}\!>\!CH \cdot CH(NH_2)\ COOH$.

Leucin: $\begin{matrix}CH_3\\CH_3\end{matrix}\!>\!CH \cdot CH_2 \cdot CH(NH_2)\ COOH$. α-Aminoisobutylessigsäure.

Isoleucin: $\begin{matrix}CH_3\\C_2H_5\end{matrix}\!>\!CH \cdot CH(NH_2) \cdot COOH$. α-Aminomethylaethyl-propionsäure.

2. Monoaminooxymonokarbonsäure.

Serin: $CH_2(OH) \cdot CH(NH_2) \cdot COOH$. α-Amino-β-Oxypropionsäure.

3. Monoaminodikarbonsäuren.

Asparaginsäure: $COOH \cdot CH_2 \cdot CH(NH_2) \cdot COOH$. α-Aminobernsteinsäure.

Glutaminsäure: $COOH \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CH(NH_2)COOH$. α-Aminoglutarsäure.

4. Schwefelhaltige Aminosäuren.

Cystein: $CH_2(SH) \cdot CH(NH_2) \cdot COOH$. α-Amino-β-thiopropionsäure.

und Cystin

$$\begin{matrix} CH_2 \cdot S \cdot S \cdot CH_2 \\ CH(NH_2) \quad CH(NH_2) \\ COOH \quad COOH. \end{matrix}$$

Das Cystin ist der wichtigste schwefelhaltige Baustein des Eiweißmoleküls.

5. Diaminosäuren.

Lysin: $CH_2(NH_2) \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CH_2(NH_2) \cdot COOH$. α-ε-Diaminokapronsäure.

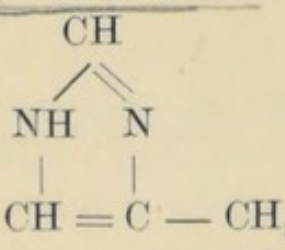
Arginin: $(HN)C\begin{matrix}\diagup NH_2 \\ \diagdown NH-CH_2\end{matrix} \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CH(NH_2) \cdot COOH$. Guanidin-α-Amino-n-Valeriansäure.

Durch einfache Abspaltung kann aus ihm sowohl Harnstoff als Ornithin entstehen:

$$\text{Arginin} + H_2O = \underset{\text{Harnstoff}}{CO(NH_2)_2} + \underset{\text{Ornithin.}}{CH_2(NH_2) \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CH(NH_2)COOH}.$$

6. Diaminotrioxydodekansäure.

Histidin:



$CH = C - CH_2 \cdot CH(NH_2) \cdot COOH$

α-Amino-β-Imidazolpropionsäure.

Lysin, Arginin, Histidin, sind früher als „Hexonbasen" zusammengefasst worden. Sie sind starker basischer Natur, während die α-Aminosäuren sowohl mit Säuren

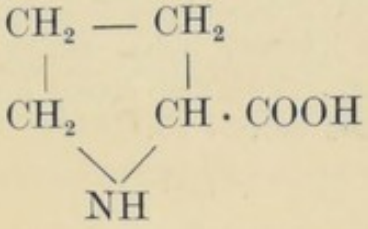
als mit Basen Salze bilden: sie sind, wie die Eiweißkörper selbst, dessen Bausteine, sie sind, von amphoterer Natur.

7. Der aromatischen Reihe gehören an

Phenylalanin: $C_6H_5 \cdot CH_2 \cdot CH\ (NH_2) \cdot COOH$.
Phenyl-α-Aminopropionsäure.

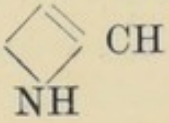
Tyrosin: $C_6H_4\,(OH) \cdot CH_2 \cdot CH\,(NH_2) \cdot COOH$.
p-Oxy-phenyl-α-aminopriopionsäure.

8. Heterocyklische Verbindungen sind
α-Pyrrolidinkarbonsäure (Prolin)



und die Oxypyrrolidinkarbonsäure,

$C = CH_2 \cdot CH \cdot (NH_2) \cdot COOH$

Tryptophan: H_4C_6  CH

Indolaminopropionsäure.

Aufbau der Eiweisskörper.

Die verschiedenen Eiweißkörper enthalten dieselben oben aufgezählten Verbindungen („Bausteine"), es sind aber nicht alle in jedem untersuchten Eiweißkörper vertreten. Sehr verschieden sind die Mengenverhältnisse, in welchen die einzelnen Aminosäuren in den verschiedenen Proteïnen vorhanden sind.

Die Verknüpfung der einzelnen Aminosäuren im Eiweißmolekül unter einander erfolgt durch Iminogruppen (= NH), nach dem Schema:

$$\begin{array}{ccccc} & & C_4H_9 & & CH_3 \\ -CO-NH \cdot CH \cdot CO-NH \cdot CH \cdot CO- & & & & \end{array}$$

Hierbei erfolgt die Verbindung zwischen der COOH-Gruppe der einen und der NH_2-Gruppe der anderen Aminosäure unter Wasseraustritt. Dieselbe Atomverkettung liegt auch in den synthetisch dargestellten Polypeptiden vor, von welchen mehrere in ihren Eigenschaften vielfache Übereinstimmung mit denen der Proteïne (z. B. Biuretreaktion, Spaltbarkeit durch

Fermente) aufweisen. Je nachdem in einer Polypeptidkette zwei, drei, vier etc. Aminosäuren in der erwähnten Weise verbunden sind, spricht man von Di-Tri-Tetra- etc. peptiden. Es ist auch gelungen, mehrere Polypeptide bei schonender Hydrolyse unter den Spaltprodukten der Eiweißkörper aufzufinden und ihre Übereinstimmung mit den synthetischen Produkten festzustellen.

Bei der Fäulnis der Eiweißkörper entstehen dieselben Produkte wie bei der fermentativen Spaltung, außerdem die Ammoniaksalze flüchtiger Fettsäuren, wie der Kapronsäure, Valeriansäure, dann Bernsteinsäure, Kohlensäure, Methan, Schwefelwasserstoff, Merkaptan. Ferner entstehen der aromatischen Reihe angehörende Körper: Indol, Skatol, Phenol, Kresol, Skatolessigsäure, Skatolkarbonsäure. Von den ersten beiden rührt der charakteristische Geruch der Fäkalien her.

Fermente.

Die Fermente sind Produkte der Zelltätigkeit; sie entfalten ihre Wirkungen teils nur innerhalb der Zelle, teils auch losgelöst von der Zelle, im umgebenden Medium. Eine scharfe Trennung zwischen „organisierten", „geformten" Fermenten und „nicht organisierten", „ungeformten" Fermenten (Enzymen) kann nicht aufrecht erhalten werden, da gewisse Fermentwirkungen, die normalerweise nur in Zusammenhang mit der lebenden Zelle ablaufen, auch losgelöst von der Lebenstätigkeit der Zelle vor sich gehen können (so z. B. die alkoholische Gärung durch die „Zymase") Es gibt demnach Fermente, die in sehr inniger Beziehung zum Zellinhalte stehen und nur in Zusammenhang mit der lebenden Zelle wirksam sind (Endoenzyme), dann andere, die sich leicht von der Zelle isolieren lassen, und wieder andere, die von der Zelle nach außen sezerniert werden.

Die Fermentstoffe sind vermutlich eiweißartiger Natur; sie dialysieren nicht (oder nur schwer) und werden durch Adsorption von verschiedenen Substanzen (Kolloiden) gebunden und von feinen Niederschlägen mitgerissen. Sie haben die charakteristische Fähigkeit, selbst in sehr geringer Menge große Mengen gewisser Substanzen umzusetzen, und werden dabei selbst nicht verbraucht. In diesem Punkte herrscht eine Übereinstimmung mit den Wirkungen der „Katalysatoren", Stoffen, die in ganz geringen Mengen durch ihre bloße Gegenwart den Verlauf sonst

sehr langsam verlaufender Reaktionen beschleunigen. — Im allgemeinen werden die Enzyme nicht selbst produziert, sondern in einer Vorstufe (Proenzym, Zymogen) die erst durch Einwirkung besonderer Stoffe (Kinasen, verdünnte Säuren) wirksam, „aktiv" werden. Ihre Wirkung ist abhängig von der Temperatur (bei 35—45° liegt meist das Optimum ihrer Wirkung), von der Reaktion und der Konzentration der Lösung der Substanz. Anhäufung der Spaltungsprodukte kann ihre Wirkung hemmen. Für die Ferment- und Enzymwirkung ist Gegenwart von Wasser nötig, im trockenen Zustand tritt keine Spaltung ein. Jedes Enzym wirkt nur auf eine bestimmte Substanzgruppe: sie wirken streng spezifisch. Es ist anzunehmen, daß das Enzym sich zunächst mit dem betreffenden Substrat (vorübergehend) verbindet, und dann erst seine Wirkung ausübt. Man unterscheidet:

Hydrolytisch wirkende, die eine Spaltung unter Wasseraufnahme herbeiführen, und oxydierende Enzyme.

Zu den hydrolytischen Enzymen gehören:

a) die proteolytischen, eiweißspaltenden (Pepsin, Trypsin, Erepsin, die proteolytischen Pflanzenfermente [Papayotin]);
b) die lipolytischen, fettspaltenden (Lipasen);
c) die saccharifizierenden (stärkespaltenden) und invertierenden (die Disaccharide zerlegenden) (Malz-, Speicheldiastase, Maltase, Invertase);
d) die Glucosidespaltenden Fermente (Emulsin);
e) andere hydrolytische Fermente, wie die Harnstoff spaltende Urease (veranlaßt die alkalische Harngärung, bei welcher der Harnstoff in Kohlensäure und Ammoniak übergeführt wird); die desamidierenden Adenase und Guanase, die unter Abspaltung von NH_3 Adenin und Guanin in Hypoxanthin resp. Xanthin überführen; die Arginase, die das Arginin in Harnstoff und Ornithin spaltet.

Die zweite Hauptgruppe enthält die oxydierenden Fermente, solche, die den Sauerstoff der Luft (oder des Wasserstoffsuperoxyds) auf andere Stoffe übertragen und diese dadurch oxydieren.

Die alkoholische Gärung durch Hefe („Zymase")

kann als innere Oxydation aufgefaßt werden, bei welcher ein Teil des Moleküls sich auf Kosten des anderen unter schließlichem Zerfall zu CO_2 und Alkohol oxydiert.

Von der alkoholischen Gärung verschieden ist die Milchsäuregärung, wobei das Milchsäureferment aus Zucker Milchsäure bildet: $C_6H_{12}O_6 = 2\,C_3H_6O_3$. Der Milchsäuregärung unterliegen alle einfachen Hexosen (besonders Glukose, Fruktose, Galaktose), während Rohrzucker, Milchzucker wohl erst nach voraufgegangener Spaltung durch die entsprechenden Enzyme vergoren werden. Die entstehende Milchsäure ist fast stets die α-Oxypropionsäure $CH_3 \cdot CH(OH) \cdot COOH$ (Gärungsmilchsäure). Die häufigste Gärungsmilchsäure ist die razemische, inaktive Form; daneben entsteht auch die rechts-Milchsäure (die „Fleischmilchsäure" des Muskels).

Koagulierende Fermente sind a) das Labferment, führt das Kasein in Parakasein über, b) das Fibrinferment, bewirkt die Blutgerinnung, c) das Myosinferment im Muskelplasma.

Kohlehydrate.

Sie finden sich reichlich in allen Pflanzen; im Tierkörper sind sie zwar konstant, aber nur in geringer Menge vorhanden. Neben dem Kohlenstoff enthalten sie Wasserstoff und Sauerstoff in demselben Verhältnis wie im Wasser (daher die Bezeichnung „Hydrate").

Man unterscheidet bei den Kohlehydraten zwei große Klassen: die einfachen Zuckerarten (Monosaccharide) und die zusammengesetzten Zucker (Polysaccharide), die aus den ersteren durch Zusammenlagerung der einfachen Zucker unter Wasseraustritt entstanden gedacht werden können. Diese haben die allgemeine Formel $C_nH_{2n}O_n$ und sind entweder Oxyaldehyde (Aldosen) mit der charakteristischen Gruppe -CH(OH)-CHO oder Oxyketone (Ketosen) mit der charakteristischen Gruppe $-CH(OH)-CO-CH_2(OH)$ in ihrem Molekül.

Je nach der Anzahl der einfachen Zuckerarten, die sich untereinander zu komplizierten Kohlehydraten vereinigen, unterscheidet man Di-, Tri-, Tetra- und Polysaccharide. Je nach der Anzahl der Kohlenstoffatome in den einfachen Zuckern unterscheidet man Triosen, Tetrosen, Pentosen, Hexosen, Heptosen, Oktosen, Nonosen.

Monosaccharide ($C_nH_{2n}O_n$).

Sie sind Aldehyde oder Ketone mehrwertiger Alkohole. Sie lassen sich durch Oxydation in die entsprechenden Säuren (bei den Aldosen mit gleicher, bei den Ketosen mit niederer Kohlenstoffzahl), durch Reduktion in die entsprechenden Alkohole überführen. Als Aldehyde und Ketone reduzieren sie stark, worauf eine Anzahl Proben beruhen, die zu ihrem Nachweis dienen, (s. u.).

Mit Phenylhydrazin geben die Zuckerarten zunächst Hydrazone, dann, bei weiterer Einwirkung von Hydrazin, beim Erwärmen in essigsaurer Lösung Osazone.

1. $CH_2(OH) \cdot [CH(OH)]_3 CH(OH) \cdot COH + H_2N \cdot NH \cdot C_6H_5 =$
   Glukose Phenylhydrazin
   $= CH_2(OH)[CH \cdot OH]_3 CH(OH) CH : N \cdot NH \cdot C_6H_5 + H_2O$
   Phenylglukoshydrazon.
2. $CH_2(OH)[CH(OH)]_3 CH(OH) CH : N \cdot NH \cdot C_6H_5 + H_2N \cdot NH \cdot C_6H_5 =$
   $= CH_2(OH)[CH \cdot OH]_3 C \cdot CH : N \cdot NH \cdot C_6H_5$
   $\ddot{N} \cdot NH \cdot C_6H_5 + H_2O + H_2$
   Phenylglukosazon

Die Osazone sind für die einzelnen Zuckerarten sehr charakteristische Verbindungen, sie werden daher zu deren Identifizierung benutzt.

Die Monosaccharide haben ein asymmetrisches Kohlenstoffatom, sie sind demnach optisch aktiv, drehen die Schwingungsebene des polarisierten Lichtes nach links oder rechts. Außerdem gibt es optisch inaktive (razemische) Modifikationen, die aus den beiden optisch entgegengesetzten Komponenten gebildet sind.

Vergärbar sind nicht alle Monosaccharide, sondern hauptsächlich die Hexosen, außerdem die Tri- und Nonosen.

Pentosen $C_5H_{10}O_5$, im Pflanzenreich sehr verbreitet, unter gewissen Umständen auch im Menschenharn nachgewiesen; sind (im allgemeinen) nicht gärungsfähig. Die wichtigsten sind: Arabinose, Xylose, Rhamnose (eine Methylpentose). Beim Erhitzen mit Salzsäure liefern sie Furfurol.

Hexosen ($C_6H_{12}O_6$), sind die wichtigsten einfachen Zuckerarten. Sie kommen teils in der Natur als solche vor,

teils entstehen sie bei hydrolytischer Spaltung von zusammengesetzten Kohlehydraten oder von Glukosiden.

Glukoside sind ätherartige Verbindungen von Kohlehydraten (meist Mono-, aber auch Polysacchariden) mit Alkoholen, Phenolen unter Wasseraustritt, während bei den Polysacchariden nur Zuckermoleküle an dem Aufbau beteiligt sind. Zu den Glukosiden gehören eine ganze Reihe pharmakologisch wichtiger Stoffe, wie die Saponinsubstanzen, die Digitalisglukoside u. s. w. Durch Spaltung mit chemischen Agentien oder Fermenten werden die Glukoside aufgespalten. So liefert z. B. Amygdalin unter der Einwirkung von Emulsin Traubenzucker, Benzaldehyd und Bläusäure.

Die Hexosen schmecken süß, sind leicht löslich in Wasser, kristallisieren. Beim Kochen mit verdünnten Mineralsäuren liefern sie Laevulinsäure. Durch trockenes Erhitzen werden sie in Karamel übergeführt.

Zu den Hexosen gehören Traubenzucker Glukose $CH_2(OH) \cdot CH(OH) \cdot CH(OH) \cdot CH(OH) \cdot CH(OH) \cdot COH$ [Aldose], in süßen Früchten und Honig, ferner in Blut, Muskeln, Leber und anderen Geweben, pathologisch im Harn; Fruchtzucker Fruktose $CH_2(OH) \cdot CH(OH) \cdot CH(OH) \cdot CH(OH) \cdot CO \cdot CH_2\,OH \cdot$ [Ketose], in Früchten und Honig; Galaktose, Bestandteil des Cerebrins in der Gehirnsubstanz.

Traubenzucker (Glukose) dreht die Ebene des polarisierten Lichtes nach rechts, daher früher Dextrose genannt, Fruchtzucker nach links, daher früher Lävulose genannt.

Die Hexosen reduzieren stark. Darauf beruht der Nachweis des Traubenzuckers durch folgende Proben:

I. Trommer'sche Probe: Zusatz von Kalilauge und verdünntem Kupfersulfat gibt beim Erwärmen einen Niederschlag von rotem Kupferoxydul.

II. Böttger'sche oder Nylander'sche Probe: Zusatz von Kalilauge und basisch-salpetersauremWismuthoxyd gibt beim Erwärmen schwarzen Niederschlag = metallisches Wismuth.

III. Moore'sche Probe: Beim Erhitzen mit Kali- oder Natronlauge wird die Lösung gelbbraun bis dunkelbraun; gleichzeitig tritt Karamelgeruch auf, noch deutlicher nach Zusatz von Säure.

IV. Mulder'sche Probe: Zusatz von Natronkarbonat und Indigolösung gibt beim Erwärmen Entfärbung des Indigo.

Weitere Proben auf Traubenzucker sind:

V. Zusatz von Phenylhydrazin in essigsaurer Lösung, gibt gelbe, in Wasser unlösliche Körper (Osazone).

VI. Die Gärungsprobe: Fast alle Monosaccharide spalten sich bei Einwirkung des Hefepilzes (Saccharomyces) in Alkohol und Kohlensäure (alkoholische Gärung) $C_6H_{12}O_6 = 2C_2H_5OH + 2CO_2$.
Sie gibt den sichersten Nachweis für Traubenzucker.

Durch andere niedere Organismen können die Zuckerarten anderen Gärungen unterliegen. Solche sind:

Die Milchsäuregärung: Unter Einwirkung des Bacterium lactis geht der Traubenzucker in Gärungsmilchsäure ($C_3H_6O_3$) über. $C_6H_{12}O_6 = 2C_3H_6O_3$.
Die Buttersäuregärung: Unter Einwirkung des Bacillus butyricus entsteht aus Traubenzucker Buttersäure. Säuert die Milch lange, so schließt sich die Buttersäuregärung an die Milchsäuregärung an. $C_6H_{12}O_6 = C_4H_8O_2 + 2CO_2 + H_2$.

Hier sei auch das Glukosamin (Chitosamin) erwähnt. Nach seiner Konstitution: $CH_2OH \cdot (CH \cdot OH)_3CHNH_2 \cdot COH$ bildet es ein Mittelglied zwischen den Hexosen- und den Oxyaminosäuren. Ist als Spaltungsprodukt aus den Mucinen und einigen Eiweißkörpern erhalten worden.

b) Disaccharide, $C_{12}H_{22}O_{11}$, Saccharosen.

Es sind Anhydride aus zwei Monosacchariden, daher auch Biosen genannt. Hierher gehören:

Rohrzucker (Saccharose) = Traubenzucker + Fruchtzucker. Reduziert nicht. Durch Kochen mit Mineralsäuren (auch durch Enzyme) zerfällt es in je ein Mol. Glukose und Fruktose. Wegen der starken Linksdrehung des Fruchtzuckers, die größer ist als die Rechtsdrehung der gleichzeitig entstandenen Glykose, schlägt das ursprüngliche optische Drehungsvermögen von rechts nach links um; der Vorgang wird daher als „Inversion" bezeichnet. Auch die anderen Disaccharide können hydrolytisch gespalten (= invertiert) werden. Rohrzucker vergärt durch Hefe nach voraufgegangener Inversion durch das Hefeinvertin.

Milchzucker (Laktose) = Traubenzucker + Galaktose.
Malzzucker (Maltose) = Traubenzucker + Traubenzucker.

Isomaltose, entsteht wie Maltose, bei Einwirkung der Diastase auf Stärke, Glykogen u. s. w.

Sie sind alle optisch rechtsdrehend; mit Ausnahme des Rohrzuckers reduzieren sie und bilden Osazone (s. o.). Milchzucker, spezifisches Produkt des Tierkörpers, kommt nur in der Milch vor, gibt keine alkoholische Gärung, wohl aber die Milchsäuregärung.

c) Polysaccharide, $(C_6H_{10}O_5)n$, Amylosen,

wobei n die noch unbekannte Zahl bedeutet, mit der die Formel zu multiplizieren ist. Es sind Anhydride von Vielfachen der Monosaccharide. Sie kristallisieren nicht, schmecken nicht süß, sind in Wasser teils löslich, teils unlöslich, teils quellbar, dialysieren schwer oder gar nicht, reduzieren nicht (ausgenommen einige Dextrine), geben keine Osazone, keine Hefegärung, drehen optisch rechts, werden fast alle durch Mineralsäuren und gewisse Enzyme in Monosaccharide, besonders Traubenzucker, gespalten. Es gehören dazu:

1. Stärke, Amylum, in den Stärkekörnern der chlorophyllhaltigen Pflanzen, unlöslich in kaltem Wasser, quillt und löst sich unvollkommen in kochendem (Kleister), gibt mit Jod intensiv blaue Färbung, die beim Erhitzen verschwindet, in der Kälte wieder auftritt. Bei Einwirkung von Diastase oder Ptyalin entsteht lösliche Stärke, dann verschiedene Dextrine und Maltose und Isomaltose und ein wenig Traubenzucker.
2. Glykogen, tierische Stärke, hauptsächlich in der Leber, in geringer Menge in Muskeln, Blut und anderen Geweben, auch im Pflanzenreich (Trüffeln, Hefe) angetroffen. Zweck der Glykogenbildung ist Aufspeicherung von Kohlehydraten im Tierkörper. Ist amorph, quillt nur auf in kaltem Wasser, gibt mit Jod weinrote Färbung, die beim Erhitzen verschwindet, beim Erkalten wiederkehrt. Diastase verwandelt es ebenfalls in Maltose und schließlich in Traubenzucker.

3. Cellulose, Hauptbestandteil der Zellenwände aller Pflanzen, im Tierreich im Mantel der Tunicaten und im Chitinpanzer der Insekten, zerfällt durch Kochen mit Schwefelsäure in einen stärkeähnlichen Körper[Amyloïd[1])] der durch Jod blau gefärbt wird, dann in Dextrin und Glukose. Unlöslich in allen gewöhnlichen Lösungsmitteln, löst sich nur in ammoniakalischer Lösung von Kupferoxyd (Schweitzer's Reagens). Holz und Kork sind Umwandlungsprodukte der Cellulose.
4. Dextrin entsteht, wenn trockene Stärke stark erhitzt wird. Dextrine treten als Übergangsprodukte bei der Verzuckerung der Stärke auf, zuerst Erythrodextrin, das sich mit Jod burgunderrot färbt, dann Achroodextrin, das sich mit Jod nicht färbt. Die Dextrine sind rechtsdrehend.
5. Arabischer Gummi (löslich in Wasser), Pflanzenschleim (Salepwurzel, Traganthgummi; quillt in Wasser schleimig auf), Pectin (aus Früchten, mit Wasser und Zucker gekocht, liefert Gelee); sie sind mit Amylum isomer.
6. Pentosane, Polysaccharide der Pentosen, sind im Pflanzenreich sehr verbreitet.

Fette.

Sie sind sehr verbreitet sowohl in der Pflanzen- als in der Tierwelt. Sie bestehen fast ganz aus sogenannten Neutralfetten mit nur sehr kleinen Mengen Fettsäuren. Neutralfette sind Verbindungen von einbasischen Fettsäuren mit dem 3-wertigen Alkohol Glyzerin ($C_3H_5[OH]_3$). Die allgemeine Formel ihrer Zusammensetzung ist

$$\begin{array}{ll} & CH_2O \cdot R \\ R = \text{Fettsäureradikal} & CH\ O \cdot R \\ & \underbrace{CH_2O \cdot R}_{\text{Glyzerinrest}} \end{array}$$

Die Fette stellen sich also dar als Ester des Glyzerins, und da die 3 H des Hydroxyls im Glyzerinmolekül durch das Fettsäureradikal vertreten sind, so kann man sie auch als Triglyzeride bezeichnen. Sie sind unlöslich in

[1]) Das Amyloid der Pathologie gibt ähnliche Reaktion, gehört aber zu den Eiweißkörpern.

Wasser und kaltem Alkohol, leicht löslich in heißem Alkohol, Äther, Benzol, Chloroform. Sie färben sich mit Osmiumsäure schwarz. Wegen ihres Reichtums an Kohlenstoff brennen sie leicht mit leuchtender, stark russender Flamme. Wird Fett, ohne zu brennen, erhitzt, so zersetzt es sich unter Bildung von stark riechendem, die Schleimhäute heftig reizendem Akroleïn.

Bei den tierischen Fetten kommen hauptsächlich drei Fett-Säuren in Betracht: Palmitinsäure, Stearinsäure, Ölsäure. Dementsprechend sind die wichtigsten tierischen Fette: Palmitin (Schmelz-Punkt 71.5°), Stearin (S.-P. 62°) und Oleïn (erstarrt bei —6° zu kristallinischen Nadeln). Die Mischung der drei bildet das Fett im gewöhnlichen Sinne, dessen Konsistenz durch das Zurücktreten oder Vorwiegen eines dieser Ester bedingt wird. In den festeren Fetten (Talgarten) sind in überwiegender Menge Tristearin und Palmitin vorhanden, während die flüssigeren reicher an Trioleïn sind. Je höher der Gehalt an Ölsäure, um so niedriger der Schmelzpunkt. Der Gehalt eines Fettes an Ölsäure (eine ungesättigte Säure) wird bestimmt durch die Jodzahl, d. i. die Menge Jod, die von dem betreffenden Fett durch Addition aufgenommen wird. Außer diesen Fetten kommen namentlich in dem Milchfett noch Glyzeride der Myristinsäure, Laurinsäure, Buttersäure, Capronsäure, Caprylsäure, Caprinsäure vor.

Eine besondere Gruppe unter den Fetten bilden die Wachsarten, der Walrat (in den Schädelknochen des Pottwals) und das Wollfett. Sie enthalten außer den ebengenannten Fetten noch Ester mit anderen Fettsäuren und mit anderen Alkoholen. Bienenwachs enthält Cerotinsäure, Walrat Ester des Cetylalkohols, Wollfett Ester des Cholesterins (s. u.); aus dem Wollfett wird das Lanolin gewonnen.

Mit Alkalien verseifen die Fette, das heißt sie zerlegen sich unter Wasseraufnahme in Glyzerin und Fettsäuren, die sich mit den Alkalien verbinden; die entstehenden fettsauren Alkalien heißen Seifen (Natronseife: fest; Kaliseife: Schmierseife).

Ebenso können sich die Fette mit Metallsalzen zu Metallseifen oder Pflastern (Bleipflastern) umsetzen. Mit Kalk bilden sie unlösliche Kalkseife, daher kalkhaltiges („hartes") Wasser zum Waschen untauglich ist.

Fette, in denen die Fettsäuren vollständig an Glyzerin gebunden sind, reagieren neutral, „Neutralfette“. Solche Fette, der Luftzufuhr überlassen, spalten sich teilweise in Glyzerin und freie Fettsäuren. Ein so teilweise zersetztes Fett (= Neutralfett + Fettsäuren + Glyzerin) ist ranziges Fett, es reagiert infolge der freien Fettsäuren sauer. Die Spaltung der Fette erfolgt durch Enzyme (Lipase), wie auch durch chemische Mittel, z. B. Kochen mit Alkalien.

Fette und Fettsäuren sind in Wasser unlöslich, Seifen dagegen löslich.

Bei anhaltendem Schütteln der Fette mit Wasser entstehen unbeständige Emulsionen, während die ranzigen Fette bei Gegenwart von Wasser und wenig Alkali „spontan“ emulgiert werden, indem die Fettsäuren mit dem Alkali Seifen bilden. Die Bildung von Seifen ist notwendig zur spontanen Emulgierung, daher emulgieren neutrale Fette (solche, die keine freien Fettsäuren haben) unter gleichen Umständen nicht.

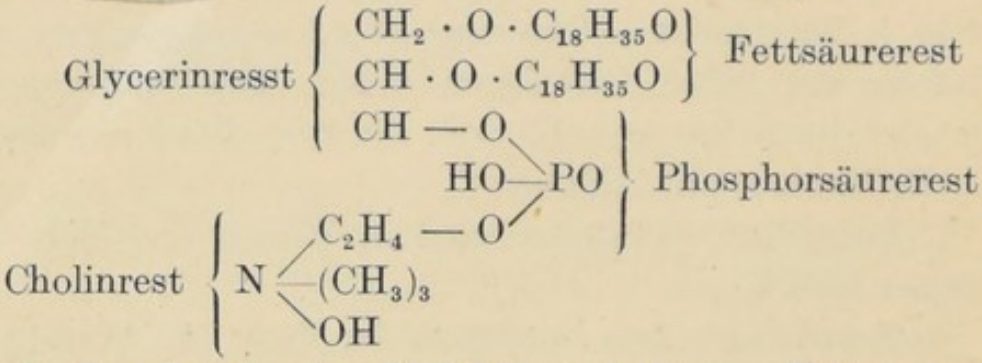
Während die Fette in reichlicher Menge nur bei wenigen Pflanzen vorkommen, findet bei allen Tieren, nach guter Ernährung sogar in beträchtlichem Umfange, Fettansatz statt. Der Gesamtfettbestand des Körpers schwankt zwischen 10—20 pCt.; die Hauptfettlager sind Unterhautfettgewebe, Knochenmark, Nierenfett, Mesenterium (Gekröse). Das Körperfett ist zum allergrößten Teil in besondere Zellen, Fettzellen, eingeschlossen, in sehr geringen Mengen kommt es frei im Blut und in anderen Körperflüssigkeiten vor.

Das mit der Nahrung eingeführte Fett wird teils zu Kohlensäure und Wasser oxydiert, teils im Gewebe abgelagert und dient dann

1. zur Aufspeicherung von Verbrennungsmaterial (es ist zu betonen, dass die Fette einen besonders hohen Verbrennungswert haben),
2. als schlechter Wärmeleiter zum Schutz gegen äussere Kälte,
3. zur Einhüllung zarter Organe (Auge, Niere).

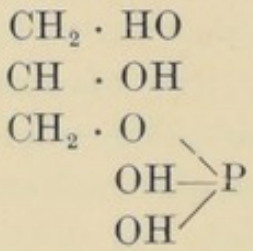
Lecithine sind phosphorhaltige Substanzen („Phosphatide“) von wachsartiger Konsistenz, die in Nerven, Gehirn, Blut, Milch, überhaupt fast in allen Körperflüssigkeiten und Tier-

und Pflanzenzellen vorkommen, besonders reichlich im Eidotter (λέκιθος, daher der Name). Sie sind Verbindungen von je einem Molekül Glyzerinphosphorsäure mit zwei Fettsäuremolekülen und einem Molekül Cholin. Ihre Konstitution ist die folgende:



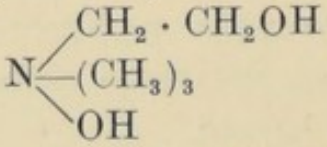
Je nach der Art der im Molekül enthaltenen Fettsäuren gibt es verschiedene Lecithine. Die Lezithine sind Monophosphatide, d. h. sie enthalten auf je ein Atom P ein Atom N. Lezithine kommen als primäre Zellbestandteile sehr reichlich in der Natur vor und sind von großer Bedeutung für den Aufbau der phosphorhaltigen Nukleinsubstanzen.

Sie sind unlöslich in Wasser, quellen aber darin (Myelinformen), löslich in heißem Alkohol. Bei der Zersetzung entsteht neben Cholin nur Glyzerinphosphorsäure. Glyzerinphosphorsäure

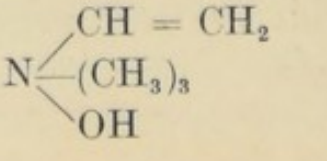


ist eine syrupöse Flüssigkeit, welche beim Erhitzen in Glyzerin und Phosphorsäure zerfällt, aus denen es auch synthetisch dargestellt werden kann.

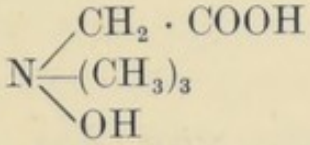
Cholin (Trimethyloxaethylammoniumhydroxyd)



Spaltungsprodukt des Lecithins und des Protagons. Es findet sich im wässerigen Extrakt des Gehirnes, in der Heringslake, in der Cerebrospinalflüssigkeit. Wässerige Lösungen von Cholin gehen beim längeren Stehen in Neurin



(Trimethylvinylammoniumhydroxyd) über. Dies ist eine ölige, farblose Flüssigkeit, sehr unbeständig, zerfällt beim Erhitzen in Trimethylamin, $(CH_3)_3N$, Äthylenoxyd und Wasser. Durch Oxydation entsteht Betain



Das Jekorin, in der Leber und im Blut nachgewiesen, stellt vielleicht eine Verbindung von Lezithin und Glukose dar.

Das Cholesterin ist sehr verbreitet im tierischen Körper, ist in geringer Menge in fast allen tierischen Säften und Flüssigkeiten vorhanden, begleitet die Fette, besonders reichlich in der Galle und im Nervengewebe. In vielen pathologischen Gebilden; die meisten Gallensteine bestehen daraus. Es stellt einen einwertigen Alkohol dar, der, wie das Glyzerin, mit Fettsäuren Ester bildet. Es ist, wie Fette, unlöslich in Wasser, löslich in heißem Alkohol, Benzol, Chloroform; unlöslich in Laugen und Säuren. Cholesterinkristalle, perlmutterartig glänzende rhombische Tafeln, die sich, in Chloroform gelöst, mit konzentrierter Schwefelsäure erst blutrot, dann mehr violettrot färben.

Fügt man unter dem Mikroskop erst verdünnte Schwefelsäure, dann Jodlösung zu den Kristallen, so färben sie sich erst violett, dann blau.

Die im Pflanzenreich vorkommenden „Cholesterine" nennt man Phytosterine.

Cholesterin und Lecithin gehören zu den sogenannten Lipoiden, es sind ätherlösliche Stoffe, die die Plasmahaut bilden.

Protagon, N- und P-haltiger Körper von unbekannter Konstitution, Bestandteil des Nervensystems; am reichlichsten in der weißen Substanz des Gehirns, ferner in Milz, roten Blutkörperchen, Leukocyten u. s. w. Beim Kochen mit Barytwasser erhält man aus dem Protagon die „Cerebroside", stickstoffhaltige, phosphorfreie Substanzen, die beim Kochen mit verdünnter Mineralsäure einen reduzierenden Körper (Galaktose) liefern. Beim Schmelzen mit Kali oder bei der Oxydation mit Salpetersäure liefern sie höhere Fettsäuren, Palmitin- oder Stearinsäure.

4. Die Lehre von der Ernährung.

A. Die Nahrung.

Begriff und Eigenschaften der Nahrungsstoffe.

Infolge der Leistungen des Tierkörpers (Wärmebildung, mechanische Arbeit) findet ein steter Stoffverbrauch statt; das verbrannte, nicht mehr verwertbare Material wird im wesentlichen in der Ausatmungsluft, im Harn und Kot ausgeschieden. Dafür ist Ersatz notwendig. Das Bedürfnis nach Stoffaufnahme macht sich bemerkbar als Hunger und Durst.

Die dem Körper zum Ersatz zugeführten Stoffe bilden zusammen die „Nahrung".

Die Nahrung hat die Form von „Nahrungsmitteln" (bei Tieren „Futtermittel"), wie zum Beispiel Fleisch, Brod u. a. m.

Die Nahrungsmittel bestehen aus Gemengen von Stoffgruppen, die zur Ernährung dienen. Diese bezeichnet man als:

I. Nahrungsstoffe:

1. Wasser und unorganische Nahrungsstoffe (Salze). Die fortwährenden Verluste an Wasser und an Salzen müssen ersetzt werden, sonst treten schwere, zu Tode führenden Schädigungen des Organismus ein.

   Die Salze (oder ihre Ionen) sind daher für den normalen Ablauf des Lebensprozesses unentbehrlich.
2. Organische Nahrungsstoffe. Sie führen dem Körper potentielle Energie zu und unterhalten dadurch die im Körper stattfindende Verbrennung, ferner liefern sie das Material zum Aufbau der Gewebe.

Wasser und anorganische Nahrungsstoffe.

Da der Wasserbestand des Körpers, der fast $^2/_3$ des Gewichts beträgt, beständig große Verluste durch Atmung, Harn, Schweiß, erfährt, ist Ersatz unentbehrlich. Er wird zum geringen Teil durch den Wassergehalt der Nahrungsmittel (Brot 50 pCt., Fleisch 70 pCt., Obst 80—90 pCt.) zugeführt, zum größten Teil in irgend einer Form als Getränk. Der erwachsene Mann braucht etwa 2—2.5 Lt. Wasser für 24 Std.

Die zur Ernährung notwendigen Salze dienen nicht bloß zum Ersatz der ausgeschiedenen Salze, sondern sie beteiligen sich auch an dem Aufbau der Gewebe.

Sie regulieren den osmotischen Druck der Zellsäfte und der Körperflüssigkeiten. Sie wirken in spezifischer Weise auf die Funktion der Zelle. So wirkt eine $0.7^0/_0$ige Kochsalzlösung (Na-Ionen) reizend auf die Muskelfasern des Frosches; diese Wirkung kann durch Zusatz von kleinen Mengen von KCl wie auch $Ca\,Cl_2$ (K- oder Ca-Ionen) aufgehoben werden. — Das Kalium hat vielfach eine dem Natrium entgegengesetzte (antagonistische) Wirkung.

Kochsalz.

Das einzige Salz, das man der Nahrung künstlich zuzusetzen pflegt; die anderen Salze sind gewöhnlich in einer den Bedürfnissen des Organismus entsprechenden Menge in der Nahrung vorhanden. Es findet sich überall im Körper, wird hauptsächlich durch den Harn ausgeschieden. Manche Pflanzenfresser haben lebhaftes Bedürfnis nach Kochsalz (Viehsalz, Salzlecken).

Kalksalze.

Zum Aufbau des Knochengewebes sind Kalksalze unentbehrlich. Füttert man junge Tiere mit kalkarmer Nahrung, so zeigen die Knochen krankhafte Veränderungen (Osteomalacie, Osteoporose). Hühner, auch Hirsche, die ihr Geweih bilden, zeigen spezifischen Kalkhunger.

Eisen.

Es ist ebenfalls unentbehrlich und dient zur Bildung des Hämoglobins. Indessen führen die gewöhnlichen Nahrungs-

mittel, die Milch ausgenommen, schon alles nötige Eisen in organischer Bindung mit sich. Es ist mit Unrecht bezweifelt worden, dass auch anorganische Eisenverbindungen zum Aufbau des Hämoglobins dienen können.

Organische Nahrungsstoffe:

Eiweiß.

Das Eiweiß enthält alle zum Ersatz der organischen Bestandteile des Körpers nötigen Elemente, die Fette und Kohlehydrate nur einen Teil: Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff.

Eiweiß ist daher für die Ernährung unbedingt erforderlich. Eiweiß kann durch stickstofffreie Nahrung nicht ersetzt werden, und ist auch bei reichlichster Zufuhr von stickstofffreien Nahrungsstoffen nicht zu entbehren.

Das Eiweiß ist entweder tierisches: Fleisch, Fisch, Eier, Käse, Austern, Kaviar (auch reich an Fett), Schaltiere; oder pflanzliches: Leguminosen, Pilze, im Brot vorwiegend als Kleber.

Fette:

Man unterscheidet tierische:

1. Talgfette, von Wiederkäuern, bei gewöhnlicher Temperatur fest;
2. Schmalzfette, bei gewöhnlicher Temperatur weich;
3. Tranfette von Waltieren, bei gewöhnlicher Temperatur flüssig;
4. Speck, Unterhautbindegewebe, vom Schwein mit Muskeln gemischt;
5. Butter, Käse;

pflanzliche:

Oliven-, Mandel-, Palmen-, Nuß-, Mohn-Öl.

Kohlehydrate.

Die Mono- und Disaccharide.

Von den Polysacchariden ist für den Menschen

Stärke verdaulich, die Zellulose aber nicht. Die Pflanzenfresser verdauen auch Zellulose zum Teil.

Die Fette und Kohlehydrate dienen dem Körper als Brennmaterial. Sie liefern die zur Wärmebildung und Arbeitsleistung erforderliche chemische Spannkraft. Die gleiche Bedeutung hat auch der Leim.

Fette und Kohlehydrate können für sich allein den Organismus nicht ernähren, da sie keinen Stickstoff enthalten.

Genußmittel.

Die Genußmittel bilden eine Gruppe für sich. Sie wirken auf den Geschmack und auf die Sekretion der Verdauungssäfte anregend. Nur als Gewürz dient ein großer Teil des aufgenommenen Kochsalzes; die gleiche Bedeutung hat die Kohlensäure des Trinkwassers. Die meisten Gewürze (Nelken, Kümmel, Ingwer u. s. w.) enthalten ätherische Öle, andere enthalten scharfschmeckende Substanzen (Pfeffer: Piperin, im Senfsamen: myronsaures Kalium, in den Zwiebeln: das scharf riechende Schwefelalyl).

Die Genußmittel enthalten ebenfalls Substanzen, die durch ihren Geschmack oder Geruch anregend auf das Nervensystem wirken und für die Herztätigkeit, Verdauung u. s. w. anregend sind. Es sind dies

1. die alkoholischen Getränke: Wein, Bier, Branntwein, Cider, Meth, Kumyß[1]); der Alkohol ist infolge

---

[1]) Wein wird durch alkoholische Gärung des Weinmostes hergestellt. Sein Alkoholgehalt beträgt je nach den verschiedenen Sorten 7 (Pfälzer Wein) bis 10 (Rhein-, rote französische, Ungarweine, Champagner) bis 24 (Portwein, Madeira) Vol. pCt.

Bier wird aus keimender Gerste bereitet. Die Diastase des Malzextraktes verwandelt das Amylum in Zucker und Dextrin; der Zucker wird durch Hefe in Gärung versetzt. Bier enthält neben 3—4 pCt. Alkohol wenig Kohlehydrate (Dextrin 5—6 pCt.), hat daher nur geringen Nährwert.

Der reinste Branntwein wird aus der Destillation des Weines gewonnen: Cognac, 60 pCt. Alkohol. Rum wird aus der Zuckerrohrmelasse (Jamaica) gewonnen, 35 pCt. Alkohol (auch aus Rübenmelasse in Deutschland); aus gegorenem Reis Arac, 53 pCt. Akohol; aus stärkemehlhaltigen Rohstoffen (Kartoffeln, Roggen, Mais, Reis) werden, ebenfalls nach Um-

seines hohen Brennwertes zweifellos eine Energiequelle, kann jedoch wegen seiner giftigen Eigenschaften nicht zu den Nahrungsstoffen gerechnet werden;

2. die koffeïnhaltigen: Kaffe, Tee, Maté (in Südamerika von Ilex paraguensis);
3. der theobrominhaltige Kakao[1]);
4. narkotisch wirkende Alkaloïde im Tabak, Opium, Haschisch, Betel, Koka, Fliegenschwamm (bei den Eskimos).

II. Nahrungsmittel.

a) Tierische.

Die Milch.

Sie ist das wichtigste von allen Nahrungsmitteln, weil sie nicht bloß alle Nährstoffe in günstigster Mischung enthält, sondern auch für den Säugling eine völlig ausreichende Nahrung darstellt, das heisst ein Gemisch von Nährstoffen und Genußmitteln, welches den Bestand des Körpers erhalten kann.

Die Milch ist das Sekret der Milchdrüsen. Sie ist eine weiße bis gelblichweiße, vollkommen undurchsichtige, geruchlose Flüssigkeit von süßem Geschmack, gegen Lackmus schwach alkalischer oder amphoterer Reaktion[2]) und spez. Gewicht 1.026—1.034. Gefrierpunkt 0.54—0.59°. Sie stellt eine natürliche Fettemulsion dar, d. h. es ist eine Flüssigkeit, in der feinste Fetttröpfchen, die Milchkügelchen, suspendiert sind. Diese Fettkügelchen fließen nicht zusammen, werden in Emulsion erhalten dadurch, daß jedes von ihnen mit einer Hülle (wahrscheinlich aus Kaseïn) umgeben ist. Da an

---

setzung der Stärke in Zucker durch Gärung Branntweine verschiedener Qualität hergestellt, 40—50 pCt. Alkohol. Kartoffelbranntwein enthält am meisten den sehr schädlichen Amylalkohol, Fuselöl; Kornbranntwein weniger.

Cider aus verschiedenen Früchten (Äpfel, Johannisbeeren) dargestellt.

Meth aus Honig und Wasser, durch Gärung bereitet, etwa 17 pCt. Alkohol.

Kumyß gegorene Stutenmilch, 1—2 pCt. Alkohol.

[1]) Kakao hat auch noch Bedeutung als Nahrungsmittel; es enthält Eiweiß (12 pCt.), Kohlehydrate (13 pCt.) und Fett.

[2]) Rötet blaues Lakmuspapier und bläut rotes.

ihnen das Licht allseitig reflektiert wird, erscheint die ganze Flüssigkeit weiß und undurchsichtig.

Es enthalten 100 g	Wasser	Eiweiß	Fett	Zucker	Salze
Frauenmilch	90	1—2	3—4	4—8	0,2—0,4
Kuhmilch	87	3,6	3,7	4,9	0,7

Die Frauenmilch enthält weniger Salze, weniger Eiweiß und mehr Milchzucker als Kuhmilch. Das Verhältnis zwischen Albumin und Kaseïn in der Kuhmilch ist 1: 6, in der Frauenmilch 1: 1. Zur künstlichen Ernährung der Säuglinge macht man die Kuhmilch durch Zusatz von einer gleichen Menge Wasser der Frauenmilch ähnlicher und versüßt die Lösung mit Milchzucker.

Kuhkaseïn bildet bei der Gerinnung derbe Koagula, Frauenkaseïn dagegen fällt feinflockig aus. Frauenmilchkaseïn ist schwieriger mit Säuren und Salzen auszufällen, gerinnt nicht regelmässig nach Labzusatz. Durch Verdünnen der Kuhmilch mit Wasser gerinnt auch das Kuhkaseïn weniger derb. Diese Unterschiede beruhen jedoch vielleicht auf dem verschiedenen Salzgehalt der beiden Milcharten.

Ziegenmilch ist reicher an Eiweiss und Fett als Kuhmilch, unterscheidet sich aber wesentlich durch den Geschmack. Ähnlich verhält sich Schafmilch. Eselsmilch ist ärmer an Eiweiss und Fett, gilt also mit Unrecht als besonders nährkräftig.

Die Menge der Mineralstoffe (namentlich Kalk und Phosphor) in der Milch ist größer bei schnell wachsenden als bei langsam wachsenden Tierarten; auch der Eiweißgehalt ist bei ersteren größer.

1. Eiweißkörper. Es sind das phosphorhaltige Kaseïn, ein Nukleoalbumin der Käsestoff der Milch; ferner in geringer Menge Laktoglobulin und Laktalbumin. Charakteristisch für Kaseïn ist, bei Gegenwart von hinreichender Menge Kochsalz durch Lab (ohne Änderung der Reaktion) zu gerinnen. Dieser Vorgang verläuft in zwei Phasen: Umwandlung des

Kaseïns (in Parakaseïn) durch das Labenzym (Chymosin), die auch in Abwesenheit von Kalksalzen stattfindet, und die sichtbare Ausfällung des schwerlöslichen Kalksalzes.

2. Kohlehydrate. Sie sind vertreten durch den Milchzucker. Beim Stehenlassen der Milch geht er durch Gärung in Milchsäure über. Dadurch wird die Milch sauer, und es fällt das nur durch die alkalischen Salze der Milch in Lösung gehaltene Kaseïn aus, die Milch gerinnt (saure Gerinnung im Gegensatz zur Labgerinnung s. S. 79). Es hat sich ein festes Gerinnsel gebildet, das im wesentlichen aus Kaseïn und Fett besteht, und aus dem der Sauremilchkäse bereitet wird; der Hauptmenge nach ist das Fett nach oben gestiegen und bildet den Rahm (s. u.). Über dem Gerinnsel ist eine wässerige, leicht opalisierende Flüssigkeit ausgepreßt, das Milchserum oder die Molken, das die übrigen Bestandteile der Milch enthält. Gegenüber dem so gewonnenen Sauremilchkäse und sauren Molken kann man Süßmilchkäse und süße Molken erhalten, wenn man die frische Milch durch Lab zur Gerinnung bringt. Dabei gibt unabgerahmte Milch Fettkäse, abgerahmte Milch Magerkäse. Kondensierte Milch ist eine auf $^1/_4$—$^1/_5$ ihres Volumens eingeengte, gewöhnlich mit Rohrzucker versetzte Milch. Milchzucker wird durch reine Hefe nicht vergoren; mit gewissen Spaltpilzen geht er in Alkoholgärung ein, wobei er zuerst durch ein Enzym (Laktase) in Glukose und Galaktose gespalten wir. Auf Alkohol- und Milchsäuregärung des Milchzuckers beruht die Bereitung von Kefir (aus Kuhmilch) und von Kumys (aus Stutenmilch).

3. Fette. Sie sind in Form feinster Tröpfchen[1]) in Emulsion enthalten, indem das Kaseïn eine nicht geronnene Hülle um die einzelnen Tröpfchen bildet. Sie bilden ein Gemenge von Oleïn, Stearin, Palmitin; außerdem finden sich darin die Triglyceride einiger niederer Fettsäuren (S. 33). Sie sind, wie die meisten tierischen Fette, von Cholestearin und Lecithin begleitet.

---

[1]) Die Fettröpfchen der Frauenmilch haben einen Durchmsser von 0.002—0.005 mm. Selbst die feinsten dieser Fettröpfchen sind noch erheblich größer als die staubförmig feinen Fettröpfchen des Chylus.

Beim Stehenlassen der Milch steigen die spezifisch leichteren Fettkügelchen sehr bald nach oben und bilden eine gelbliche Schicht, den Rahm; er enthält bis zu 83 pCt. des Milchfettes. Dabei wird Rahm und Milch leicht sauer. An Stelle dieser schwierigen und unvollkommenen natürlichen Aufrahmung wendet man heut im Großbetriebe die Milchzentrifuge an. Damit kann frische Vollmilch in kürzester Zeit fast vollständig (bis zu 90—94 pCt. des Milchfettes) entrahmt werden.

Die nach der Entrahmung zurückbleibende Milch heißt Magermilch; sie enthält alle Bestandteile der Milch abzüglich des größten Teils der Fette.

Werden die so gewonnenen Fette, der Rahm, entweder gleich nach der Gerinnung noch süß oder durch Einwirkung gewisser Bakterien auf einen bestimmten Säuregrad gebracht, mechanisch bearbeitet, geschlagen, so zerreißt die die einzelnen Fettkügelchen umgebende Kaseïnhülle, die Fette fließen zusammen und geben die Butter. Die zurückbleibende Flüssigkeit heißt Buttermilch; sie ist ganz ähnlich zusammengesetzt, wie die Magermilch, enthält nur (abgesehen ven beigemengten Butterklümpchen) noch weniger Fett als diese. Aus dem sauren Rahm wird saure Sahnenbutter und saure Buttermilch, aus dem süßen Rahm süße Sahnenbutter und süße Buttermilch gewonnen.

4. Anorganische Salze. Es sind hauptsächlich Kaliumphosphat und Calciumphosphat, ferner Chlorkalium, Chlornatrium, geringe Mengen von Magnesiumphosphat und kleinste Spuren von Eisen.

Schließlich enthält die Milch noch Kohlensäure, Stickstoff und Sauerstoff.

Beim Stehenlassen der Milch steigen die Fettkügelchen nach oben und bilden die gelblichweiße Rahmschicht. Wird der Rahm „geschlagen", so werden die an den Fettkügelchen befindlichen Kaseïnhüllen zerrissen, die Fettröpfchen fließen zusammen und bilden

die Butter.

Sie bildet eine gelbliche festweiche Masse und enthält etwa 90 pCt. Fette, 9 pCt. Wasser und 1 pCt. Eiweiß und Salze. Die nach dem Buttern zurückbleibende Milch, die Buttermilch,

enthält das Kaseïn, den Zucker und die Salze der Milch, ist daher nur als ein vorwiegend eiweißhaltiges Nahrungsmittel anzusehen.

Der Käse.

Er besteht aus dem (durch Milchsäure-Gärung oder Lab) ausgefällten Kaseïn (etwa 30 pCt.) und Fett (etwa 30 pCt. bei Fettkäse) der Milch, beide in gut resorbierbarer Form. Beim fermentatieven „Reifen" des Käses erleidet das Eiweiß zum Teil eine weitgehende Zersetzung, wobei daraus Peptone, dann Aminosäuren (Leucin, Tyrosin) entstehen; aus den Fetten bilden sich Fettsäuren. Die bei der Käsebereitung zurückbleibende Milchflüssigkeit, die Molken, enthalten den gesamten oder den größten Teil des Zuckers und den größten Teil der Salze.

Fleisch.

So nennt man die Muskeln der Schlachttiere, Vögel und Fische. Es besteht aus den Muskelfasern, die das eigentliche Eiweiß enthalten, und dem dazwischen befindlichen Bindegewebe, leimgebender Substanz. Am eiweißreichsten ist das Fleisch der Vögel, dann das der Säuger; ärmer ist das der Fische (etwa 18 pCt.).

Die Zubereitung erfolgt auf verschiedene Weise:

Beim gewöhnlichen Kochen geht ein großer Teil der Salze, die Extraktivstoffe, das wenige lösliche Eiweiß, Serumalbumin und Hämoglobin (der größte Teil davon gerinnt aber bei höheren Temperaturen [70°] vollständig und wird dann als brauner Schaum abgeschöpft), das Bindegewebe als Leim und etwas Fett in den Wasser-Extrakt, die Fleischbrühe, über. Diese hat bei dem nur spurweisen Vorkommen von Nährstoffen nur Bedeutung wegen des Gehaltes an Salzen und Extraktivstoffen; letztere sind von besonderer Wichtigkeit für die Verdauung, weil sie den stärksten chemischen Reiz für die Absonderung des Magensaftes abgeben. Der Verlust, den der Nährwert des Fleisches durch das Kochen erfährt, ist nur gering anzuschlagen.

Beim Braten (starkes Erhitzen in Fett) und Rösten (gelinde Vorstufe der Verkohlung) werden die obersten Schichten

schnell zur Gerinnung gebracht und dadurch der Austritt des Muskelsaftes verhindert.

Die Zubereitung durch Hitze hat im übrigen den Vorteil, daß die nicht selten im Fleisch vorkommenden Entozoen (Trichinen, Bandwurmfinnen) getötet werden. Beim „Einpökeln" wird das Fleisch reichlich mit Kochsalz (und etwas Salpeter) versetzt und dadurch konserviert. Auch das Räuchern wirkt konservierend.

Die Eier der Vögel

enthalten in ihrem Weiß nur Eiweiß und Salze, in ihrem Dotter neben Eiweiß auch Fette, Lecithin und Cholesterin. In bezug auf den Nährwert kommt ein Ei etwa 40 g fettem Fleisch oder, in bezug auf Eiweiß und Fettgehalt, 150 g Kuhmilch gleich.

b) Pflanzliche Nahrungsmittel.

Sie unterscheiden sich von den vorigen dadurch, daß sie die stickstofflosen Nährstoffe, hauptsächlich Kohlehydrate (meist als Stärke, weniger als Zucker) außerordentlich reichlich enthalten; ferner, daß in ihnen allen ein nur ihnen eigentümlicher Stoff, die Cellulose (s. S. 37), vorkommt, welche als Hülle oder Kapsel die Nährstoffe einschließt. Diese Cellulosehüllen müssen gesprengt werden, damit die eingeschlossenen Nahrungsstoffe zugänglich werden; dies geschieht durch die Zubereitung: Mahlen, Kochen. Die Cellulose ist schwer oder gar nicht verdaulich, regt aber mechanisch die Darmperistaltik an.

Die Früchte der Cerealien.

Die Getreidekörner werden durch Mahlen in Mehl verwandelt. Die gesprengten Cellulosekapseln werden als „Kleie" abgesiebt, sie enthalten immer noch die Rindenschicht des eigentlichen Kornes. Da in ihr mehr Getreideeiweiß, „Kleber", enthalten ist, als in den inneren Schichten, so ist die Kleie noch reich an Nährstoffen.

Aus Mehl wird Brot gebacken. Hierzu eignen sich nur diejenigen Mehlsorten, welche reich an Kleber sind, d. s. Weizen- und Roggenmehl. Kleber gibt mit Wasser eine klebrige (daher der Name) Lösung; die Klebrigkeit ist aber zur Erzielung

eines bindenden Teiges erforderlich. Das mit Wasser angerührte Mehl, der Teig, wird, mit Hefe versetzt, einige Zeit der Gärung (bei ca. 30°) überlassen und danach in hohe Temperatur, 200° C., gebracht. Durch die Gärung entsteht aus Zucker Alkohol und Kohlensäure; durch ihre Gasblasen wird der Teig aufgelockert. In der braunen Rindenschicht ist der Stärkekleister in das in Wasser lösliche Dextrin verwandelt. Das graue grobe Kleienbrot ist eiweißreicher, aber wegen der Cellulosehüllen schwerer verdaulich als das feine weiße Brot.

Leguminosen.

Die Hülsenfrüchte (Erbsen, Bohnen, Linsen) enthalten Eiweiß, besonders das Legumin, ein Pflanzenkaseïn, in sehr beträchtlichen Mengen (20—25 pCt.). Sie werden durch Kochen ihrer Cellulosekapseln beraubt.

Kartoffeln.

Sie enthalten 70 pCt. Wasser, 20 pCt. Stärke. Wegen ihres sehr geringen Eiweißgehaltes können sie allein die Ernährung nicht unterhalten, sondern nur in Verbindung mit animalischer Kost. Bei geringem Cellulosegehalt sind sie leicht verdaulich.

Gemüse und Obst.

Die Gemüse sind sehr wasserreich, enthalten aber viel Salze; so Eisen im Spinat, Kalisalze im jungen Gemüse, bes. Rosenkohl. Obst enthält neben Zuckerarten verschiedene Pflanzensäuren und viele auf den Geschmack wirkende Substanzen.

Zur weiteren Vergleichung dient die Tabelle auf S. 53.

Tierische Nahrungsmittel allein (ausgenommen die Milch) sind für den Menschen nicht zweckmässig, denn sie enthalten fast keine Kohlehydrate und zuviel Eiweiß.

Pflanzliche Nahrungsmittel allein sind ebensowenig zweckmässig; sie enthalten meist zu wenig Eiweiß und kein Fett. Auch der Darmkanal des Menschen steht in bezug auf seine Länge zwischen Fleisch- und Pflanzenfressern.

Am zweckmäßigsten erweist sich eine gemischte Nahrung aus tierischer und aus pflanzlicher Kost.

Zusammensetzung einiger Nahrungsmittel und Futtermittel.

In 100 Teilen	Eiweiß	Fette	Kohlehydrate	Wasser	Salze	Holzfaser
I. Animalische Nahrungsmittel.						
Rindfleisch	**20,0**	1,5	0,6	76,7	1,2	—
Kalbfleisch	**19,4**	2,9	0,8	75,6	1,3	—
Schweinefleisch	**19,9**	**6,2**	0,6	72,6	1,1	—
Huhn	**22,7**	**4,1**	1,3	70,8	1,1	—
Hecht	**18,3**	0,7	0,9	79,3	0 8	—
Frauenmilch	**2,29**	**3,78**	**6,21**	87,4	0,31	—
Kuhmilch	**3,55**	**3,69**	**4,88**	87,2	0,71	—
Ziegenmilch	**4,29**	**4,78**	**4,46**	85,7	0,76	—
Kuhbutter	0,74	**84,39**	0,62	13,6	0,66	—
Hühnerei	**12,5**	**12,1**	—	73,6	1,1	—
II. Vegetabilische Nahrungsmittel.						
Weizen	**12,4**	1,8	**67,9**	13,6	1,8	2,5
Roggen	**11,5**	1,8	**67,8**	15,3	1,8	2,0
Reis	**7,9**	0,9	**76,5**	13,1	1,0	0,6
Feines Weizenbrot	**7,1**	0,2	**55,5**	35,6	1,1	0,3
Kommisbrot	**7,5**	0,5	**49,4**	36,7	1,5	1,5
Leguminosen (Bohnen)	**24,3**	1,6	**49,0**	14,8	3,2	7,1
Kartoffeln	2,0	0,2	**20,6**	75,5	1,0	0,7
Spinat	2,5	0,6	**4,4**	88,5	2,1	0,9
Spargel	1,8	0,3	**2,6**	93,8	0,5	1,0
Frisches Obst (Äpfel)	0,4	0,8	**17,0**	84,8	0,5	1,5
III. Futtermittel.						
Weidegras	3,0	8,0	13,1	75,0	2,1	6,0
Rothklee	3,5	0,8	8,0	78,0	1,7	8,0
Lupinen	3,1	0,4	5,7	85,0	0,7	5,1
Wiesenheu	9,5	3,1	40,9	13,0	6,8	26,7
Roggenstroh	1,5	1,5	32,4	18,6	3,0	43,0
„ gutes	3,9	1,0	34,7	13,8	6,5	40,1
Hafer	10,5	4,8	58,0	12,4	3,0	10,3

B. Der Stoffwechsel.

Bilanz des Stoffwechsels.

Vergleicht man miteinander die Einnahmen und Ausgaben des Tierkörpers, so stellt man eine Bilanz des Stoffwechsels auf.

Einnahmen sind: die Nahrung und der eingeatmete Sauerstoff.

Ausgaben sind: Kot, Harn, Schweiß, ausgeatmete Kohlensäure; ferner in so kleinen Mengen oder in so seltenen Fällen, daß sie für gewöhnlich nicht berücksichtigt werden, Hauttalg, Haare, Nägel, abgestoßene Epithelien, Milch, Samen, Menstrualblut.

Auf diese Weise kann man feststellen, wie groß die Einnahmen sein müssen, um den Bestand des Körpers zu unterhalten.

Indem man nach dieser Richtung hin sogenannte „Stoffwechselversuche", anstellt, prüft man zugleich die verschiedenen Nahrungsmittel auf ihren Wert für den tierischen Haushalt.

Eine Übersicht übr den Stoffwechsel wird gewonnen durch chemische Analyse: Man bestimmt, wieviel an C, H, N, O, Wasser und Salzen in den Körper eingeführt, und wieviel ausgeschieden worden ist. Für ein fleischfressendes Tier ergibt sich:

Ausgaben: 1. Kohlenstoff wird zum größten Teil als Kohlensäure durch Lunge und Haut ausgeatmet (wird als solche durch die Respirationsapparate bestimmt), und nur zum geringen Teil in organischen Verbindungen des Harnes und Kotes ausgeschieden.

2. Wasserstoff verläßt hauptsächlich zu Wasser oxydiert den Körper.

3. Stickstoff wird hauptsächlich als Harnstoff im Harn ausgeschieden; ein ganz kleiner Bruchteil findet sich im Kot[1]), in den übrigen stickstoffhaltigen Harnbestandteilen und im Schweiß. In der Exspirationsluft befindet sich kein Stickstoff als Stoffwechselendprodukt.

---

[1]) Ein Teil des Kotstickstoffes — beim Menschen pro Tag etwas weniger als 1 gr — rührt vom Stickstoff der abgestoßenen Darmepithelien und von den Darmsekreten her.

Bei gleichbleibender Stickstoff-Zufuhr findet man nach einigen Tagen (falls der stickstofffreie Teil der Nahrung oder die Menge der zugeführten Kalorien auch unverändert bleibt) im Harn und Kot genau soviel Stickstoff, wie mit der Kost dem Organismus zugeführt wurde („Stickstoffgleichgewicht"). — Die Menge des im Harn eines erwachsenen Menschen ausgeschiedenen Stickstoffes beträgt pro Tag ca. 15 bis 16 g; sie zeigt aber natürlich von dem Nahrungs-Stickstoff abhängige Schwankungen.

4. Sauerstoff wird hauptsächlich in der Kohlensäure, der Rest im Wasser aus dem Körper entfernt. Das Verhältnis der ausgeschiedenen Kohlensäure zu dem aufgenommenen Sauerstoff- heißt der respiratorische Quotient. Nicht aller Sauerstoff erscheint als Kohlensäure in der Exspirationsluft wieder, da dieser nicht nur zur Oxydation des Kohlenstoffes zu Kohlensäure, sondern zur Bildung von Wasser verwendet wird. Das Volumen der exspirierten Kohlensäure ist demnach kleiner als das des aufgenommenen Sauerstoffes, d. h. der respiratorische Quotient ist kleiner als 1. — Bei vorwiegender Kohlehydraternährung nähert er sich 1, bei vorwiegender Eiweißernährung 0.8, bei vorwiegender Fetternährung 0.7. — Der Grund hierfür ist, daß die Kohlehydrate in ihrem Molekül bereits soviel Sauerstoff enthalten, als zur vollständigen Oxydation ihres Wasserstoffes nötig ist. Die Gesamtmenge des eingeatmeten Sauerstoffes kann daher zur Oxydation ihres Kohlenstoffes verbraucht werden. Hingegen brauchen das Fett und die Eiweißkörper, um vollständig oxydiert zu werden, mehr Sauerstoff, da der in ihrem Molekül vorhandene Sauerstoff nicht ausreicht zur vollständigen Oxydation des Wasserstoffes.

5. Das Wasser wird durch Harn, Kot, Lungen, Haut ausgeschieden.

6. Die Salze verlassen den Körper hauptsächlich durch den Harn.

Da aller Stickstoff in der festen Form der Nahrung (Eiweiß) aufgenommen und in stickstoffhaltigen Verbindungen (namentlich als Harnstoff) im Harn ausgeschieden wird, so ist die Berechnung des aufgenommenen und ausgeschiedenen Stickstoffes am einfachsten und genauesten und gibt schnell eine Übersicht über den Zustand des Eiweißstoffwechsels.

Man braucht nur (vergl. S. 7) den gefundenen N mit 6.25 zu multiplizieren, um die entsprechende Eiweißmenge zu erhalten. Ebenso kann man leicht den C-Gehalt des aufgenommenen oder abgegebenen Eiweiß berechnen. Zieht man diese Menge von der Gesamtmenge des C ab, so erhält man als Rest denjenigen C-Gehalt, welcher in den Fetten und Kohlehydraten enthalten ist. Daraus ergibt sich, wieviel stickstofffreie Nahrungsstoffe neben Eiweiß im Körper verbraucht worden sind.

Gleichgewicht des Stoffwechsels besteht, wenn ebensoviel aufgenommen wie ausgeschieden wird. Die Differenz zwischen Einnahme und Ausgabe ergibt die Bilanz, die positiv (Gewinn, Ansatz) oder negativ sein kann.

Einnahmen: Die Nahrungsstoffe: Kohlehydrate, Fette, Eiweiß enthalten potentielle Energie. Dieser Vorrat an Kraft kann durch die Wärmemenge, die bei ihrer Verbrennung entsteht, gemessen werden: sie entwickeln bei ihrer Verbrennung im Körper dieselbe Wärmemenge, als wenn sie außerhalb des Körpers verbrennen. (Vergl. S. 7.)

Fette und Kohlehydrate werden im Körper vollständig zu Wasser und Kohlensäure oxydiert, während die stickstoffhaltigen Stoffwechselprodukte des Eiweißes (Harnstoff etc.) noch eine geringe Menge potentielle Energie enthalten, die von dem kalorimetrisch bestimmten Wärmewert des Eiweißes abgezogen werden muß. Die mittleren Werte für die so bestimmte Verbrennungswärme der drei Hauptgruppen der organischen Nahrungsstoffe sind für

1 g Eiweiß	4.1 Kal.
1 g Fett	9.3 „
1 g Kohlehydrate	4.1 „

Fett und Kohlehydrate können einander in der Nahrung in Gewichtsmengen vertreten, die gleich großen Wärmewerten entsprechen: „Isodynamische Mengen“.

Verhalten des Stoffwechsels unter verschiedenen Umständen.

I. Hungerzustand (Inanition, Karenz).

Wird außer dem O der Luft keine Nahrung aufgenommen, so zehrt der Körper von seinem eigenen Bestande und erleidet infolge dessen einen Gewichtsverlust. Dieser verteilt sich zu $^2/_3$

auf Wasser, zu $^1/_3$ auf Körperfett und Körpereiweiß; der Fettverlust beträgt an Gewicht das Drei- bis Vierfache des Eiweißverlustes. Je weniger Fett zur Verfügung steht, je magerer das Tier ist, um so mehr wird das Eiweiß angegriffen. Während der ersten Hungertage ist die Stickstoffausscheidung am größten; sie hängt von der vorhergegangenen Eiweißzufuhr ab: je größer diese war, desto größer ist die Stickstoffausscheidung. Vom 3.—4. Tage an ist die Stickstoffausscheidung nahezu konstant, im späteren Verlauf des Hungers, kurz vor dem Tode, steigt die Eiweißzersetzung wieder an. Die vorhandenen Kohlehydrate (Glykogen) werden schon in den ersten Tagen aufgebraucht. Nimmt das Individuum Wasser auf, so ist der tägliche Substanzverlust im ganzen geringer.

Je kleiner ein Tier ist, um so größer ist im Verhältnis zum Körpergewicht sein Gesamtstoffwechsel, also auch im Hungern sein Substanzverlust. Daher erliegen Kinder und jüngere Tiere dem Hunger schneller als Erwachsene und ältere Tiere, und kleinere Tiere im allgemeinen schneller als größere.

Den größten Verlust erleiden bei absolutem Hunger das Fettgewebe und die Muskulatur; in geringem Maße werden betroffen Herz, Atemmuskulatur und Gehirn. Da sie für die Erhaltung des Lebens notwendig sind, so werden sie auf Kosten der anderen Organe geschont.

Unter den Begleiterscheinungen des Hungerzustandes, der durchaus nicht mit Schmerzen verbunden ist, tritt zunehmende Kraftlosigkeit als charakteristisch in den Vordergrund. Die Pulsfrequenz wird wenig verändert, die Temperatur sinkt erst wenige Tage vor dem Tode jäh ab, die Absonderung der Verdauungssäfte stockt.

Der Mensch kann bei größter Körperruhe etwa 4 Wochen ohne Nahrungsaufnahme leben; Kaltblüter sehr lange, der Frosch 1 Jahr. Dagegen vertragen die großen Pflanzenfresser den Hunger schlecht. Pferde erholen sich 14tägiger Karenz auch bei Futter nicht mehr. Wird Wasser gereicht, verlängert sich die Frist beim Menschen auf etwa 6 Wochen.

II. Reine Eiweißzufuhr.

Mageres Fleisch enthält 20 pCt. Eiweiß, ferner 76 pCt. Wasser, 1 pCt. Fett und 1 pCt. Kohlehydrate.

Führt man soviel Eiweiß zu, als im Hungerzustand täglich zersetzt wird, so reicht das nicht aus, um N-Gleichgewicht zu erzielen. Vermehrt man die Zufuhr von Fleisch (Eiweiß), so wird auch der Fleisch- (Eiweiß)zerfall, und die N-Ausscheidung, gesteigert. Schließlich kommt man bei weiterer Steigerung der Eiweißzufuhr zu einem Punkte, wo die eingeführte Stickstoffmenge gerade genügt, den Eiweißverlust aufzuheben. (N-Gleichgewicht.) Um bei ausschließlicher Eiweißzufuhr den Eiweißverlust zu decken, muß den Fleischfressern mindestens $2\frac{1}{2}$ mal soviel Eiweiß - Stickstoff zugeführt werden, als der Organismus im Hungerzustand ausgeschieden hat. Der Körper kann sich mit sehr verschiedenen Mengen Eiweiß in N-Gleichgewicht setzen. Steigende Eiweißzufuhr bedingt keinen entsprechenden (andauernden) Eiweißansatz. Es gibt für jedes Tier eine obere und eine untere Grenze, innerhalb deren N-Gleichgewicht zu erhalten möglich ist. Die obere Grenze ist durch die Aufnahmefähigkeit des Darmes für Fleisch gegeben; die untere hängt von dem Körperzustande des Tieres ab. Bei vorhergehender reicher Eiweißzufuhr muß zur Deckung des Eiweißverlustes mehr Eiweiß zugeführt werden, als bei vorangegangener spärlicher Eiweißzufuhr. Ein fettreicher Körper braucht weniger Eiweiß zur Erreichung des N - Gleichgewichtes als ein fettarmer. Bei der Eiweißzufuhr, die eben N-Gleichgewicht erhält, wird aber noch nicht Körpergleichgewicht erzielt. Es wird immer noch Fett zersetzt, erst bei reichlicher Zufuhr von Fleisch nimmt mit dem zunehmenden Eiweißzerfall die Fettzersetzung ab, bis schließlich der Fettbestand erhalten wird und Körpergleichgewicht eintritt. Die kleinste hierzu nötige Menge heißt das „Erhaltungsfutter". Bei sehr reichlicher Zufuhr von Fleisch kann es auch zu Eiweißansatz kommen. Dies gilt aber nur für Fleischfresser.

Der Mensch und die Herbivoren vertragen auf die Dauer reine Eiweiß- (magere Fleisch-)Nahrung nicht; sie können nicht soviel Eiweiß, wie für ihr Nahrungsbedürfnis notwendig wäre, bewältigen.

III. Leimzufuhr.

Leim wird im Körper sehr schnell zu Kohlensäure und Harnstoff zersetzt und schützt dadurch einen Teil des Ei-

weißes vor dem Zerfall. Vollständig kann Leim das Eiweiß nicht ersetzen, da ihm gewisse „Bausteine", wie Tyrosin, Tryptophan, die die Eiweißkörper enthalten, fehlen. Leim ist ein Eiweißsparer.

IV. Zufuhr von Fetten + Kohlehydraten.

Werden Fett und Kohlehydrate in reichlichster Menge zugeführt, aber kein Eiweiß, so kommt der Körper (im Gegensatz zu reiner Eiweißzufuhr) nie in Stoffwechselgleichgewicht, sondern, indem die Zersetzung des Eiweißes beständig weitergeht, verliert der Körper fast ebensoviel Stickstoff wie bei absolutem Hungern und geht schließlich an Stickstoffhunger zugrunde. Zufuhr von Eiweiß ist also unbedingt erforderlich.

V. Zufuhr von Eiweiß + Fett.

Bei gleichzeitiger Zufuhr von Eiweiß und Fett wirkt das Fett eiweißersparend; es bedarf also zur Erhaltung des N-Gleichgewichts geringerer Eiweißzufuhr als bei reiner Eiweißnahrung; es erfolgt auch leichter Eiweißansatz. Außerdem tritt das Nahrungsfett für das verbrauchte Körperfett zu gleichen Mengen ein; bei Überschuß kommt es zu Fettansatz.

VI. Zufuhr von Eiweiß + Kohlehydraten.

Kohlehydrate bewirken ebenfalls eine Ersparnis im Eiweißverbrauch und zwar in noch stärkerem Grade als die gleichen Fettmengen; ferner wird der Fettumsatz vermindert. Fette und Kohlehydrate können sich nach den Gesetzen der Isodynamie gegenseitig vertreten, d. h. in dem Verhältnis, wie sie bei der Oxydation Wärme liefern; 240 g Kohlehydrate sind in dieser Beziehung gleich 100 g Fett. Zur künstlichen Mästung werden daher die Kohlehydrate, die überdies billiger sind, viel reichlicher verwendet als die Fette.

VII. Wasser- und Salzzufuhr.

Wird mehr Wasser eingeführt, so wird auch mehr Wasser abgegeben, die Menge des ausgeschiedenen Harnes wird vermehrt. Zugleich wird auch mehr Stickstoff ausgeschieden, was von einer besseren Auslaugung der Gewebe herrührt.

Salzzufuhr ist wie die des Wassers unentbehrlich. Bei Entziehung aller Salze (ausgelaugte Nahrung) gehen die Tiere unter Schwäche und Lähmung zugrunde.

VIII. Alkoholzufuhr.

Alkohol wird, wie die anderen N-freien Nahrungsstoffe, im Körper vollkommen und zwar sehr schnell verbrannt, kann daher als Energiequelle dienen; ist aber ein starkes Gift.

IX. Muskeltätigkeit

kann die Verbrennungsprozesse des Körpers bis zum Fünffachen des Betrages in der Ruhe steigern. Der Eiweißumsatz, die N-Ausscheidung im Harn, erfährt keine Steigerung, ausgenommen, wenn nicht genügend stickstofffreie Substanzen zugeführt werden. Doch ist zur Erhaltung der Muskelsubstanz auf die Dauer auch eine reichere Eiweißzufuhr erforderlich. Der Hauptverbrauch bei der Arbeit betrifft die N-freien Nahrungsstoffe, Kohlehydrate und Fette. Man unterscheidet daher bei Arbeitstieren die Nahrungsmenge, die im Ruhezustand zur Erhaltung des Körpergewichtes genügt, als „Erhaltungsfutter“ von der Nahrungsmenge, die bei Arbeitsleistung gegeben werden muß, dem „Kraftfutter“. Unsere Lasttiere erhalten in ihrer pflanzlichen Nahrung 4—8 mal soviel Kohlehydrate als Eiweiß.

X. Temperatur.

Bei niedriger Außentemperatur wird vom Warmblüter mehr Wärme abgegeben, es muß also mehr Wärme erzeugt werden. Der Stoffwechsel nimmt daher bei sinkender Außentemperatur zu, bei steigender ab. Die Veränderungen betreffen hauptsächlich den Fettverbrauch; der Eiweißansatz ist unverändert. Im kalten Klima wird daher sehr viel Fett (Speck, Tran) aufgenommen, im warmen sehr wenig.

Für gewisse Fälle gilt das Gegenteil. Da nämlich Wärme die chemischen Vorgänge erleichtert, nimmt bei Tieren, deren Körpertemperatur mit der der Umgebung wechselt, also bei Kaltblütern, oder auch bei Warmblütern, nach Rückenmarksdurchschneidung oder Kurarevergiftung der Stoffwechsel in der Wärme zu.

XI. Fleisch- und Fettmast.

Fleisch (Eiweiß-)ansatz zu erhalten, ist nur durch vermehrte Eiweißzufuhr möglich, da aus Kohlehydraten und Fetten kein Eiweiß entstehen kann. Der erwachsene Körper setzt überhaupt nur schwer und in sehr geringem Umfange an. Am günstigsten erweist sich, neben reichlicher Fleischzufuhr, auch große Fettmengen zu geben. Dazu muß aber noch Muskelarbeit kommen, da diese die Zunahme der Muskelmasse begünstigt.

Fettansatz zu erzielen gelingt verhältnismäßig leicht; es geschieht durch

a) überschüssige, den Bedarf des Körpers übersteigende Zufuhr von Fetten und Kohlehydraten neben mittlerer Eiweißzufuhr;

b) Verminderung der Muskeltätigkeit (es wird weniger Fett verbraucht).

Kohlehydrate werden in Form von Glykogen aufgespeichert (s. Leber), in größeren Mengen zugeführt, als Fett.

XII. Kostmaß.

Am besten ist für den Körper, um ihn auf seinem Stoffbestand zu erhalten, die gleichzeitige Zufuhr von Eiweiß, Fett und Kohlehydraten. Jeder Nahrungsstoff muß in genügender Menge vorhanden sein, und die verschiedenen Nahrungsstoffe müssen in richtigem Verhältnis zueinander stehen. Wieviel zu dem Zweck innerhalb 24 Std. von den einzelnen Nährstoffen eingeführt werden muß, gibt das Kostmaß an; es beträgt durchschnittlich

Mann (70 k)		Pferd (500 k)	
bei Ruhe:	100 g Eiweiß,	bei Ruhe:	600 g Eiweiß,
	60 g Fett,		160 g Fett,
	400 g Kohlehydrate,		3 500 g Kohlehydrate,
bei Arbeit:	130 g Eiweiß,	bei Arbeit:	900 g Eiweiß,
	100 g Fett,		300 g Fett,
	500 g Kohlehydrate.		5 000 g Kohlehydrate.

Beispiel einer Tagesration.

	Eiweiss	Fett	Kohlehydrate
750 g Brot = 470 g Roggenmehl	62	—	331
212 g Fleisch	42	23	—
33 g Fett zum Kochen	—	33	—
200 g Reis oder entsprechend Gemüse	12	—	154
Summa	119	56	485

Beim Aufstellen der Futterrationen für Vieh kommt in Betracht, daß wegen des hohen Gehaltes an Cellulose die Futtermittel nur sehr unvollkommen ausgenutzt werden können, und daß dabei, schon zum bloßen Zerkauen, beträchtliche Energiemengen verbraucht werden, „Verdauungsarbeit", die von dem Energiewert der verfütterten Nahrung abgezogen werden müssen, um den wirklichen Nutzwert des Futters zu bestimmen.

C. Die Verdauung.

Zweck der Verdauung.

Die Nahrung wird in den Magendarmkanal aufgenommen, und unterliegt der Verdauung. Diese hat einen doppelten Zweck.

1. In der Mundhöhle werden die Nahrungsmittel zunächst, soweit sie fest sind, mechanisch zerkleinert. Dann unterliegen sie der Reihe nach der Einwirkung fünf verschiedener Säfte (Speichel, Magensaft, pankreatischer Saft, Galle, Darmsaft). Dadurch werden die unlöslichen oder die löslichen, aber nicht diffusiblen löslich und diffusibel gemacht, so daß sie nun aus dem Darminnern durch die Darmwand in die Blut- und Lymphgefäße des Darmes hindurchtreten, in den allgemeinen Kreislauf gelangen und zu den verschiedenen Organen des Körpers gebracht werden können. Dazu werden die Eiweiße in Proteosen, die Kohlehydrate in Zucker übergeführt; die Fette werden teils in Glyzerin und Fettsäuren gespalten, teils emulgiert.

Diese Aufnahme der Stoffe aus dem Darmlumen in die zirkulierenden Säfte (Blut, Lymphe), diese Aufsaugung nach innen heißt Resorption (resorbeo = schlürfe ein).

2. Der Prozeß der „Verdauung“ hat nicht allein den Zweck, die Nahrungsstoffe resorptionsfähig, sondern außerdem sie assimilationsfähig zu machen: Sie so umzuwandeln, daß sie zu Körpersubstanz aufgebaut werden können. So werden die zusammengesetzten Kohlehydrate des Pflanzenreiches (Stärke) durch fermentative Hydrolyse in die einfachen Bausteine, die Hexosen, abgebaut, und zum großen Teil wieder zu einem Polysaccharid, dem Glykogen, aufgebaut. Die verschiedenen Eiweißkörper der Nahrung erleiden in dem Magendarmkanal eine tiefgehende Spaltung und die Abbauprodukte (Aminosäuren, Polypeptide) des „artfremden“ Nahrungseiweißes werden dann zu dem „körpereigenen“, „artspezifischen“ Eiweiß der betreffenden Tierspezies aufgebaut. — Vielleicht ausschließlich der Vorbereitung zur Resorption dient hingegen die Verdauung (Spaltung) der Fette. Dabei entstehen Fettsäuren und Glyzerin, die in der Darmwand wieder zu Fett synthetisiert werden.

Man unterscheidet: Mundverdauung, Magenverdauung, Darmverdauung, je nach dem Orte, an welchem die Prozesse der Verdauung vor sich gehen. Die auf die Nährstoffe chemisch einwirkenden Säfte heißen Verdauungssäfte. Ihr wirksames Prinzip sind Fermente (Enzyme).

Was nicht im Darmkanal resorbiert wird, wird als Kot, Faeces, ausgeschieden.

I. Mundverdauung.

Mit Zähnen und Lippen werden die Nahrungsmittel ergriffen; sind sie zu groß, so werden durch Beißen mit den messerförmigen Schneidezähnen und spitzen Eckzähnen Stücke davon abgetrennt. Die Stücke werden wiederholt zwischen die rauhen Flächen der Back-(Mahl-)Zähne geschoben und durch diese zerkleinert: Kauen. Zugleich wird der entstehende Speisebrei innig mit dem Mundsaft gemischt, so daß er weich und schlüpfrig, für das Schlucken geeignet wird.

Bei den pflanzenfressenden Säugern zeigen die Backzähne vertikal gestellte Schmelzleisten, die für das Zermalmen der Cellulosehüllen besonders geeignet sind. Bei den Raubtieren haben die Backzähne statt der Mahlflächen scharfe Höcker und Spitzen. Bei den Omnivoren sind die vorderen Backzähne

wie bei den Fleischfressern gestaltet, die hinteren haben, ähnlich wie bei den Pflanzenfressern, Mahlflächen. Die Eckzähne sind bei manchen Tieren mächtig ausgewachsen und dienen als Waffe.

Beissen und Kauen.

Beim Beißen wird der Unterkiefer senkrecht gegen den Oberkiefer um eine transversale Achse auf- und abbewegt, beim Zermahlen wird ferner der Unterkiefer nach vorn und nach hinten, und nach der einen und nach der anderen Seite verschoben; außerdem sind Zunge und Wange tätig.

Beim Menschen wird der Unterkiefer

gehoben durch die Mm. Temporalis, Masseter, Pterygoideus int.,
herabgezogen durch gemeinsame Wirkung der Mm. pterygoidei,
nach vorn gezogen durch die beiden Mm. pterygoidei ext.,
nach rechts durch den linken Pterygoideus ext. und int.,
nach links durch den rechten Pterygoideus ext. und int.

Die Zunge

herausgestreckt durch den M. Genioglossus,
zurückgezogen durch Mm. Hyoglossus und Styloglossus,
zum Gaumen erhoben im vorderen Teil durch M. Longitudinalis, im hinteren Teil durch M. Palatoglossus, Styloglossus und Stylohyoideus.

Indem sich ferner die Zungenmuskeln in ihrer Wirkung in verschiedener Weise kombinieren, kommen mannigfaltige Gestaltsveränderungen der Zunge zustande.

Die Wange.

Der M. orbicularis oris schließt die Mundöffnung.

Der M. buccinator drückt die Wange an die Zähne und schiebt die Speiseteile zwischen die Zähne.

Saugen.

Die Mundhöhle ist für gewöhnlich luftdicht geschlossen dadurch, daß der Zungenrand sich an den Processus alveolaris des Oberkiefers anlegt, und daß der weiche Gaumen über der Zungenwurzel ausgespannt wird. Daher wird der Unterkiefer nicht durch Muskelkraft, sondern durch den Luftdruck getragen. Wird die luftdicht geschlossene Mundhöhle erweitert durch Zurückziehen der Zunge oder Senken des Unterkiefers, am kräftigsten durch Herabziehen der Zunge, so entsteht ein luftverdünnter Raum, den die einströmende Flüssigkeit ausfüllt; sie wird angesaugt. Der negative Druck, der dabei in der

Mundhöhle entsteht, kann 115 mm Hg und bei wiederholtem Ansaugen bis 700 mm Hg betragen. Außer diesem reinen Mundsaugen kann man auch durch Inspiration saugen, hierbei ist der Maximaldruck erheblich geringer (70 mm Hg), aber die Flüssigkeitsmenge ist erheblich größer.

Schlürfen.

Dabei wird unter Abschluß der Rachenhöhle gegen die Nasenhöhle durch einen Inspirationszug die Flüssigkeit zugleich mit Luft aspiriert.

Innervation.

Masseter, Temporalis, Pterygoidei ext. und int., Mylohyoideus und der vordere Bauch des Digastricus werden vom N. crotaphiticobuccinatorius vom 3. Ast des Trigeminus, der Orbicularis oris, Buccinator und der hintere Bauch des Digastricus vom N. facialis innerviert. Sämtliche Zungenmuskeln, einschließlich des Geniohyoideus und Stylohyoideus vom N. Hypoglossus, der Sternohyoideus, Sternothyreoideus, Thyreohyoideus und Omohyoideus vom R. descendens N. hypoglossi. Das Kauen ist zum größten Teil eine komplizierte Reflexbewegung, die in ihren einzelnen Teilen durch die Empfindungen von der Zunge, der Mund- und Wangenschleimhaut ausgelöst wird. Das Zentrum liegt im Kopfmark.

Speicheldrüsen.

In die Mundhöhle ergießt sich das Sekret der Schleimdrüsen der Mundhöhle, der Mundschleim und das Sekret der Speicheldrüsen, der Gl. parotis, submaxillaris, sublingualis und Gl. nuhnii. Das Gemisch dieser Sekrete bildet den Mundspeichel. Neben seiner mechanischen Wirkung, die Speisen schlüpfrig und dadurch zum Verschlucken geeignet zu machen, ist seine chemische von Bedeutung; er bewirkt die Mundverdauung der Stärke.

In 24 Std. werden beim Menschen etwa 600—800 ccm Speichel ausgeschieden. Bei Pferden und Rindern ist die Speichelmenge viel größer. Bei Pferden kann man bei Haferfütterung die Speichelmenge auf das doppelte, bei Stroh- und Heufütterung auf das vierfache des Gewichtes der Nahrung schätzen. Die

Speichelmenge kann beim Pferd demnach bis auf 40 l, beim Rinde bis auf 100 l steigen.

Man gewinnt den Speichel beim Hunde durch Anlegung einer permanenten Speichelfistel, indem man die Schleimhautstelle der Mündung der großen Drüsen (Parotis, Submaxillaris) auf die äußere Wangenhaut verlegt.

Die Drüsen der Mundhöhle werden in zwei Arten unterschieden:

1. Schleimdrüsen.

Sie liefern ein schleim(mucin)haltiges Sekret. Hierzu gehören Gl. sublingualis und orbitalis aller Säugetiere, ferner submaxillaris von Hund und Katze; außerdem Gl. Nuhnii und der größte Teil der Drüsen der Mundhöhlenschleimhaut. Man sieht in ihnen:

a) Große Zellen, bis an das Drüsenlumen reichend. Enthalten Schleim, sind daher glasartig hell, glänzend, färben sich mit Ausnahme der Kerne mit Karmin fast gar nicht.

b) Kleine Zellen, an der Wand halbmondförmig angeordnet, „Gianuzzi'sche Halbmonde", granuliert, dunkel, enthalten noch keinen Schleim, färben sich mit Karmin gut.

Beide Zellformen stellen nur verschiedene Tätigkeitsphasen derselben Zellart dar. Die großen Zellen sind die gerade tätigen, Schleim produzierenden; sie drängen durch ihr Wachstum die anderen zurzeit untätigen vom Lumen ab. Haben sie ihr Sekret entleert, so beginnen die anderen, die kleinen, ihre Tätigkeit und drängen jene an die Wand.

2. Eiweißdrüsen oder seröse Drüsen.

Sie liefern ein eiweißreiches, seröses Sekret. Es gehören dazu die Parotis aller Säugetiere und die Submaxillaris beim Kaninchen, ferner beim Menschen die Eiweißdrüsen der Zunge in der Gegend der Papillae circumvallatae und foliatae. Die kubischen oder konischen Sekretzellen zeigen in der Ruhe eine reichliche Menge kleiner Körnchen im Protoplasma und in der Mitte einen kleinen zackigen Kern. Haben die Zellen einige Zeit sezerniert, so verschwinden die Körnchen allmählich, zuerst in der äußeren, der Membrana propria zugewandten Zone, die Zellen werden kleiner und heller, der Kern rundlich.

Die Glandula submaxillaris des Menschen ist eine gemischte Drüse; sie enthält sowohl Eiweiß, wie Schleim absondernde Drüsenabschnitte.

Innervation.

Die Speichelsekretion steht unter dem Einfluß des Nervensystems. Jede Drüse erhält „sekretorische Nervenfasern" vom cerebralen und vom sympathischen System.

1. Zentrifugalleitende Nerven: Die Glandula submaxillaris und sublingualis erhalten Fasern:

a) vom Facialis, die in letzter Linie vom Glossopharyngeus stammen und in der Chorda tympani verlaufen. Diese legt sich nach ihrem Austritt aus dem Schläfenbein durch die Fissura Glaseri dem Stamm des N. Lingualis (vom III. Ast des Trigeminus) an, geht dann als feines Stämmchen zum Ganglion submaxillare und von da zu den Drüsen. Wenn die Chorda gereizt wird, erweitern sich die Blutgefäße der Drüsen, und diese sondern ein reichliches, klares, dünnflüssiges, an festen Bestandteilen armes Sekret ab.

b) vom Hals-Sympathicus; wird der Sympathicus gereizt, so sondert die Drüse ein spärliches, zähes, an festen Bestandteilen reiches Sekret ab. Die Blutgefäße sind dabei verengt.

Die Glandula parotis erhält Fasern:

a) vom Glossopharyngeus, die durch den Ramus tympanicus (N. Jacobsonii) dem Facialis zugeführt werden und von diesem als N. petros. superficial. minor zum Ganglion oticum und von dort mit dem N. auriculo-temporalis zur Drüse gehen;

b) vom Hals-Sympathicus.

Die Absonderung des Speichels ist eine Reflextätigkeit:

1. Zentripetalleitende Nerven: Geschmacks- und Geruchsnerven, sensible Nerven des Mundes, Vagusäste des Magens.

2. Reflexzentrum: Medulla oblongata.

3. Zentrifugalleitende Nerven: S. oben.

Auch das Großhirn übt Einfluß auf die Speichelsekretion aus (Speichelfluß bei Vorstellung bestimmter Speisen).

2. Mechanismus der Speichelsekretion.

Wie bei jeder Drüsensekretion spielen Filtration und Osmose nur eine untergeordnete Rolle. Das Wesentliche ist die Tätigkeit der Drüsenzelle (s. Drüsenphysiologie). Dies beweisen für die Speicheldrüsen folgende Tatsachen.

a) Bei Reizung der Chorda ist der Druck, unter dem der Speichel sezerniert wird, größer (bis um 100 mm Hg) als der gleichzeitige Blutdruck in der Carotis.

b) Die Temperatur des abgesonderten Speichels kann um 1—1½° C. höher sein als die Bluttemperatur.

c) Auch am abgeschnittenen Kopf, also nach Erlöschen der Zirkulation, läßt sich auf Reizung der Chorda noch Speichelsekretion erzielen.

d) Nach Durchschneidung der sekretorischen Nerven (Chorda tympani) stockt die Sekretion, beginnt aber nach einigen Stunden wieder und hält dann noch tagelang an, bis die Drüse atrophiert (paralytische Speichelsekretion).

e) Atropin lähmt die Endigungen der Sekretionsnerven in der Drüse, Pilocarpin reizt sie. Auch Quecksilber-Präparate erzeugen Speichelfluß.

Chemie der Mundverdauung.

Der Speichel, das Gemenge der Sekrete der Mundhöhlendrüsen, ist eine farblose, fadenziehende, bald klare, bald trübe Flüssigkeit ohne Geschmack und Geruch, von (gegen Lackmus) meist schwach alkalischer (gegen Phenolphthaleïn neutraler) Reaktion. Die Trübung rührt von morphotischen Elementen, den Speichelkörperchen und abgestoßenen Epithelien der Mundhöhle her. Spez. Gewicht im Mittel 1.004.

Er ist sehr arm an festen Bestandteilen (zwischen ½ und 1 pCt.). Von anorganischen Salzen enthält er besonders Chloralkalien und phosphorsauren Kalk, der an der Luft in kohlensauren Kalk übergeht und „Speichelsteine“ oder „Zahnstein“ bildet, außerdem geringe Mengen von Rhodankalium (gibt mit Eisenoxydsalzen blutrote Farbe), von organischen Stoffen Mucin, Albumin und ein diastatisches Ferment.

Das organische Ferment des Speichels, die Speicheldiastase, auch Ptyalin genannt, vermag Stärkekleister fast augenblicklich in Dextrin und Zucker überzuführen. Der gebildete Zucker ist der Hauptsache nach Maltose, nur zum kleinen Teil Traubenzucker; dieser soll erst aus der Maltose durch ein zweites Speichelferment, die Maltase, gebildet werden.

Auch auf rohes Stärkemehl wirkt der menschliche Speichel, aber erst nach längerer Zeit.

Am besten geht die Wirkung der Speicheldiastase bei neutraler und schwach alkalischer Reaktion und Blutwärme vor sich (40°); bei 70° wird das Ferment zerstört, ebenso durch freie Mineralsäuren in schwächster Konzentration und Alkalien.

Bedeutung der Mundverdauung.

Am wichtigsten ist die mechanische Zerkleinerung der aufgenommenen Nahrung und ihre Mischung mit dem Mundspeichel zum Zweck des Schlüpfrigmachens des Bissens. Der Speichel ist außerdem auch ein Lösungsmittel für einen Teil der Nahrung. Die zuckerbildende Wirkung des Speichels tritt dagegen zurück, was schon daraus hervorgeht, daß der Bissen zu kurze Zeit in der Mundhöhle bleibt (das Ptyalin kommt aber eine Zeit lang auch im Magen zur Wirkung s. u.).

Die Karnivoren und von Omnivoren der Bär haben keine Diastase im Speichel; hier hat also der Speichel nur die oben erwähnte mechanische Bedeutung.

Da die Stoffe nur in gelöstem Zustande die Endigungen der Geschmacksnerven erregen, so ist der Mundspeichel auch der Vermittler der Geschmacksempfindung.

Schluckakt.

Durch den Schluckakt werden die in einen Brei verwandelten Speiseteile in den Magen hinabbefördert.

1. Mechanik. Die Mundöffnung wird geschlossen, die Kiefer gegeneinander gepreßt, die Zunge bildet eine sagittale Rinne, in welcher der Bissen hinabgleitet; dabei legen sich die Zungenränder an den harten Gaumen, die Zungenspitze wird gehoben: die Speisenteile werden zu einem rundlichen Bissen

(bolus) geformt. Gelangt der Bissen in den hinteren Teil der Mundhöhle hinter den weichen Gaumen, so wird der Schluckreflex ausgelöst. Der Schluckakt wird also willkürlich eingeleitet, läuft dann aber unwillkürlich ab.

Dabei tritt zuerst eine kräftige Kontraktion der Mm. mylohyoidei ein, hierdurch wird der Boden der Mundhöhle samt dem Zungenbein gehoben, der Zungenkörper also nach hinten und oben gedrückt, während durch Kontraktion der Mm. hyoglossi die Zungenwurzel nach unten und hinten gezogen wird. Zu gleicher Zeit tritt ein luftdichter Verschluß gegen die Atemwege, gegen die Nasenhöhle und den Kehlkopf ein. Ersterer kommt zustande durch Kontraktion der M. levatoris palati mollis und der palatopharyngei und durch Vorwölbung der hinteren Rachenwand (M. constrictor pharyngis superior) in Gestalt eines queren (Passavant'schen) Wulstes, der Verschluß gegen den Kehlkopf dadurch, daß bei (durch die Kaumuskeln) fixiertem Unterkiefer durch die Kontraktion der Mm. genio- und mylohyoideus Zungenbein und Kehlkopf gehoben und genähert (Thyreohyoideus) werden, sodaß Kehldeckel und Zungenwurzel auf den Kehlkopfeingang gepreßt werden. Zur größeren Sicherung wird die Stimmritze geschlossen durch Aneinanderlegen der Stimmbänder (Mm. thyreoarytaenoidei und crico-arytaenoidei laterales). Ist der Verschluß gegen die Atemwege nicht vollständig, so tritt Mundinhalt in die Nasenhöhle oder den Kehlkopf, „Verschlückern". Durch Niesen und Husten (s. Reflexbewegungen) werden die Bestandteile herausgeschleudert.

Durch diesen ersten Schluckakt werden Flüssigkeiten in einem Akt bis an die Kardia gespritzt. Hierzu reicht sogar schon die kräftige Kontraktion der Mylohyoidei aus, die wie ein Spritzenstempel wirkt. Das Hinunterspritzen geht sehr schnell vor sich (in weniger als $^1/_{10}$ Sek.). Hieran schließen sich zur weiteren Hinabbeförderung fester Speisenteile Kontraktionen der Rachen- und Speiseröhrenwand. Sie erfolgen peristaltisch, d. h. so, daß am Schluß eine örtliche ringförmige Einschnürung auftritt, von Querschnitt zu Querschnitt fortschreitet und wellenförmig über den ganzen Oesophagus herunter abläuft. Diese fortschreitende Welle wird

nicht durch direkte Muskelleitung, sondern durch Innervation vom Zentrum aus bewirkt.

2. Innervation. Der M. mylohhyoideus wird vom R. crotaphitico-buccinatorius (3. Ast des Trigeminus) innerviert; der M. hyoglossus vom N. hypoglossus; M. levator palati mollis und palatopharyngeus vom R. palatinus des Facialis und vom R. pharyngeus N. vagi, die Mm. constrictores pharyngis und die Oesophagusmuskeln vom N. glossopharyngeus und vago-accessorius. Der Schluckakt ist ein Reflex. Sensible Bahnen sind die Gaumenäste des Trigeminus, vor allem aber der R. laryngeus sup. vagi. Das Zentrum liegt in der Medulla oblongata. Motorische Bahn s. oben.

II. Magenverdauung.

Bedeutung des Magens.

Der Magen hat erstens die Aufgabe, die aufgenommene Nahrung in einen Brei, den Chymus, zu verwandeln. Dies geschieht durch mechanische Einwirkung (Magenbewegungen) und durch die chemischen Wirkungen des Magensaftes, der Eiweiß verdaut, Milch zur Gerinnung bringt und Rohrzucker invertiert.

Zweitens dient der Magen als Vorratsraum, er gibt seinen Inhalt allmählich an den Darm ab. Dadurch kann die Nahrungsaufnahme auf einige wenige, aber umfangreiche Mahlzeiten am Tage beschränkt werden.

Drittens übt der Magen durch seinen Saft eine desinfizierende Wirkung auf die eingenommene Nahrung aus.

Nimmt man nur breiige, keimfreie Nahrung in kleinen Portionen zu sich, so wird dadurch die Tätigkeit des Magens überflüssig, denn die chemische Wirkung übt auch der Pankreassaft aus. Es kann der Magen ohne Nachteil ausgeschaltet werden, wie es bei der totalen Magenresektion geschieht.

Die Bewegungen des Magens.

Mechanik. Beim Übergang des Oesophagus in den

Magen verdickt sich eine Ringmuskelschicht zum Sphincter cardiacus.

Dieser ist tonisch kontrahiert und bildet den Verschluß des Magens nach dem Oesophagus hin; sein Tonus läßt nach, wenn eine gewisse Menge von Speisen vor der Kardia angelangt ist. Der vollständig entnervte (wie auch der aus dem Körper isolierte) Magen führt noch spontane Kontraktionen aus. Diese autochtonen Bewegungen sind von den in der Magenwand befindlichen Ganglienzellen bedingt.

Der Magen selbst zerfällt in den Fundus mit schwacher Muskulatur und das Antrum pylori oder den Pylorus mit sehr kräftiger Muskulatur; diese ist gegen den Fundus durch den Sphincter antri abgegrenzt, der sogar einen vollständigen Abschluß bewirken kann.

Die Bewegungen des Fundus sind nur schwach. Der Fundus dient hauptsächlich als Behälter für die Nahrung; die an der Schleimhaut liegenden Ingesta mischen sich mit dem Magensaft, während im Innern die Speisen lange Zeit verweilen können, ohne mit dem Magensaft in Berührung zu kommen. (Hier herrscht auch keine saure Reaktion, so daß die Speicheldiastase ihre Wirkung auch während des zweiten Stadiums der Magenverdauung [s. u.] entfalten kann.) Die Bewegungen des Pylorus sind sehr kräftig; hier wird der Mageninhalt mechanisch verändert, und hier findet auch eine kräftige Pepsinverdauung statt. Außerdem wird er durch diese Bewegungen in das Duodenum befördert.

I n n e r v a t i o n. Die Bewegungen des Magens sind abhängig vom N e r v e n s y s t e m. Es gibt motorische und hemmende Nervenfasern für den Magen, die im Vagus verlaufen, ob auch in den Nn. splanchnici, ist noch fraglich; ihre Zentren liegen in der Medulla oblongata. Man hat die Bahnen sogar bis zur Großhirnrinde verfolgt.

Erbrechen.

Als Erbrechen bezeichnet man die Zurückbeförderung des Mageninhaltes durch die eröffnete Kardia in die Speiseröhre und nach außen. Es kommt zustande durch die W i r k u n g d e r B a u c h p r e s s e, d. h. durch die gleichzeitige Wirkung der Bauchmuskeln und des Zwerchfells. Dazu kommen auch aktive Bewegungen des Magens, besonders am Pylorus, zum Verschluß

gegen den Darm; dadurch wird zugleich der Inhalt des Antrum Pylori in den Fundus vorgetrieben. Kleine Kinder erbrechen leichter, da ihr Fundus noch wenig entwickelt ist.

Das Erbrechen wird veranlaßt: reflektorisch bei Überfüllung des Magens; im allgemeinen durch Reizung der Schleimhaut des Darmtraktus von dem Rachen bis zum Dickdarm, von der Schleimhaut der Gallengänge, des Nierenbeckens und der Harnleiter, wie überhaupt vom ganzen Splanchnicus-Gebiet aus; psychisch vom Gehirn aus; schließlich durch gewisse Arzneimittel, „Brechmittel", die vom Magen aus reflektorisch (Tartarus stibiatus, Cuprum sulfuricum) oder ins Blut gebracht direkt (Apomorphin) auf das Brechzentrum in der Medulla oblongata wirken.

Verlauf der Magenverdauung.

Nur der tätige Magen sondert Magensaft ab; zugleich geht er unter lebhafter Rötung aus dem trägen Zustand der Nüchternheit in lebhafte Bewegung über.

Die Magenverdauung beginnt alsbald nach dem Eintritt der Speisen. Nach etwa 2 Stunden erreicht sie ihren Höhepunkt und nimmt dann wieder ab. Nach den Untersuchungen von Pawlow sind die Mengen des während der Verdauung abgesonderten Saftes den Mengen der Nahrung proportional und nach der Art der Nahrung soll sich auch die Zusammensetzung des Saftes ändern, wie dies auch beim Speichel beobachtet wurde. Die Dauer des Aufenthaltes der Speisen im Magen hängt ganz von ihrer Art ab, je nachdem sie in eine breiige Masse, den Chymus, übergeführt werden können. In ziemlich regelmässigen Intervallen öffnet sich der Pylorus, um kleinere Portionen von breiiger Beschaffenheit in den Dünndarm zu entleeren. Die für die Entleerung des Magens erforderliche Zeit wechselt demnach unter verschiedenen Verhältnissen. Im allgemeinen ist die Magenverdauung 3—5 Stunden nach der Mahlzeit beendet. Anfüllung des Duodeums bes. mit saurem und mit fettreichem Inhalt hemmt reflektorisch die Magenentleerung.

Über die Zeit, die zur Verdauung verschiedener Nahrungsmittel nötig ist, geben folgende Beobachtungen eine Übersicht:

Dauer der Magenverdauung nach Beobachtungen an einem Mann mit einer Magenfistel.

Reis	1	Stunde	
Schweinefüsse	1	„	
Forelle und Lachs	1	„	30 Minuten
Milch gekocht	2	Stunden	
Ochsenleber gebraten	2	„	
Rohe Eier	2	„	
Milch ungekocht	2	„	15 Minuten
Gesottene Bohnen	2	„	30 „
Kartoffeln geröstet	2	„	30 „
Austern	2	„	50 „
Ei leicht gekocht	3	„	
Beefsteak	3	„	
Kuchen	3	„	
Weizenbrot	3	„	
Harte Eier	3	„	30 Minuten
Kartoffeln gekocht	3	„	30 „
Hammelfleisch	3	„	45 „
Schweinefleisch geröstet	3	„	50 „
Zahmes Geflügel gekocht	4	„	
Kalbfleisch gebraten	4	„	
Rindfleisch gebraten	4	„	
Pökelfleisch	4	„	15 Minuten
Wilde Ente gebraten	4	„	30 „

Sekretion des Magensaftes.

Die Drüsen der Magenschleimhaut.

Der Magensaft ist das Sekret der schlauchförmigen Drüsen der Magenschleimhaut. Man unterscheidet 2 Arten:

1. Fundusdrüsen,

die im Fundus vorkommen, bestehen aus langem Schlauch und kurzem Ausführungsgang. Auf der Membrana propria sitzen

1. zylindrische, helle Zellen, die Hauptzellen oder adelomorphen Zellen; zwischen ihnen zerstreut

2. kugelige, große Zellen mit körnigem eiweißreichem Inhalt, die Belegzellen oder delomorphen Zellen; sie liegen der Membrana propria an und sind von Sekretkapillaren die in das Drüsenlumen münden, korbartig umgeben.

2. Pylorusdrüsen,

nur im Pylorusteil, mit langem Ausführungsgang und kurzem Drüsenschlauch, zeigen nur helle, zylindrische Zellen, Hauptzellen.

Da der abgetrennte Fundus einen Lab-, Pepsin- und Salzsäure haltenden Saft, der abgetrennte Pylorus ein zähes, alkalisches, Lab- und Pepsinhaltiges Sekret liefert, so nimmt man an,

daß die Hauptzellen, die am Pylorus allein vorkommen, Lab und Pepsin absondern,

während die Belegzellen, die sich nur in den Fundusdrüsen finden, Säure bilden.

Mechanismus der Sekretion.

Während der Verdauung zeigen die sezernierenden Zellen bestimmte Veränderungen analog denen in den Speicheldrüsen.

Die Zylinderzellen sind während des Hungerns stark körnig, werden bei der Verdauung heller, besonders gegen die Basis zu und kleiner; die Belegzellen schwellen an.

Die Bildung der eigentümlichen Fermente (Pepsin, Labferment), sowie der Säure aus dem alkalischen Blut spricht auch hier wieder für eine spezifische Tätigkeit der Drüsenzellen.

Die Salzsäure entsteht aus den Chloriden, die das Blut liefert; wie, ist noch unbekannt. Die saure Reaktion beschränkt sich nur auf die Oberfläche der Schleimhaut, die unteren Schichten reagieren neutral oder sogar alkalisch (gegen Lackmus).

Im nüchternen Zustand wird kein Magensaft abgesondert, die grau erscheinende Schleimhaut ist mit einer dünnen Lage schwach alkalischen, zähen Schleims überzogen, der von der schleimigen Umwandlung des Oberflächenepithels herrührt. Während der Verdauung wird die Schleimabsonderung gesteigert, besonders bei Pflanzenfressern.

Man gewinnt den natürlichen Magensaft durch Anlegung einer Magenfistel oder eines sogenannten „kleinen Magens“ (Magenblindsack) nach Pawlow.

Innervation.

Die Sekretion des Magensaftes wird eingeleitet, wenn ein Bissen geschluckt ist, auch wenn er nicht in den Magen gelangt. („Scheinfütterung".) Diese Sekretion wird vermittelt durch den N. vagus, der zentrifugale sekretorische Fasern enthält, Durchschneidung des Vagus hebt sie auf. Hervorgerufen wird sie durch psychische Reize von Seiten des Geruchs, Geschmacks, Gesichts, durch die Vorstellung des Schmackhaften, („Appetitsaft", „psychischer Magensaft").

Die so eingeleitete Sekretion wird durch chemische Reize weiter unterhalten, wenn die Speisen in den Magen selbst gelangen. So wirken besonders Wasser und gewisse Extraktivstoffe (Fleischextrakt) anregend, Fette sollen hemmend wirken. Die Sekretion auf chemische Reizung der Magenschleimhaut findet auch nach Durchschneidung der Nn. vagi statt.

Chemie der Magenverdauung.

I. Stadium der Magenverdauung. Der in den Magen gelangte Speisebrei unterliegt zunächst noch weiter der amylolytischen Wirkung des Speichels.

Indem aber zugleich die Sekretion des Magensaftes beginnt, wird durch den zunehmenden Säuregehalt das diastatische Ferment unwirksam, etwa nach ½ Stunde.

II. Stadium der Magenverdauung. Der Speisebrei unterliegt der Einwirkung des Magensaftes.

Der Magensaft ist eine klare, farblose, sauer reagierende Flüssigkeit; spez. Gewicht etwa 1.005; er enthält bis zu 2 pCt. feste Stoffe. Neben anorganischen Salzen, besonders Chloriden, finden sich drei charakteristische Bestandteile; Salzsäure, Pepsin, Labferment (wahrscheinlich auch ein fettspaltendes Ferment, Lipase).

Der Magensaft invertiert Rohrzucker (durch seine freie Säure), verdaut Eiweiß, Leim, bringt Milch zum Gerinnen (und spaltet wahrscheinlich emulgiertes Fett in Fettsäure und Glyzerin).

1. Freie Salzsäure.

Ihr Gehalt beträgt etwa 0.05—0.3 pCt. beim Menschen, beim Hund 0.5—0.6 pCt. Sie gibt mit Methylviolettlösung blaue,

mit Tropaeolinlösung burgunderrote bis braunrote, mit Kongorot blaue Färbung.

2. Pepsin.

Es ist ein eiweißähnliches Ferment, ein nicht dialysierender, d. h. tierische Häute nicht durchsetzender Körper. Es ist in der Magenschleimhaut in einer Vorstufe vorhanden, Pepsinogen; dieses kann durch Zusatz von Salzsäure in Pepsin übergeführt werden. Pepsin wirkt energisch auf das Eiweiß, aber nur bei Gegenwart freier Säure in einer Konzentration, wie sie etwa im Magensaft vorhanden ist. Man gewinnt es zu Verdauungsversuchen, indem man es mit Glyzerin aus der Magenschleimhaut extrahiert; mit dem Extrakt kann man künstliche Verdauungsversuche anstellen.

Wie alle Fermente, hat es ein Temperaturoptimum seiner Wirksamkeit (35°—40°) und wirkt schon in geringsten Mengen.

Die Pepsinwirkung besteht darin, daß das Eiweiß unter hydrolytischer Spaltung in Peptone (leicht dialysierende, nicht mehr gerinnbare Eiweißkörper) übergeführt, peptonisiert wird, wobei als Zwischenstufen Acidalbuminat (Syntonin) und Albumosen entstehen. Wie bei der Verzuckerung der Stärke, werden also sehr komplizierte Moleküle unter fortschreitender Aufnahme der Elemente des Wassers in einfachere Moleküle übergeführt. Die Peptone geben noch die Biuretreaktion (mit roter Farbe).

Vorstufen des Peptons sind:

Acidal uminat (Syntonin) fällt durch Neutralisieren aus;

Albumosen (Propeptone) zeigen die ihnen allein zukommende Eigenschaft, daß ihre durch wenig Salpetersäure bewirkte Fällung sich beim Erwärmen unter Gelbfärbung (Xanthoproteïn) löst und beim Erkalten wieder erscheint. Verschiedene Eiweiße geben auch verschiedene Albumosen, die man unter dem Namen Proteosen zusammenfaßt. Von den Peptonen speziell unterscheiden sie sich dadurch, daß sie durch Sättigen mit Ammonsulfat gefällt werden, jene nicht.

In welchem Umfang die Proteïne im Magen vollständig in Peptone übergeführt werden, ist noch fraglich. Der Abbau des Eiweißes scheint im Magen nicht bis zu den letzten Abbauprodukten (den Aminosäuren) zu gehen.

Die pflanzlichen Proteïne liefern in gleicher Weise Proteosen.

Die Proteïde werden im Magen erst in ihre Komponenten zerlegt, das entstehende Proteïn unterliegt der Einwirkung des Pepsins und der Salzsäure, wie die gewöhnlichen Proteïne.

Die leimgebende Substanz des Bindegewebes, des Knochens und des Knorpels wird erst in Leim übergeführt, dann in proteosenähnliche Körper „Leimpepton". Diese werden sehr leicht gelöst, was sehr wichtig ist, da zum Collagen die Substanzen gehören, die die tierischen Bestandteile der Nahrung zusammenhalten. Elastin wird sehr schwer verdaut.

Die Überführung der Eiweißkörper in Peptone gelingt zwar auch durch die Salzsäure allein, aber nur in stärkerer Konzentration und bei höherer Temperatur (70° und darüber) oder nach vielstündiger Einwirkung; ferner selbst ohne Salzsäure nur durch anhaltendes Kochen mit Wasser oder Erhitzen mit Wasser unter höherem Druck. Das Pepsin vereinfacht und verkürzt aber die Peptonisierung. Pepsin allein kann Eiweiß in keinem Falle spalten. Säure- und Pepsingehalt müssen in einem bestimmten Verhältnis stehen; Abweichungen davon schwächen die verdauende Wirkung.

Wie das Pepsin in Verbindung mit freier Salzsäure wirkt, ist noch strittig; sicher ist, daß die Salzsäure durch andere Säuren ersetzt werden kann, doch müssen sie alle in stärkerer Konzentration angewandt werden.

Die Pepsinverdauung besteht also darin, daß die hoch zusammengesetzten und wasserunlöslichen Eiweißkörper in kürzester Zeit aufgespalten und in einfachere in Wasser leicht lösliche und durch tierische Membranen diffusible Substanzen übergeführt werden.

3. Labferment.

Seine Vorstufe, das „Labzymogen", kann durch Wasser aus der Magenschleimhaut ausgezogen und durch Säurezusatz in Lab übergeführt werden. Das Labferment wirkt auch bei neutraler und schwach alkalischer Reaktion; Gegenwart von geringen Mengen freier Säuren wirkt jedoch fördernd. Es bringt schon

in sehr geringer Menge die Milch zum Gerinnen (Labgerinnung im Gegensatz zur sauren Gerinnung, s. Milch), indem es aus deren löslichen Nukleoalbumin, dem Kaseïn (s. S. 47), das unlösliche Parakaseïn abspaltet, das sich mit den Kalksalzen der Milch verbindet. Das so entstandene Gerinnsel unterliegt dann der Pepsinverdauung; so entstehen Syntonin, Kaseose, Pepton. Anwesenheit von Säure, wie im Magensaft, begünstigt die Labgerinnung (s. o.).

Zusammenfassung über die Wirkungen des Magensaftes.

Die Eiweisstoffe werden in Peptone verwandelt.

Auf die wasserlöslichen Kohlehydrate wirkt der Magensaft einfach lösend. Stärkekleister wird durch die Säure in lösliche Stärke übergeführt, Rohrzucker wird invertiert. Die Milchsäure, die man meist im Magensaft findet, entsteht aus Kohlehydraten durch Gärung unter Mitwirkung von Bakterien.

Emulgiertes Fett wird durch Magensteapsin gespalten.

Salze werden im Magen gelöst, kohlensaure unter Freiwerden der CO_2. Auf diese Weise wird die Erde der Knochen gelöst, dann wird ihre leimgebende Grundlage angegriffen. Die CO_2 und die verschluckte Luft bilden die Magengase, die durch Aufstoßen, Ructus, entleert werden. Stärkere Entwicklung von Gasen ist ein Zeichen abnormer Gärungsvorgänge.

Keine Wirkung übt der Magensaft aus auf Horngewebe, elastische Membranen und Cellulose.

Neben der verdauenden Wirkung hat der Magensaft auch eine wichtige Bedeutung als Antiseptikum und Desinfiziens, bedingt durch seinen Salzsäuregehalt. In der Tat werden Cholera- und Fäulnisbakterien vom Magensaft abgetötet. Auch die Milchsäure-, Buttersäure- und Essigsäuregärung werden bei Gegenwart der Salzsäure verhindert, doch die Milchsäuregärung nicht vollständig. Da im Darm auch noch zahlreiche Bakterien vorkommen, die für die Verdauung daselbst eine wichtige Rolle spielen, so scheint die bakterizide Wirkung des Magensaftes nur eine bedingte zu sein.

Selbstverdauung des Magens.

Warum greift der Magensaft nicht auch die Magenwand an?

Daß das „lebende" Gewebe überhaupt vor der Einwirkung des Magensaftes nicht geschützt ist, wird dadurch bewiesen, daß ein lebender Froschschenkel, durch eine Fistel in einen Hundemagen gebracht, verdaut wird. Man hat angegeben, daß der Schutz gegen die Selbstverdauung auf der Alkaleszenz des ständig zirkulierenden Blutes beruhe. Wird ein Blutgefäß der Magenwand unterbunden oder verstopft, so tritt (wie beim Magengeschwür) in dem betreffenden Gebiet Selbstverdauung ein. Dies geschieht auch nach dem Tode wenn sich zur Zeit des Todes Magensaft im Magen befindet und kann zur Ruptur der Magenwandung führen. Die die Oberfläche der Magenschleimhaut überziehende alkalische Schleimschicht bildet ebenfalls einen Schutz gegen die verdauende Wirkung des Pepsins. Es scheint aber, daß die lebenden Epithelzellen gegen die Wirkung von ihnen selbst produzierten Enzyme geschützt sind.

Magenverdauung der Haustiere.

Die Magenverdauung zeigt bei den Säugetieren sehr wesentliche Verschiedenheiten, die schon in der Form des Magens begründet sind. Man hat zwei Hauptformen zu unterscheiden, den einfachen Magen und den vielfachen Magen, der am weitesten bei den Wiederkäuern ausgebildet ist.

Einfachen Magen haben die Fleischfresser,
die Nager,
die Einhufer.

Eine Übergangsform stellt der Magen der Schweine dar.

Mehrfachen Magen haben die Wiederkäuer.

Magen des Pferdes. Beim Pferde ist der Magen verhältnismässig klein, er vermag eine Futterration mit dem hinzutretenden Speichel nicht zu fassen, sodass ein Teil jeder Mahlzeit sogleich in den Darm übergeht.

Er teilt sich in den Fundus oder Schlundsack, mit glattem Plattenepithel, und den eigentlichen, mit Drüsen versehenen Magen.

Wegen der Enge der Cardia und der Form des Magens wird Erbrechen beim Pferde fast nie beobachtet.

Zusammensetzung des Magensaftes und seine Wirkung sind ähnlich wie beim Menschen.

Es ist hier zu bemerken, daß der Dickdarm des Pferdes in gewisser Beziehung dem Pansen der Wiederkäuer entspricht (s. unten).

Magen des Schweines. Der Magen des Schweines ist durch vorspringende Schleimhautfalten in drei Teile geschieden, die als Vormagen, eigentlicher Magen, und Pylorusteil bezeichnet werden können.

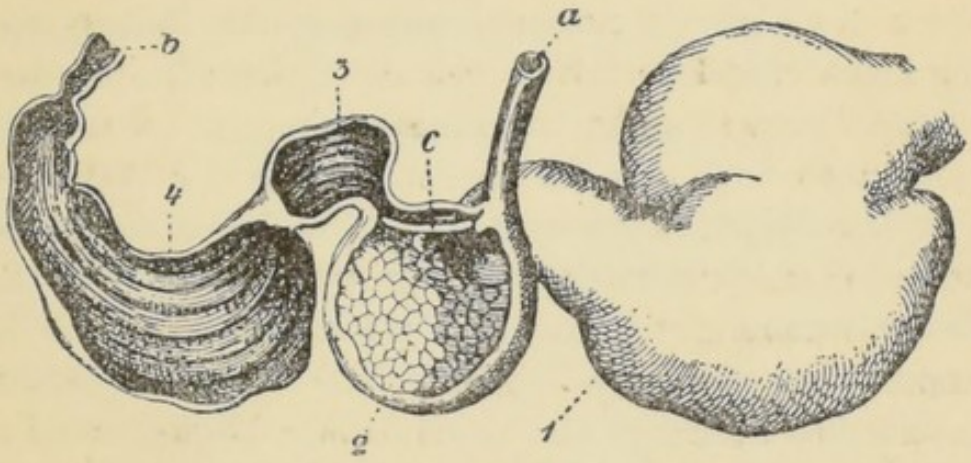


Fig. 1. Magen des Schafes (aus Lennis-Ludwig) a Speiseröhre, b Dünndarm, c Klappe, welche die Speise aus der Speiseröhre direkt in den zweiten Hauptabschnitt des Magens überleitet. 1 Pansen, Rumen, 2 Netzmagen, Reticulum, 3 Blättermagen, Omasus, Psalterium, 4 Labmagen, Abomasus.

Wiederkäuermagen. Der Wiederkäuermagen zerfällt in vier einzeln ausgebildete Organe mit verschiedener Verrichtung.

1. Pansen, (Rumen),
2. Haube, Netzmagen (Reticulum),
3. Psalter, Blättermagen (Psalterium),
4. Labmagen (Abomasus).

Der Pansen ist der grösste dieser Mägen, in einen rechten und linken Sack geteilt. Er fasst beim Rinde an 100 l. Seine Innenfläche ist mit hornharten Zotten besetzt. Die aufgenommene Nahrung sammelt sich im Pansen, aus dem durch eine antiperistaltische Bewegung „Rejektion“ zum Zweck des Wiederkauens einzelne kleinere Mengen wieder in die Mundhöhle hinaufbefördert werden.

Die Rejektion ist ähnlich wie das Schlucken ein von der Willkür des Tieres abhängiger Vorgang, der, wenn er einmal eingeleitet ist, reflektorisch abläuft.

Außer diesem Zwecke als blosser Behälter bereitet der Pansen auch seinen Inhalt durch die in ihm herrschenden Gärungs- und Fäulnisprozesse für die nachfolgende Verdauung vor.

Insbesondere unterliegt im Wiederkäuermagen auch die Cellulose, die für andere Tiere unverdaulich ist, der Gährung. Bezeichnend hierfür ist die Entwicklung reichlicher Mengen von Grubengas, Methan.

Der Netzmagen ist so zwischen dem Pansen und dem Blättermagen eingelagert, daß sich die Speiseröhre an der Vereinigungsstelle von Pansen und Netzmagen öffnet, und indem sie als sogenannte Schlundrinne offen an der Wand entlang zieht, in den Blättermagen mündet. Je nachdem die Lippen der Schlundrinne sich zusammenschliessen oder öffnen, wird die eingeführte Nahrung gleich bis in den Blättermagen oder in den Netzmagen oder den Pansen geleitet. Die frisch aufgenommene, wenig zerkaute Nahrung wird durch diesen Mechanismus in den Pansen befördert. Im Netzmagen findet sich immer nur ein feinerer Brei. Die ganz fein zerriebenen, wiedergekauten Stoffe können durch die geschlossene Schlundrinne bis in den Blättermagen gelangen.

Der Blättermagen, dessen Innenfläche hohe Falten zeigt, die wie die Blätter eines Buches aneinander liegen, entzieht dem wässerigen Speisebrei den grössten Teil seines Wassers. Die Schleimhaut ist mit hornigen Papillen besetzt, die die festen Bestandteile vollends zerreiben.

Im Labmagen endlich vollzieht sich die Einwirkung des Magensaftes auf die so vorbereitete Nahrung in ähnlicher Weise, wie im einfachen Magen der anderen Tiere.

III. Die Darmverdauung.

Auf den aus dem Magen in den Darm übergeführten Speisebrei wirken daselbst ein:

1. Die Galle. 2. Der Pankreassaft, die gemeinsam ins Duodenum eintreten. 3. Der Darmsaft, der von den Drüsen der gesamten Darmschleimhaut abgesondert wird.

Außer diesen chemischen Einwirkungen wirkt der Darm mechanisch auf seinen Inhalt ein, indem er ihn fortbewegt und dadurch zugleich mit den Verdauungssäften vermengt.

1. Die Galle.

Die Galle ist ein Sekret der Leber. Ihre spezifischen Bestandteile werden von den Leberzellen selbst gebildet, sie finden sich nirgends sonst im Körper. (Weitere Funktionen der Leber siehe im Abschnitt über Drüsentätigkeit.) 177

Die Gallensekretion

findet im Gegensatz zur Speichel- und Magensaftsekretion b e s t ä n d i g statt[1]); doch ist sie unmittelbar nach der Nahrungsaufnahme vermehrt und erreicht etwa 3—5 Stunden später ihren Höhewert; ein zweites Maximum tritt noch einige Stunden später auf. Die Vermehrung der Sekretion bei der Verdauung beruht wahrscheinlich darauf, daß Bestandteile der in den Darm abgeschiedenen Galle wieder resorbiert werden. Indem solche Bestandteile in die Leber gelangen, regen sie diese zu stärkerer Tätigkeit an. Reichliche Fleischkost und noch mehr ausschließliche Fettkost vermehren ebenfalls die Sekretion. Der Eintritt von Fett ins Duodenum soll der normale Erreger der Gallensekretion sein.

Im ganzen wird in 24 Stunden von einem Erwachsenen über ½ Liter Galle ausgeschieden.

Von den Blutgefäßen ist bei der Sekretion in erster Linie die Pfortader beteiligt.

Sekretionsnerven hat man bisher noch nicht nachweisen können. Psychische Einwirkung findet nicht statt.

Der Druck,

unter dem die Galle abgesondert wird, ist, im Gegensatz zur Speichelsekretion, sehr gering (15 mm Hg, nach neueren Untersuchungen sogar nur 6 mm Hg). Von Einfluß auf die Sekretion ist der Blutstrom der Pfortader. Je größer seine Geschwindigkeit ist, eine je reichlichere Menge Blut mit den Leberzellen in der Zeiteinheit in Berührung kommt und ihnen Bildungsmaterial zuführt, um so stärker ist auch die Gallensekretion. Sinkt der

[1]) Das hängt damit zusammen, dass die Galle nicht bloß eine „Verdauungsflüssigkeit" ist, sondern daß sie auch gewisse Abfallsprodukte des Stoffwechsels ausscheidet.

allgemeine Blutdruck, so nimmt auch die Gallensekretion ab; es steigt dann aber ihr prozentischer Gehalt an festen Bestandteilen.

Der Austritt der Galle.

Die Galle sammelt sich aus den Kapillaren in den Ductus biliferi, die sich zum Ductus hepaticus vereinigen; dieser tritt mit dem Ausführungsgang der Gallenblase, dem Ductus cysticus, zum Ductus choledochus zusammen. Der letztere senkt sich in die Pars descendens Duodeni ein, verläuft etwa $1\frac{1}{2}$ cm in der Wandung zwischen Muscularis und Schleimhaut und mündet dann zusammen mit dem Ductus pancreaticus in das Darmlumen ein mittels einer ampullenförmigen Erweiterung (Diverticulum Vateri), die durch einen Schleimhauthöcker gedeckt ist. An der Einmündungsstelle besitzt der Ductus choledochus noch einen Sphincter. Durch ihn und infolge der schiefen Art der Einmündung, wodurch die innere Öffnung höher liegt als die äußere Eintrittstelle, wird bewirkt, daß bei Kontraktionen und Bewegungen des Duodenum kein Darminhalt in den Ausführungsgang eintreten kann. Der Sekretionsdruck, unterstützt von den glatten Muskeln der Gallenblase und der Gallengänge, die vom N. splanchnicus innerviert werden, ermöglicht aber den Austritt der Galle.

Wird indessen durch ein Hindernis die Entleerung und der Abfluß der Galle unmöglich gemacht, so tritt die sezernierte Galle infolge des Sekretionsdruckes anstatt in die Gallenkapillaren in die Anfänge der Lymphgefäße über und gelangt ins Blut und die Gewebe (Ikterus, Gelbsucht); sie wird dann durch den Harn ausgeschieden. Die gallensauren Salze rufen, teils durch direkte Wirkung auf die Herzmuskulatur, teils durch reflektorische Erregung der Vagusendigungen, Pulsverlangsamung hervor.

In der Nüchternheit wird die Galle nicht in den Darm abgeschieden, sondern sie gelangt vom Ductus hepaticus durch den Ductus cysticus in die Gallenblase und sammelt sich hier.

Die Gallenblase ist also ein Sammelgefäß für die Galle; zugleich wird sie hier durch Wasseraufsaugung konzentrierter und erhält den von der Blasenschleimhaut ge-

lieferten alkalisch reagierenden Schleim beigemischt. Hier kommt es bisweilen zur Bildung fester Bestandteile, Gallensteine, die aus Bilirubinkalk oder aus Cholesterin bestehen. Manche Tiere, unter andern Pferde und Tauben haben keine Gallenblase.

Chemie der Galle.

Die Galle ist eine klare, fadenziehende Flüssigkeit von goldgelber bis gelbbrauner Farbe, von bitterem Geschmack und moschusähnlichem Geruch; Reaktion gegen Lackmus neutral bis schwach alkalisch, Spez. Gewicht 1.020 bis 1.030. Die Menge der Galle beträgt beim Menschen pro Tag 500—1100 ccm.

1. Die **spezifischen Bestandteile** sind:

I. Gallensäuren.

Sie kommen vorwiegend als Natronsalze vor. Es sind:

a) die Glykocholsäure = Glykokoll + Cholalsäure;

b) die Taurocholsäure = Taurin (Aminoaethylsulfosäure $NH_2 \cdot C_2H_4 \cdot SO_3H$) + Cholalsäure.

Die beiden Säuren sind gepaarte „Säuren", d. h. jede ist unter Wasserabspaltung aus 2 Säuren vereinigt, aus einer stickstofffreien, die in beiden vorkommt, der Cholalsäure, auch Cholsäure genannt, und aus einer stickstoffhaltigen, einer Aminosäure, Glykokoll und Taurin, die beide als Abbauprodukte der Eiweißkörper (das Taurin indirekt aus dem Cystin) sich bilden. Taurin ist bemerkenswert durch seinen Schwefelgehalt.

Die Gallensäuren sind löslich in Wasser und Alkohol, drehen die Polarisationsebene nach rechts, geben mit Rohrzucker und konzentrierter Schwefelsäure eine purpurrote Färbung (Pettenkofersche Probe). Die Taurocholsäure findet sich hauptsächlich bei Menschen, Karnivoren, Vögeln, Schlangen, Fischen, Schaf und Ziege, die Glykocholsäure bei Mensch, Rind und anderen Haustieren. Beim Schwein findet sich eine Hyocholalsäure (mit Glykokoll gepaart), beim Menschen noch die Choleïnsäure und die Fellinsäure.

Im Darm werden die gallensauren Salze in ihre Paarlinge zerlegt, zum Teil resorbiert, zum Teil (die Cholalsäure als Dyslysin) mit den Faeces ausgeschieden.

II. Gallenfarbstoffe.

a) Bilirubin, der wichtigste, ist rotgelb, ist unlöslich in Wasser, Alkohol, Äther, löslich in Alkalien, wird in der Galle durch die Alkalisalze der Gallensäure in Lösung erhalten.

b) Biliverdin, bei Herbivoren, ist ein Oxydationsprodukt des vorigen.

Die Gallenfarbstoffe lassen sich nachweisen durch die Gmelin'sche Reaktion. Setzt man zu einer gallenfarbstoffhaltigen Lösung Salpetersäure, die etwas salpetrige Säure enthält, so entstehen an der Berührungsfläche beider Flüssigkeiten farbige Ringe, von unten nach oben: rot, violett, blau, grün. Es sind dies nichts anderes als fortschreitende Oxydationsstufen des Bilirubins.

Die Gallenfarbstoffe entstehen in der Leber aus dem Hämatin der dort zerfallenden roten Blutkörperchen unter Abspaltung des Eisens. Das Hämatoidin der Blutextravasate steht dem Bilirubin sehr nahe und ist damit vielleicht identisch.

2. **Weitere Bestandteile** sind **Cholesterin** (s. S. 18), **Lecithin**, **Mucin**, Fette, Harnstoff, diastatisches und proteolytisches Ferment und anorganische **Salze**: neben Chlornatrium vorwiegend Phosphate und etwas Eisen (aus dem Hämatin der roten Blutkörperchen).

Bedeutung der Galle.

Auf die Eiweißstoffe wirkt die Galle gar nicht ein.

Auf Stärkekleister hat sie eine mäßige diastatische Wirkung, die aber gegenüber der des Pankreas gar nicht in Betracht kommt.

Dagegen befördert die Galle die Fettverdauung:

1. Sie vermag, vermöge ihres Gehaltes an gallensauren Salzen, freie Fettsäuren aufzulösen. Sie führt die durch den Pankreassaft aus den Fetten gespaltenen Fettsäuren durch ihre Alkalien in wasserlösliche Seifen über, ferner emulgiert sie selbst vermöge ihres Sodagehaltes Fette.

2. Sie begünstigt die fettspaltende Wirkung des Pankreassaftes beträchtlich (um das 2—3 fache).

Die Wichtigkeit der Galle für die Fettverdauung geht daraus hervor, daß, wenn ihre Zufuhr behindert ist (Ikterus oder Gallenfistel), der Kot sehr fettreich ist, also weniger Fett resorbiert wird.

Außerdem kommt der Galle noch die Bedeutung zu:

Sie wirkt durch ihre Alkaleszenz mit zur Neutralisation der freien Salzsäure des Magens, und dadurch begünstigt sie die Wirkung des Trypsins auf Eiweiß, die in einem alkalischen Gemisch energischer und umfangreicher vor sich geht.

Schließlich regt sie die Peristaltik an. Daß die Faeces bei Abschluß der Galle einen viel stärkeren Fäulnisgeruch annehmen, beruht wohl weniger auf dem Ausbleiben einer direkten antiseptischen Wirkung der Galle, als vielmehr darauf, daß sie infolge der verringerten Peristaltik länger im Darme verweilen, also Fäulnisprozessen mehr ausgesetzt sind.

Die Gallenfarbstoffe geben den Faeces ihre dunkle Farbe; bei Ikterus oder Gallenfistel erscheinen die Faeces grau, lehmartig.

2. Der Pankreassaft.

Bau und Tätigkeit des Pankreas.

Die Bauchspeicheldrüse, das Pankreas, ist eine zusammengesetzte tubulöse Drüse. Die Ausführungsgänge der einzelnen Drüsenläppchen gehen sämtlich in den gemeinsamen in der Längsachse des Organs verlaufenden Ausführungs-



1 2 3

Fig. 2.
Veränderungen der Pankreaszellen in verschiedenen Stadien der Tätigkeit: — 2 im ersten Stadium der Verdauung, — 3 im zweiten Stadium, — 1 im Hungerzustande.

gang über, den Ductus pancreaticus Wirsungianus, der mit dem Ductus choledochus zusammen ins Duodeum mündet.

Die Drüsenläppchen enthalten ein niedriges Zylinderepithel, welches an der dem Lumen zugewandten Seite,

der Innenzone, mit stark lichtbrechenden Körnchen erfüllt ist, während die Außenzone eine feine Streifung zeigt. Während der Tätigkeit verschwinden die Körnchen, die Innenzone wird hell, in sie hinein erstreckt sich die jetzt deutlicher hervortretende Streifung der Außenzone, welche dadurch breiter erscheint. In der Ruhe stellt sich wieder die körnige Innenzone her (s. Fig. 2). Im Hungerzustand sieht die Drüse blaßgrau aus, im Beginn der Verdauung färbt sie sich lebhaft rosa; dann erscheint, wie bei der Tätigkeit der Speicheldrüsen, sogar das Blut in den Venen hellrot.

Die Sekretion findet bei den Herbivoren kontinuierlich, bei den Karnivoren intermittierend, nur zurzeit der Verdauung statt. Dann sind es besonders Säuren (wie auch Magensaft) und Fett, die von der Magen- und Duodenalschleimhaut her die Sekretion anregen, entweder reflektorisch oder dadurch, daß aus der Duodenalschleimhaut ein Stoff „Sekretin" (frei gemacht aus einer Vorstufe „Prosekretin") abgeschieden wird, der ins Blut gelangt und im Pankreas die Sekretion hervorruft. Der normale Pankreassaft läßt sich von Hunden gewinnen, denen man eine permanente Fistel durch Einheilen der Darmmündungsstelle des Ausführungsganges auf die äußere Bauchhaut anlegt. Die abgeschiedene Menge wird verschieden angegeben, sie soll beim Menschen ca. 150 ccm pro 24 Std. betragen.

Innervation: Sekretorische Nerven für das Pankreas neben sekretionshemmenden und gefäßverengenden sind im Vagus und Splanchnicus nachgewiesen.

Der Sekretionsdruck ist wenig höher als der der Galle.

Chemie des Pankreassaftes.

Der Pankreassaft ist eine dickflüssige, farblose, geruchlose Flüssigkeit von stark alkalischer Reaktion (infolge des Gehaltes an Natriumkarbonat), die in der Kälte gallertig erstarrt.

Bestandteile sind: Sehr reichlich Eiweiß, Fett, anorganische Salze und schließlich als wichtigste: drei auf bestimmte Nahrungsstoffe wirkende Enzyme: ein amylolytisches, dem Ptyalin ähnliches, ferner das Trypsin und das Steapsin.

Nach den Angaben von Pawlow ist die Menge der Fermente der Menge und Art der jeweiligen Nahrung angepaßt.

Wirkung des Pankreassaftes.

1. **Die Pankreasdiastase** wirkt auf die Kohlehydrate, wie das Ptyalin des Speichels, nur energischer: gequollene Stärke wird in Dextrin, Maltose und Traubenzucker übergeführt; letzterer wird (erst aus der Maltose, wahrscheinlich durch ein besonderes Enzym, die Maltase) in reicherem Maße gebildet, als bei der Ptyalinspaltung. Selbst rohes Stärkemehl wird von der Pankreasdiastase verdaut. Zutritt von Galle soll die Wirkung fördern.

2. **Das Trypsin** zerlegt ~~auf~~ die Eiweißkörper der Nahrung. Es wirkt im Gegensatz zum Pepsin, in alkalischer Lösung am stärksten.

Hierbei entstehen aus den Proteïnen Albumosen, dann Peptone, die in eine Reihe von Aminosäuren, Leucin, Tyrosin, Asparaginsäure, Glutaminsäure u. s. w., gespalten werden. Ein Teil der Peptone (Antipeptone) widersteht jedoch der weiteren Aufspaltung durch Trypsin.

Ferner löst Trypsin Leim und führt ihn in Leimpeptone über, außerdem die elastische Substanz und strukturlose Membranen.

Die Wirksamkeit des Trypsins wird in schwach saurer Lösung (0.02—0.01%) gehemmt, durch 0.1—0.3% HCl ganz aufgehoben. Am wirksamsten ist Trypsin in einer 3—4%igen Sodalösung; das Trypsin wird auch von Pepsin verdaut. Daß nun trotzdem das Trypsin im Darm zur Wirkung kommt, beruht darauf, daß die freie Salzsäure, die zur Wirkung des Pepsins nötig ist, sofern sie nicht bei der Peptonisierung schon verbraucht ist, durch Pankreassaft, Galle und Darmsaft neutralisiert wird.

Das Trypsin wird bei der Verdauung in einer Vorstufe, dem Trypsinogen, abgeschieden; dies ruft im Darm die Absonderung einer Substanz, der „Enterokinase", hervor, die nun erst das wirksame Trypsin aus seiner Vorstufe frei macht. Das durch Glyzerin aus der frischen Drüse extrahierte Trypsinogen kann durch Sauerstoffzufuhr ebenfalls in Trypsin verwandelt werden. Durch längeres Liegenlassen der Drüse an der Luft oder durch

Behandeln mit sehr dünner Essigsäure kann das vorhandene Trypsinogen ebenfalls aktiviert werden.

3. **Das Steapsin und die Fettverdaunng.** Der Pankreassaft wirkt auf die Nahrungsfette in doppelter Weise:

1. indem er sie, sofern sie schon freie Fettsäuren enthalten, infolge seiner Alkaleszenz emulgiert;

2. indem das Steapsin die Fette zum Teil in ihre Komponenten, Fettsäuren und Glyzerin spaltet. Dann tritt wieder die erste Wirkung ein, sie werden emulgiert. Die Fettsäuren verbinden sich mit dem vorhandenen Alkali zu Seifen.

Freie Fettsäure enthaltendes „ranziges" Fett, in eine schwache Sodalösung gebracht, wird spontan, ohne jede mechanische Einwirkung emulgiert.

Die Bedeutung dieser Einwirkung des Pankreassaftes liegt nun darin, daß die Seifen, als im Wasser löslich, resorbiert werden können, und das als Emulsion fein verteilte Fett von dem Zottenepithel aufgenommen werden kann.

Auch die Galle liefert mit ranzigem Fett eine Emulsion infolge ihres Gehaltes an gallensauren Alkalien und Seifen; sie unterstützt wesentlich die Wirkung des Steapsins.

Außerdem steht das Pankreas mit dem Kohlehydratstoffwechsel in Beziehung. Bei Entfernung der ganzen Drüse tritt Glukosurie — Ausscheidung von Zucker im Harn — auf. Hierüber siehe auch unter Drüsentätigkeit.

3. Die mechanische Tätigkeit des Darms.

Die Länge des Darmkanals verhält sich zur Körperlänge (der Vergleichung halber gemessen von der Nase bis zum After)

beim Menschen	9 : 1,
bei der Katze (Karnivoren)	4 : 1,
beim Rind (Herbivoren)	20 : 1.

Ähnlich verschieden verhält sich die Kapazität des Darmkanals. Diese Zahlen werden verständlich, wenn man bedenkt, daß die cellulosereiche Nahrung der Herbivoren nur sehr schwer verdaulich ist, ja, daß die Cellulose selbst, um verdaulich zu werden, der Fäulnis unterliegen, also lange im Darmkanal verweilen muß. Nicht alle Herbivoren verhalten sich gleich.

Bei den Wiederkäuern übernimmt der Magen den größten Teil der Verdauungsarbeit, bei den Einhufern und Nagern größtenteils der Darm, hauptsächlich der Blinddarm. Der Dickdarm (und der Blinddarm) ersetzen bei diesen Tieren die Vormägen der Wiederkäuer.

Die Peristaltik. Während der Verdauung treten am Darm, besonders am Dünndarm, wie beim Schlucken an der Speiseröhre peristaltische Bewegungen der glatten Muskulatur der Darmwand auf, die, vom Magen zum After verlaufend, den Inhalt in dieser Richtung vorwärts schieben und ihn dabei ausgiebig mit den Säften des Darmkanals mischen. Dabei verschieben sich auch einzelne Darmschlingen zueinander. Außerdem unterscheidet man die sogenannten Pendelbewegungen, periodische örtliche Kontraktionen, etwa 8—20 mal per Min. und langsamere Kontraktionen, die größere Strecken ergreifen.

Innervation. Da auch herausgeschnittene Darmstücke noch peristaltische Bewegungen zeigen, so muß deren Ursache in der Darmwand liegen. Man hat die großen Ganglienhaufen (Auerbach'sche, Meißner'sche Plexus) damit in Beziehung gebracht. Doch ist die Peristaltik auch abhängig von Nerven, die von außen zutreten. Reizung des Vagus vermehrt die Peristaltik, Reizung des Splanchnicus hemmt sie. Doch soll auch der Vagus hemmende und der Splanchnicus motorische Fasern enthalten. Die Pendelbewegungen sollen rein myogenen Ursprunges sein. Reizt man die Darmwand lokal, so tritt oberhalb davon Kontraktion, unterhalb Erschlaffung ein. Im Hunger und in der Nacht ist der Darm ruhig, bald nach der Nahrungsaufnahme treten Bewegungen auf. Abkühlung setzt die Bewegungen herab, Erwärmung und bes. Dyspnoe verstärkt sie. Verschluckte scharfe Gegenstände (Stecknadeln, Knochensplitter) bohren sich gewöhnlich nicht in die Darmwand, kehren sich sogar um, so daß das stumpfe Ende vorangeht.

Darmsaft.

Der Darmsaft ist das Sekret der tubulösen Darmdrüsen, der Brunner'schen des Duodenums und der Lieberkühn schen des ganzen Darmes; hierzu kommt noch der Schleim der Becherzellen, die sich besonders reichlich im Dick-

darm finden. Man gewinnt den Darmsaft, indem man ein Stück von dem übrigen Darm trennt, ohne den Zusammenhang mit dem Mesenterium aufzuheben und es mit einem Ende unter Verschließung des anderen (Thiry'sche Fistel) oder besser mit beiden Enden (Vella'sche Fistel) in die Bauchwand einnäht.

Sekretion des Darmsaftes findet im nüchternen Zustand nicht statt, sie beginnt aber bereits in der ersten Stunde der Verdauung und erreicht mehrere Stunden später ihren Höhepunkt. Sie erfolgt, wenn der Darm direkt (mechanisch, chemisch) gereizt wird, und reflektorisch nach Aufnahme von Nahrung. Sekretorische Nerven sind noch nicht bekannt.

Zusammensetzung: Der Dünndarmsaft ist eine helle, dünne Flüssigkeit, stark alkalisch, spez. Gewicht etwa 1.010. Er enthält: in der Hitze gerinnbares Eiweiß, Mucin, anorganische Salze, besonders Natriumkarbonat und Kochsalz.

Das Sekret des Dickdarms ist spärlich, klebrig, von neutraler Reaktion.

Wirkung des Dünndarmsaftes: Er enthält wahrscheinlich ein diastatisches Enzym, da er Stärkekleister in Zucker überzuführen vermag, ferner invertiert er Rohrzucker, das heißt zerlegt ihn in Trauben- und Fruchtzucker. Außerdem enthält der Dünndarm ein proteolytisches Enzym, Erepsin, das Albumosen und Peptone bei schwach alkalischer oder neutraler Reaktion bis zu den Aminosäuren spaltet, auch eine schwach spaltende Wirkung auf Kaseïn hat. Ferner enthält der Darmsaft ein Enzym, die Enterokinase, die das Trypsinogen aktiviert.

Eine weitere Bedeutung hat der Dünndarmsaft durch seinen hohen Gehalt an Natriumkarbonat, indem er mit der Galle den sauren Chymus des Magens neutralisiert und alkalisiert, und zum andern, indem er mit den durch das Steapsin abgespaltenen Fettsäuren Seifen bildet und so die Emulgierung der Fette unterstützt.

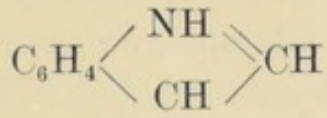
Schließlich gibt das in ihm enthaltene Mucin eine schützende Decke für die Darmepithelien und begünstigt die Fortbewegung des Darminhaltes.

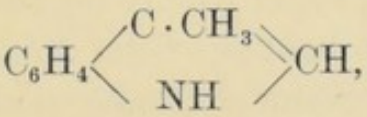
Für den Dickdarmsaft gilt ausschließlich das Letztere. Er enthält keine Fermente und hat keine verdauende Wirkung.

Gärungsprozesse im Darm.

Je weiter der Speisebrei im Dünndarm nach abwärts rückt, um so mehr treten an die Stelle der Verdauungsvorgänge Gärungs- und Fäulnisprozesse, hauptsächlich bei Pflanzenfressern, weniger schon bei Omnivoren, und fast gar nicht bei Karnivoren; sie werden durch die mit der Nahrung und der verschluckten Luft eingeführten Bakterien unterhalten. Dabei werden Zerfallsprodukte der Nahrungsstoffe gebildet, die zum Teil den Verdauungsprodukten gleichen, zum Teil von ihnen völlig abweichen.

Aus Eiweiß entstehen: 1. Albumosen und Peptone. 2. Aminosäuren und Ammoniak. 3. Aromatische Körper, die einen intensiv faekulenten Geruch verbreiten,

Indol 

und Skatol  ,

ferner andere, wie Phenol $C_6H_5(OH)$ und Kresol $C_6H_4(CH_3)OH$. Das Entstehen der letzteren ist insofern interessant, als diese selbst antiseptisch, fäulniswidrig wirken. 4. Gase, wie flüchtige Fettsäuren, Kohlensäure, Wasserstoff, Sumpfgas und Schwefelwasserstoff.

Die Fette zerfallen in ihre Paarlinge: Fettsäuren und Glyzerin.

Die Kohlehydrate werden durch saure Gärung in Essigsäure, Milchsäure, Bernsteinsäure übergeführt. Auch die unverdauliche Cellulose wird durch Fäulnis zersetzt, es entstehen dabei flüchtige Fettsäuren, Kohlensäure und Sumpfgas. Die Fäulnisbakterien haben daher im Darm der Pflanzenfresser eine große Bedeutung; ihr Hauptsitz ist der Dickdarm und zwar vor allem der Blinddarm.

Von der in den Darm ergossenen Galle werden die Gallensäuren gespalten, aus der Cholalsäure entstehen Anhydride derselben (Dyslysine); der Gallenfarbstoff, das Bilirubin, wird reduziert zu Urobilin.

D. Die Resorption.

I. Die Ausnutzung.

Der resorbierte Anteil der Nahrung kann bestimmt werden, indem man feststellt, wieviel von der aufgenommenen Nahrung in den Rückständen von der Verdauung, im Kote, enthalten ist.

1. Der Kot.

Die unverdauten Residuen der Nahrung und die nicht wieder in den Körper zurückgetretenen Bestandteile der Verdauungssekrete bilden den Kot, die Faeces, die durch den After ausgestoßen werden.

Die Konsistenz des Kotes ist abhängig von seinem Wassergehalt, der bei reiner Fleischkost am geringsten ist (bis 50 pCt. beträgt). Seine Reaktion ist je nach den Fäulnisprozessen sauer, neutral oder alkalisch; seine Farbe, herrührend vom Sterkobilin (hervorgegangen aus Bilirubin), beim Menschen hell bis dunkelbraun, beim fleischfressenden Hunde pechschwarz, beim Pferd gelb, beim Rind grün, sein Geruch rührt her von Skatol, Indol und ähnlichen aromatischen Körpern.

Er besteht aus unverdauten Nahrungsbestandteilen wie Pflanzenresten (Spiralfasern), Stärkekörner, Muskelprimitivfasern, Sehnengewebe, elastische Fasern, Nuklein, Fetttröpfchen, Fettsäurekristallen, Käseklümpchen; ferner aus Indol, Skatol, Phenol, Seifen, den erwähnten Residuen der Galle und dann aus Salzen; schließlich aus Schleim, Darmepithelien und Bakterien.

Mit dem Kot werden auch die Darmgase entleert, die im wesentlichen aus Kohlensäure, Sumpfgas und Schwefelwasserstoff bestehen.

2. Kotentleerung.

Der Anus wird durch den Tonus des M. sphincter int. und externus verschlossen; letzterer wird verstärkt durch die willkürliche Kontraktion des M. levator ani.

Bei der Kotentleerung, Defaekation, rücken die Faeces zunächst in das Rectum hinab und veranlassen auf reflektorischem Wege eine Kontraktion der Sphincteren (zentripetale und zentrifugale Bahn in den Nn. hypogastrici und Nn. erigentes, Zentrum:

Lumbalteil des Rückenmarkes). Diese Kontraktion der Sphincteren wird empfunden als Stuhldrang, Tenesmus.

Soll nun der Kot willkürlich entleert werden, so wird zuerst die Kontraktion der Sphincteren willkürlich (vom Gehirn aus) gehemmt, sodann wird die Bauchpresse in Tätigkeit versetzt. Hierzu kommen die peristaltischen Bewegungen des Mastdarmes. Der Levator ani streift gewissermaßen den After durch seine Kontraktion über die nach unten tretende Kotsäule empor.

3. Verdaulichkeit der Nahrung.

Der resorbierte Teil der Nahrung ist gleich der aufgenommenen Nahrung vermindert um die Rückstände im Innern des Darmes, den Kot. So läßt sich der Ausnutzungswert der verschiedenen Nahrungsstoffe bestimmen.

E i w e i ß bei reiner Fleischkost bis etwa auf 3 pCt. bis höchstens 6 pCt.,

K o h l e h y d r a t e fast vollständig,

F e t t e, wenn sie nicht in zu großer Menge gegeben werden, bis auf etwa 2 pCt. ausgenutzt werden.

Ferner wird pflanzliche Kost bedeutend weniger ausgenutzt als Fleischkost, was einmal an der schwereren Zugänglichkeit der von Cellulosehüllen umschlossenen Nahrungsstoffe liegt, zweitens daran, daß die Cellulose die Peristaltik anregt und die Vegetabilien daher zu schnell für eine vollständige Ausnutzung durch den Darm hindurch getrieben werden.

Bei den Pflanzenfressern ist trotz ihres umfangreichen Verdauungsapparates die Ausnutzung der Nahrung sehr viel unvollständiger als beim Menschen oder bei den Fleischfressern.

Das Pferd nimmt auf

aus je 100 Teilen	Eiweiss	Fett	Kohlehydrat	Cellulose
im Hafer	80	70	74	20
im Heu	73	14	70	40

II. Der Vorgang der Resorption.

1. Ort der Resorption.

Während in der Mundhöhle keine erhebliche Resorption stattfinden kann, weil die Speisen hier zu kurze Zeit bleiben und auch nicht genügend vorbereitet sind, liegen die Verhältnisse im Magen schon anders. Erstens verweilen die Speisen hier länger, sodann haben sie bereits die Einwirkung des Mundspeichels und des Magensaftes erlitten. In der Tat ist auch nachgewiesen, daß Lösungen von Zucker, Salzen und wahrscheinlich auch Pepton im Magen resorbiert werden, um so besser, je konzentrierter sie sind. Alkohol und Gewürze sollen dabei fördernd wirken. Reines Wasser wird gar nicht resorbiert.

Die Hauptresorptionsstätte ist indessen der Dünndarm.

Im Dickdarm findet ebenfalls Resorption statt, vor allem von Wasser, wodurch der Inhalt eingedickt und fest wird. Auch Nahrungsstoffe, wenn sie in löslicher Form vom Anus aus eingeführt werden, können resorbiert werden, „Ernährungsklystiere".

2. Mechanismus der Resorption.

Die Schleimhaut des Dünndarms ist mit den fingerförmigen Zotten besetzt, die so dicht beieinander stehen, daß es keine ebene Darmfläche gibt. Ihre Zahl beim Menschen wird auf etwa 4 Millionen geschätzt. Dadurch findet eine außerordentliche Vergrößerung der resorbierenden Oberfläche um mindestens das 20 fache statt.

Die Epithelzellen des Dünndarms tragen an ihrem freien Ende einen Saum, der in senkrechter Richtung von feinen Porenkanälchen durchbrochen ist und daher ein stäbchenförmiges Aussehen hat.

Jede Zotte enthält in der Mitte ein Chylus- (oder Lymph-) Gefäß, das von Blutkapillaren dicht umsponnen ist. Zwischen Blut- und Lymphkapillaren ist eine Schicht glatter Muskelfasern gelegen, die bei ihrer Kontraktion das Lymphgefäß schnell entleeren und die Zotte verkürzen. Die nachherige

Aufrichtung erfolgt durch den Blutstrom, welcher sich in die Arterien ergießt.

Zwischen dem Darminhalt einerseits und den Blut- und Lymphkapillaren andererseits kann nun ein Stoffaustausch durch die Schleimhautepithelien und die dünnen Gefäßwände nach den Gesetzen der Membrandiffusion stattfinden.

Dies ist aber nicht die einzige Triebkraft bei der Aufsaugung. Denn Beobachtungen haben gezeigt, daß ein Austausch im Darm sogar entgegen jenen Gesetzen erfolgen kann. So wird im Darm aus einer Kochsalzlösung, deren osmotischer Druck größer ist als der des Blutes, Wasser resorbiert, obwohl nach den Gesetzen der Osmose Wasser in die Lösung aus den Blut- und Lymphgefäßen diffundieren sollte. Auch andere Erscheinungen weisen darauf hin, daß wir als zweite Triebkraft für die Resorption eine besondere aktive Tätigkeit der Epithelzellen annehmen müssen, wie wir ja eine ähnliche bei der Sekretion kennen gelernt haben.

3. Wege der Resorption.

Wasser, Salze, Zucker und Eiweiß treten durch die Epithelschicht in die Blutkapillaren über und werden durch das Pfortaderblut abgeführt. Nur bei reichlicher Aufnahme von Wasser und Salzen kann ein Bruchteil davon in die Chylusgefäße übertreten, ebenso kann nach sehr großer Zufuhr von Eiweiß der Chylus eine sehr geringe Zunahme seines Eiweißgehaltes zeigen.

Die Fette gelangen zum größten Teil in die Chylusgefäße der Zotten, damit in die Lymphbahnen des Darmes und weiter in den Ductus thoracicus, daher diese Wege während der Fettverdauung auffallend weiß erscheinen, infolge der milchigen Trübung des Chylus durch das resorbierte emulgierte Fett. Ein kleiner Teil des Fettes scheint auch in die Blutbahn überzutreten.

4. Schicksale der resorbierten Stoffe.

Die Eiweißkörper werden im Darmkanal wahrscheinlich zum größten Teil bis zu den tiefsten Abbauprodukten, den Aminosäuren bezw. ihren nächsten Vorstufen, den Polypeptiden, gespalten. Da sich solche im Pfortaderblut während und nach

der Verdauung nicht nachweisen lassen, werden sie vor ihrem Übertritt in die Blutbahn, wahrscheinlich im Darmepithel selbst, wieder in natives, koagulabeles Eiweiß umgewandelt. Bei diesem Aufbau (Synthese) aus den Spaltprodukten wird das körperfremde Nahrungseiweiß zu dem arteigenen Körpereiweiß umgeprägt (s. S. 63). Mittels der biologischen Reaktion läßt sich das per os eingeführte Nahrungseiweiß jenseits des Darmes (im Blut) nicht nachweisen, während es, wenn mit Umgehung des Darmkanals, intravenös oder subkutan eingeführt, mit dieser Reaktion sehr lange im Blute nachweisbar ist.

Ebenso werden die Spaltungsprodukte der Fette: Fettsäuren, Glyzerin, Seifen, da sie in der Lymphe selbst auf der Höhe der Fettverdauung nicht über den normalen Gehalt vermehrt gefunden werden, in den Epithelzellen selbst wieder zu Neutralfett aufgebaut. Ja, wenn man nur Seifen verfüttert, findet man dennoch Neutralfett in der Lymphe. Das in den Epithelzellen sich findende Fett ist aber nicht bloß derartig synthetisiertes Fett; ein Teil des Fettes wird vielmehr, wie schon erwähnt, als solches in Emulsion aufgenommen.

Die Kohlehydrate gelangen hauptsächlich als Monosaccharide, ohne Veränderung in der Darmwand, zur Resorption in das Pfortaderblut und durch dieses in die Leber, wo sie in Glykogen übergeführt werden. Die Disaccharide werden zum größten Teil invertiert. Amylum wird in Dextrin und Maltose übergeführt, letztere wird invertiert.

5. Der Kreislauf des Blutes.

A. Blut und Lymphe.

Funktion des Blutes.

Alle Wirbeltiere und viele Wirbellose haben ein Gefäßsystem, das mit einer Flüssigkeit, dem Blute, erfüllt ist. Das Herz treibt das Blut durch die Arterien in alle Teile des Körpers und von da wieder zum Herzen zurück. Alle Nahrungsstoffe, die der Körper aufnimmt, gelangen in das Blut und werden mit dem Blute den Geweben zugeführt. Alle Stoffe, die von den Geweben verbraucht worden sind, gehen in das Blut über und werden durch verschiedene Drüsen aus dem Blute und aus dem Körper entfernt.

Dieser Austausch von Stoffen findet durch die Wände der Kapillargefäße statt, die nur aus einer einzigen Schicht Endothelzellen bestehen. Das Blut vermittelt also den gesamten Stoffaustausch des Körpers, es selbst verändert dabei aber seine Zusammensetzung nicht, weil die Aufnahme und Abgabe der Stoffe sich dauernd ausgleicht.

Eigenschaften des Blutes.

Farbe: Das Blut der Wirbeltiere ist undurchsichtig rot. Arterienblut ist heller als Venenblut.

Geruch: Größere Mengen stehenden Blutes verbreiten einen eigentümlichen Geruch, Halitus sanguinis genannt, der von flüchtigen Fettsäuren herrühren soll.

Geschmack: Salzig, mit einem Nachgeschmack, der mit dem von Eisengallustinte übereinstimmt und auf den Eisengehalt des Blutes hinweist.

Konsistenz: Klebrig und schaumbildend. Dies deutet auf die gelösten Eiweißstoffe im Blut.

Spezifisches Gewicht: 1,055.

Temperatur: Körpertemperatur. Mensch 37.5°.

Molekulare Konzentration: Die Gefriertemperatur des Blutes ist $-0{,}56^0$, also gleich der Gefriertemperatur einer Kochsalzlösung von 0,9 %.

Viskosität: Die Viskosität des Blutes ist etwa 4—5mal größer als die des Wassers, d. h., aus einer engen Röhre fließt bei gleichem Druck 4—5 mal mehr Wasser aus als Blut.

Gerinnungsfähigkeit: Aus der Ader gelassen, gerinnt das Blut zu einer festweichen Masse. (S. Vorgang der Gerinnung.)

Bestandteile des Blutes.

Das Blut besteht aus dem Plasma, einer klaren, gelben Flüssigkeit, den roten Blutkörperchen, die so dicht im Plasma verteilt sind, daß das Blut undurchsichtig und gleichmäßig rot erscheint, den weißen Blutkörperchen und den Blutplättchen.

A. Das Plasma.

Wenn Blut, ohne zu gerinnen, einige Zeit steht, sinken die Blutkörperchen zu Boden, und oben bleibt reines Plasma stehen. Das spezifische Gewicht des Plasmas ist nämlich geringer als das der Blutkörperchen, 1,027 gegenüber 1,090.

Das Plasma enthält sämtliche Stoffe, die beim Aufbau und Abbau der Gewebe beteiligt sind.

Die Zusammensetzung ist folgende:

Flüssiger Bestandteil		Wasser	90 %
Feste Bestandteile	organ.	Albumin	4—5 „
		Globulin	3 „
		Andere organ. Bestandteile	0,2 „
	anorgan.		0,9 „

1. Das Albumin und das Globulin des Plasmas unterscheiden sich durch die allgemeinen Unterschiede dieser beiden Gruppen und durch die Gerinnungstemperatur, die für das Globulin 68—75°, für das Albumin 75° beträgt. Schon bei 56° fällt in geringer Menge (0,2 %) ein Globulin aus, das als Fibrinogen bezeichnet wird, weil aus ihm bei der Blutgerinnung das Fibrin hervorgeht. Die Menge dieser Stoffe im Blute ist schwankend.

Von anderen organischen Stoffen sind im Plasma enthalten die beiden anderen Gruppen der Nährstoffe, nämlich in wechselnder, geringer Menge

2. Fette, Lecithin, Cholesterin, Seifen.

3. Traubenzucker, zu etwa 0.1%.

Ferner sämtliche Produkte des inneren Stoffwechsels, insbesondere die Abbauprodukte der Eiweißstoffe, vor allem

4. Harnstoff, Harnsäure, Kreatin, Milchsäure u. a. m.;

5. Das Plasma erhält seine gelbe Farbe durch einen besonderen Farbstoff, Lutein.

6. Die anorganischen Salze, die zusammen nicht ganz 1% der Plasmamenge bilden, sind Chloride, Sulfate und Phosphate, das Natrium, Kalium, Magnesium, Calcium. Auffälligerweise ist im Plasma ungefähr 10 mal soviel Natrium wie Kalium, während in den Blutkörperchen das entgegengesetzte Verhältnis besteht.

7. Man nimmt an, daß außer diesen Stoffen im Blutplasma noch eine Anzahl Substanzen vorhanden sind, die man nicht chemisch darstellen kann. Als solche sind zu nennen:

a) die Blutfermente. Wird Blut sich selbst überlassen, so verschwindet alsbald der Zuckergehalt. Bei Gegenwart von Blut geht Stärke in Zucker, Fett in Fettsäure und Glycerin über. Man nimmt daher ein glykolytisches, amylolytisches und lipolytisches Ferment an.

b) Blutplasma übt auf Bakterien eigentümliche Wirkungen aus, so daß sie sich zusammenballen, „agglutinieren" oder absterben und zerfallen. Man schreibt diese „baktericide Wirkung des Plasmas" Schutzstoffen, „Alexinen", zu.

c) Ebenso wie auf Bakterien wirkt das Plasma des Blutes auch auf Blutkörperchen anderer Tierarten. Nur Blutkörperchen derselben oder sehr nahe verwandter Tierarten widerstehen dieser „globuliciden Wirkung". Man kann dies zur Erkennung des Blutes einer bestimmten Tierart benutzen und nennt die mit Blutkörperchen verschiedener Tiere angestellte Probe nach ihrem Entdecker die „Bordetsche Reaktion" der Blutkörperchen auf artfremdes Plasma. Der Zerfall der fremden Blutkörperchen wird auf besondere fermentähnliche Bestandteile des Plasmas zurückgeführt.

d) Diese oder ähnliche Stoffe treten im Blute in größeren Mengen auf, wenn einem Tiere fortgesetzt Einspritzungen fremden Blutes gemacht werden. Dadurch erhält das Plasma und ebenso das Serum des betreffenden Tieres die Eigenschaft, mit dem Serum derjenigen Tierart, von der das Blut zu den Einspritzungen genommen war, Niederschläge, Präzipitate, zu bilden. Man nennt dies die Uhlenhuthsche Präzipitinreaktion, die dabei wirkenden Stoffe Präzipitine.

8. Das Plasma enthält, wie alle Körperflüssigkeiten, eine gewisse Menge Gase, teils physikalisch absorbiert, teils chemisch gebunden, nämlich Stickstoff (und Argon), Kohlensäure und Sauerstoff. Die an die Körperchen des Blutes gebundenen Gase, Sauerstoff und Kohlensäure, gehen in das Plasma über, und die an das Plasma gebundenen Gase gehen in die benachbarten Gewebe über und umgekehrt, je nachdem die Gasspannung im Plasma oder im Gewebe höher ist. Stickstoff ist im Blute und in der Gewebsflüssigkeit einfach absorbiert enthalten.

B. Die roten Blutkörperchen.

Aufhellung des Blutes.

Die roten Blutkörperchen geben dem Blute seine Farbe. Die Undurchsichtigkeit des Blutes beruht darauf, daß die Lichtstrahlen an der Oberfläche der Körperchen gebrochen und reflektiert werden. Daher verändert sich die Farbe des Blutes, wenn die Körperchen zerstört werden und sich in der Blutflüssigkeit lösen. Weil hierbei das Blut durchsichtig wird, nennt man diesen Vorgang die „Aufhellung“ des Blutes. Das Blut stellt dann nicht mehr eine undurchsichtige „Deckfarbe“, sondern eine durchsichtige „Lasurfarbe“ dar.

Die roten Blutkörperchen lösen sich auf, das Blut wird also aufgehellt, wenn man ihm reines Wasser zu etwa gleichen Mengen zusetzt, wenn man es mit Äther oder Chloroform schüttelt, wenn man Alkalien oder gallensaure Salze darauf wirken läßt, wenn es wiederholt gefroren und wieder aufgetaut wird, wenn es vom elektrischen Strom durchflossen wird und wenn man es mit Serum einer nicht verwandten Tierart versetzt.

Form und Eigenschaften der roten Blutkörperchen.

Form: Die roten Blutkörperchen haben bei den Säugern (mit Ausnahme der Kamel- und Lama-Arten, die elliptische Blutkörperchen haben) die Gestalt runder, bikonkaver Scheibchen und sind, abgesehen von der Embryonalzeit, kernlos.

Bei den übrigen Wirbeltieren sind sie elliptisch und kernhaltig.

Diese Form bietet bei verhältnismäßig geringer Masse eine große Oberfläche. Von der Kante aus gesehen, erscheinen die Blutkörperchen unter dem Mikroskop wegen der Aushöhlung ihrer beiden Flächen sanduhrförmig.

Größe: Die Größe ist bei verschiedenen Tierarten sehr verschieden.

Die kaltblütigen Tiere haben im allgemeinen viel größere Blutkörperchen als die Warmblüter. Innerhalb derselben Art pflegen die größeren Spezies auch die größeren Körperchen zu haben.

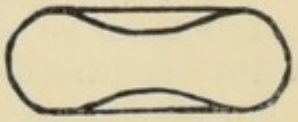


Fig. 3. Optischer Querschnitt eines roten Blutkörperchens.

Durchmesser der roten Blutkörperchen

$$\text{in } \mu = \frac{1}{1000} \text{ mm.}$$

Mensch	7 μ	Taube	14,7 : 6.5.
Rind	6	Frosch	21 : 15
Pferd	5.5	Amphionen	70 : 41.
Ziege	5		

Zahl. Die Zahl der in einem Kubikmillimeter Blut enthaltenen Körperchen beträgt beim Mann etwa 5 000 000, beim Weib etwa 4 500 000, schwankt aber beträchtlich je nach Alter und Ernährungszustand.

Die Zahl ist um so größer, je kleiner die Blutkörperchen der betreffenden Tierart. Sie beträgt für

Schwein u. Hund	4—5,5 Millionen	Pferd	6,5—8 Millionen
Rind	5 „	Ziege	9—10 „

Zur Bestimmung der Blutkörperzahl dient die Thoma-Zeisssche Zählkammer. Dies ist ein Objektträger, auf den in der Mitte ein rundes Glasscheibchen, von einer etwas dickeren Glasscheibe umgeben, aufgekittet ist. Der Dickenunterschied ist so bemessen, daß, wenn auf die dickere Scheibe ein plangeschliffenes Deckglas aufgelegt wird, zwischen diesem und dem Mittelscheibchen grade 0,1 mm Abstand bleibt. Auf dem Mittelscheibchen ist ein Liniennetz aus Quadraten von 0,05 mm Seitenlänge graviert. Ist ein Tropfen auf den Objektträger gebracht und das Deckglas aufgelegt, so befindet sich demnach über jedem Quadrat eine Flüssigkeitsmenge von $0{,}05^2 \cdot 0.1 = {}^1/_{4000}$ Kubikmillimeter. In unverdünntem Blut würden in jedem solchem Raum über tausend Körperchen enthalten sein. Man zählt deshalb die Blutkörperchen in verdünntem Blut und multipliziert die gefundene Zahl mit dem Verdünnungsgrad. Um die Verdünnung genau herstellen zu können, dient die Mischpipette. Diese besteht aus einer Kapillarröhre mit einer Erweiterung. Die Kapillarröhre faßt bis zu einer Marke 1 Cbmm, die Erweiterung bis zu einer anderen Marke oberhalb, genau 100 Cbmm. Saugt man in die Röhre bis zur ersten Marke Blut, und dann bis zur zweiten Kochsalzlösung, so erhält man die Verdünnung 1 : 100. Um die Verdünnung gleichmäßig zu machen, ist in die Erweiterung der Pipette eine Glasperle hineingetan, die darin umhergeschüttelt werden kann.

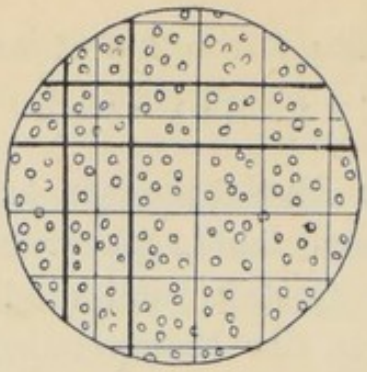


Fig. 4. Liniennetz der Zählkammer mit darauf verteilten Blutkörperchen unter dem Mikroskop.

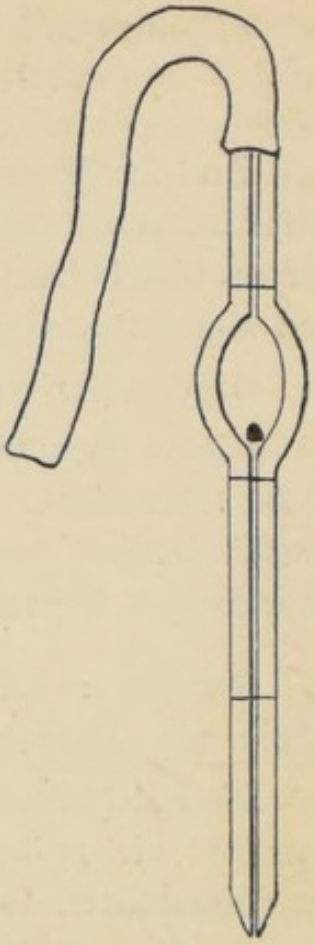


Fig. 5. Mischpipette zur Thoma-Zeissschen Zählkammer.

Oberfläche. Von Form, Größe und Zahl der Blutkörperchen hängt ihre Oberflächenausbreitung ab. Die in 1 cbmm Menschenblut enthaltenen Blutkörperchen haben zusammen eine Oberfläche von 640 qmm (beim Frosch, mit nur

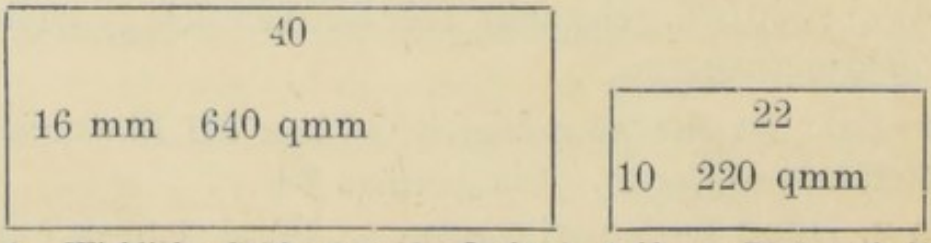


Fig. 6. Wirkliche Größe der Oberfläche in 1 Cbmm Blut enthaltenen Körperchen bei Mensch und Frosch.

443 000 Körperchen im Kubikmillimeter, nur 220 qmm). Von der Oberflächenausbreitung hängt die Geschwindigkeit ab, mit der der Sauerstoffaustausch zwischen Körperchen und Plasma stattfindet.

Spezifisches Gewicht. 1,090 gegenüber 1,027 des Plasmas. Daher sinken die Blutkörperchen im stehenden Blute zu Boden. Beim Pferdeblut geschieht dies rascher als bei dem Blut anderer Tiere, der Unterschied im spezifischen Gewichte von Blut und Plasma ist hier größer.

Konsistenz. Die Blutkörperchen sind weich und elastisch biegsam. In der Schwimmhaut des Frosches und am Mesenterium von Säugetieren kann man den Kreislauf unter dem Mikroskop beobachten und sieht dann, wie sich die Körperchen nach der Form der Kapillargefäße schmiegen.

Bau der roten Körperchen. Beim Aufhellen des Blutes löst sich der Hauptbestandteil der roten Blutkörperchen, der Blutfarbstoff, Haemoglobin in der Flüssigkeit, und es bleibt ein farbloser Rest, das Stroma, zurück. Bei Zusatz hypertonischer Lösungen zum Blute schrumpfen die Blutkörperchen ein und zeigen dann die sogenannte Stechapfelform.

Aus diesen und anderen Beobachtungen schließt man, daß die Blutkörperchen eine Hülle haben, die aus fettähnlichem Stoff, Lipoïd, bestehen muß, da fettlösende Stoffe, wie Äther und Chloroform, die Blutkörperchen zerstören.

Chemie der roten Blutkörperchen.

Die roten Blutkörperchen bestehen zu fast zwei Dritteln aus Wasser, mit einem Drittel fester Substanz. Von dieser ist der allergrößte Teil Hämoglobin. Cholesterin und Lecithin sind in geringer Menge, anorganische Salze, Chloride, Sulfate, Phosphate von Kalium, Natrium, Calcium und Magnesium zu etwa 7% des Gesamtgewichts in ihnen enthalten. Bemerkenswert ist im Gegensatz zum Blutplasma, daß Kalium in viel größerer Menge vorhanden ist, als Natrium.

Das Haemoglobin oder der Blutfarbstoff ist ein zusammengesetzter Eiweißstoff, ein Proteïd, das sich durch Behandlung mit Säuren oder Alkalien zerlegen läßt in einen eigentlichen Eiweißstoff, ein Globulin, und einen Farbstoff, das Hämatin.

Das Hämoglobin ist in Wasser leicht löslich und kann aus der Lösung in Form dunkelroter Kristalle abgeschieden werden. Die Kristallform ist nicht für alle Blutarten konstant, aus Menschenblut erhält man prismatische vierseitige Nadeln oder rhombische Tafeln, von Katze und Hund ähnliche Nadeln, die mehrere Zentimeter lang sein können, vom Meerschwein tetraedrische oder oktaedrische Kristalle.

Daraus folgt, dass auch die Zusammensetzung des Hämoglobins nicht immer genau die gleiche ist.

Das Hämoglobin hat die wichtige Eigenschaft, mit Sauerstoff eine chemische Verbindung, das Oxyhämoglobin, zu bilden. In dieser Verbindung ist der Sauerstoff nur lose gebunden, und die Verbindung bleibt daher nur bestehen, wenn in der Umgebung eine gewisse Menge freien Sauerstoffs vorhanden ist. Ist in der Umgebung kein Sauerstoff vorhanden, so tritt Dissoziation ein, das Oxyhämoglobin verliert seinen Sauerstoff und wird zum reduzierten Hämoglobin.

Experimentell kann man dem Hämoglobin der Blutkörperchen den Sauerstoff entziehen, indem man Blut in das Vacuum einer Luftpumpe bringt, oder indem man große Mengen indifferentes Gas, wie Stickstoff oder Wasserstoff, durch das Blut hindurchtreibt. oder, indem man ein reduzierendes Mittel, wie Schwefelammonium, zusetzt. Eine Lösung von Oxyhämoglobin gibt ihren ganzen Sauerstoffgehalt ab, wenn ihr Ferricyankalium zugesetzt wird.

Im Körper sind die Blutkörperchen von der Blutflüssigkeit umgeben, die eine gewisse Menge Sauerstoffgas durch Absorption gebunden enthält. Wieviel Sauerstoff die Blutflüssigkeit absorbiert, das hängt von dem Sauerstoffgehalt der umgebenden Gewebe ab. In den Lungen, deren Luft bei jedem Atemzuge zum Teil erneuert wird, bereichert sich die Blutflüssigkeit mit Sauerstoff, und das Hämoglobin der Blutkörperchen kann daraus Sauerstoff bis zur völligen Sättigung aufnehmen. In den Körperkapillaren entziehen die Gewebe der Blutflüssigkeit Sauerstoff, und in dem Maße, in dem deren Sauerstoffgehalt sinkt, dissoziert sich das Oxyhämoglobin und liefert Sauerstoff zum Verbrauch in den Geweben.

Das reduzierte Hämoglobin unterscheidet sich vom Oxyhämoglobin durch die Farbe. Oxyhämoglobin ist hell, scharlachrot, reduziertes Hämoglobin mehr blaurot. Hierauf be-

ruht der Unterschied zwischen der Farbe des arteriellen und venösen Blutes.

Eine schärfere Unterscheidung gestattet die spektroskopische oder spektrometrische Untersuchung. Durch ein Prisma werden die Lichter von verschiedener Wellenlänge getrennt, so daß sie in den einzelnen Farben des Spectrums erscheinen. Ist das Licht durch eine Schicht Oxyhämoglobin hindurchgegangen, so ist dabei Licht von ganz bestimmten Wellenlängen absorbiert worden, und es erscheinen deshalb ganz bestimmte Stellen des Spektrums als lichtlose, dunkle Lücken, sogenannte „Absorptionsstreifen". Solcher Streifen gibt das Oxyhämoglobin zwei ziemlich schmale, im Gelb und an der Grenze zwischen Gelb und Grün, während das reduzierte Hämoglobin einen einzigen, viel breiteren Streifen gibt, der den ganzen Raum von der Mitte des Gelb bis zum Grün einnimmt.

Das Hämoglobin kann auch in eine andere Form, das Methämoglobin, übergehen, in der es den Sauerstoff fester bindet, so daß es für die Übertragung von Sauerstoff aus den Lungen an die Gewebe untauglich ist. Das Blut nimmt bei hohem Methämoglobingehalt eine dunklere, bräunliche Färbung an. Im Spektroskop zeigt Methämoglobin einen einzigen breiten Streifen, ähnlich wie das reduzierte Hämoglobin, aber etwas mehr im Grün gelegen.

Außer mit Sauerstoff kann sich das Hämoglobin auch mit einigen anderen Gasen verbinden, von denen die mit Kohlenoxydgas praktisch wichtig ist, weil sie bei Vergiftung mit Leuchtgas oder Ofengasen auftritt. Das Kohlenoxydhämoglobin ist eine viel festere Verbindung als das Oxyhämoglobin, so daß das an Kohlenoxyd gebundene Hämoglobin keinen Sauerstoff mehr aufnimmt. Es zeichnet sich durch eine kirschrote Farbe aus, die selbst in der Leiche längere Zeit erhalten bleibt. Im Spektroskop ist es von Oxyhämoglobin nur dadurch unterschieden, daß der Streifen im Gelb etwas breiter, und beide Streifen einander etwas näher sind. Zur Unterscheidung kann dienen, daß Kohlenoxydhämoglobin nicht durch Zusatz von Schwefelammonium in reduziertes Hämoglobin übergeht.

Fleischl-Miescher's Hämometer. Um den Hämoglobingehalt des Blutes zu bestimmen, vergleicht man den Färbungsgrad mit einer

verdünnten Lösung von bekanntem Hämoglobingehalt. Da solche Vergleichslösungen nicht haltbar sind, bedient man sich an Stelle einer Reihe von Lösungen mit steigendem Farbstoffgehalt einer rotgefärbten Glasscheibe von zunehmender Dicke. Die Färbung ist so ausgewählt, daß bei durchfallendem Lampenlicht (gewöhnliche Flamme oder Glühlicht, n i c h t Auerlampe!) der Farbenton mit dem einer Blutlösung genau übereinstimmt. Die Dicke der Scheibe ist so bemessen, daß die Färbung in der Mitte der Scheibe etwa der einer 1,5 cm dicken Schicht 1: 100 im Wasser verdünnten normalen Blutes gleich ist.

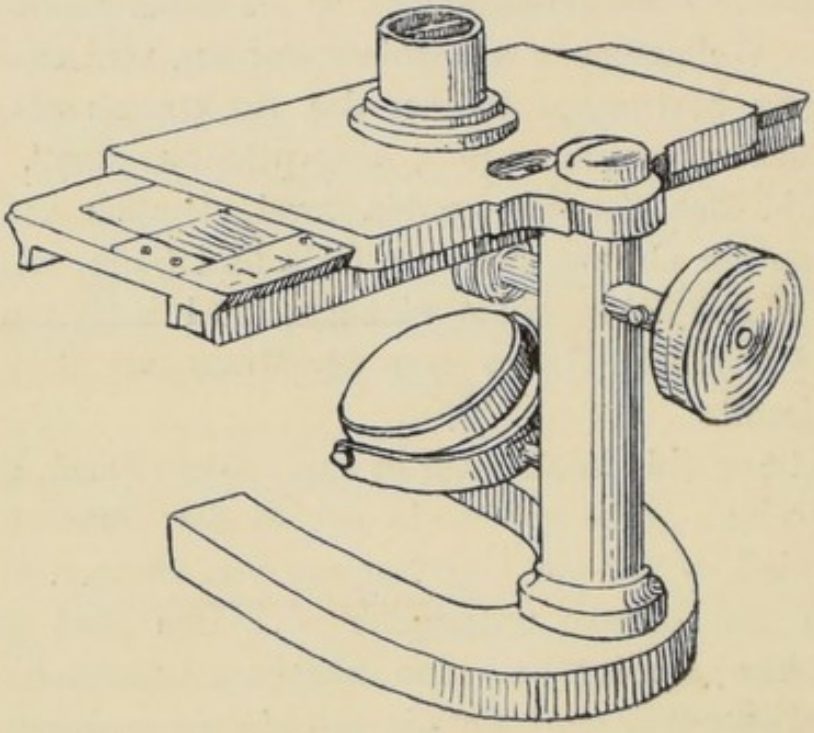


Fig. 7. Fleischl-Miescher's Hämometer.

Die Glasscheibe hat die Form eines schmalen Streifens, der unter einem dem Objekttisch eines Mikroskopes ähnlichen Gestell durch Zahntrieb ver schoben werden kann. Auf das Tischchen wird ein zylindrisches Gefäß mit gläsernem Boden und Deckel aufgesetzt, das durch eine Scheidewand in zwei Teile geteilt ist. In den einen füllt man die mit der Mischpipette (s. S. 104) wie für die Blutkörperchenzählung, aber mit reinem Wasser, hergestellte Blutlösung, in die andere, die über dem roten Glase steht, reines Wasser. Indem man nun von oben durch den gläsernen Boden der beiden Teile des Gefäßes auf eine unter dem Tischchen angebrachte und passend beleuchtete Gipsplatte blickt, verschiebt man den Glasstreifen solange, bis man die Stelle gefunden hat, bei der die Blutlösung und das Wasser mit dem roten Glas darunter genau die gleiche Färbung zeigen.

Jeder Apparat ist ein für allemal mit einer Tabelle versehen die angibt, welchem Hämoglobingehalt der Blutprobe jede Einstellung des Glasstreifens entspricht. Je nach dem Grade der angewendeten Verdünnung oder nach der Höhe des angewendeten Gefäßes ist also die aus der Tabelle entnommene Zahl noch umzurechnen. Durch Vergleichung mehrerer Messungen mit verschieden konzentrierten Lösungen oder verschieden hohen Gefäßen kann die Genauigkeit der Bestimmung erprobt werden.

Das Hämatin, das sich aus dem Hämoglobin bei Behandlung mit Säuren oder Alkalien abscheidet, ist ein organischer Farbstoff, der nicht kristalliert, nur in Alkalien löslich ist und eine erhebliche Menge Eisen enthält. Das Eisen, das auf diese Weise im Blut enthalten ist, macht etwa $^1/_{2000}$ des gesamten Blutgewichtes aus, für den Menschen etwa 3 g.

Das Hämatin läßt sich durch Erhitzen mit Kochsalz und Eisessig in salzsaures Hämatin oder Hämin überführen, das in Form mikroskopischer, rhombischer Kristalle auftritt. Da diese Reaktion mit ganz geringen Mengen ausgetrockneten Blutes angestellt werden kann, dient sie dazu, alte Blutflecken mit Sicherheit als von Blut herrührend zu erkennen. (Teichmannsche Probe.)

An Stellen, wo Blutergüsse in die Gewebe stattgefunden haben, findet sich mitunter eine Umwandlungsform des Oxyhämoglobins, die man als Hämatoïdin bezeichnet. Das Hämatoïdin hat die Form gelbroter rhombischer Kristalle, es ist eisenfrei und erweist sich als identisch mit dem Gallenfarbstoff Bilirubin.

C. Die weißen Blutkörperchen.

In viel geringerer Zahl, als die roten, finden sich im Blute weiße Blutkörperchen, Leukocyten. Meist kommt etwa 1 weißes Körperchen auf 500—1000 rote, im Milzvenenblute ist dagegen das Verhältnis etwa 1 : 70. Die Zahl der weißen Blutkörperchen ist erhöht während der Verdauung, nach Blutverlust, während der Menstruation.

Zählung der weißen Blutkörperchen. Die Zahl der Leukocyten ermittelt man mit Hilfe der Zählkammer (s. S. 104), nur muß man wegen ihrer viel geringeren Zahl eine schwächere Verdünnung des Blutes anwenden, 1 : 10. Zum Verdünnen nimmt man Eisessiglösung von 0.3%, die die roten Blutkörperchen aufhellt, so daß nur die weißen sichtbar bleiben.

Eigenschaften der Leukocyten: Die Leukocyten haben alle Eigenschaften freier einzelliger Wesen. Sie bestehen aus einer Protoplasmamasse ohne Membran, mit einem oder mehreren Kernen. Das Protoplasma erscheint körnig und enthält oft Fettröpfchen und andere Einschlüsse. Die Leukocyten zeigen selbständige amoeboïde Bewegung,

sie vermögen fremde Körperchen, wie Farbkörner, Bazillen u. a. m. in sich aufzunehmen und zu verdauen, daher sie auch als Freßzellen, Phagozyten, bezeichnet worden sind. Sie vermögen durch die Poren der Gefäßwände in das umgebende Gewebe auszuwandern (Diapedese) und finden sich daher als „Wanderzellen“ überall in den Gewebslücken, im Darmlumen, als Speichelkörperchen im Speichel, als Lymphkörperchen in der Lymphe, als Eiterkörperchen bilden sie den Hauptbestandteil des Eiters. Sie können sich durch Teilung vermehren.

Man unterscheidet nach der Größe (4—14 μ Durchmesser, gegenüber 7 μ für die roten Körperchen) und nach verschiedenen anderen Kennzeichen verschiedene Arten von Leukocyten, insbesondere die mono- und polynukleäre Form, und ferner nach der Färbbarkeit mit sauren, basischen oder neutralen Farbstoffen die oxyphilen, basophilen und neutrophilen Leukocyten.

Chemische Zusammensetzung der Leukocyten.

Die weißen Blutkörperchen enthalten weniger feste Substanz als die roten, und setzen sich deshalb auch in stehendem ungeronnenem Blut langsamer zu Boden. Sie enthalten beinahe 90% Wasser und nur 10% feste Stoffe. Hiervon sind etwa drei Viertel organischer Substanz, nämlich vor allem Nukleoproteïn, daneben etwas Fett, Lecithin, Cholesterin und anorganische Salze.

D. Die Blutplättchen.

Die Butplättchen sind ellipsoide Scheibchen von etwa 2—3 μ im großen Durchmesser, also viel kleiner als die roten Körperchen. Über ihre Bedeutung ist ~~nichts~~ bekannt,



Fig. 8.

Die Gerinnung des Blutes.

Die Gerinnung des Blutes besteht darin, daß sich aus der Blutflüssigkeit eine festweiche Substanz, das Fibrin, abscheidet, so daß das Blut eine gallertartige Konsistenz annimmt. Das geronnene Blut scheidet an einer Oberfläche alsbald eine klare, gelbe Flüssigkeit, das Serum, ab und trennt sich

so in zwei Bestandteile, den gallertartigen Blutkuchen und das flüssige Serum. Dazwischen ist meist eine Schicht, Speckhaut (Fig. 8 Sph.), die aus reinem Fibrin und aus Leukocyten besteht.

Das Serum ist nicht identisch mit dem Plasma, weil aus dem Plasma das Fibrin ausgeschieden ist. Die Beziehung zwischen diesen Stoffen drückt folgendes Schema aus:

Blut < Blutkörperchen / Plasma < Fibrin / Serum } Blutkuchen

Das Fibrin ist ein Eiweißstoff und entsteht aus einem Teil des im Plasma vorhandenen Globulins, das deshalb auch als Fibrinogen bezeichnet wird. Zur Entstehung des Fibrins bedarf es eines Fermentstoffes, Fibrinferment oder Thrombin, und außerdem der Gegenwart von Kalksalzen. Es wird angenommen, daß das Thrombin aus den weißen Blutkörperchen stammt.

Wenn man frisches Blut mit einem Stabe schlägt, so scheidet sich das Fibrin an dem Stabe ab, und man kann es auf diese Weise von der übrigen Blutmenge trennen. Mit Wasser ausgewaschen stellt dann das Fibrin eine Masse weißer Stränge und Flocken dar, die ungefähr die Eigenschaften von geronnenem Hühnereiweiß haben. Getrocknet stellt es nur etwa 0.5% der angewendeten Gewichtsmenge Blut dar.

Nach der Abscheidung des Fibrins ist das geschlagene, defibrinierte Blut ungerinnbar. Es unterscheidet sich aber vom normalen Blut eben durch den Mangel an den Bestandteilen des Fibrins.

Das Blut von Säugetieren pflegt etwa 5—10 Minuten, nachdem es aus der Ader gelassen ist, zu gerinnen, Vogelblut schon nach 1—2 Minuten. Die Gerinnung wird beschleunigt durch Erwärmen des Blutes, verzögert durch Abkühlung, durch Einleiten von Kohlensäure, daher auch venöses Blut langsamer gerinnt als arterielles.

Die Gerinnung kann verhindert werden durch reichlichen Zusatz von Alkalien oder Salzen, zum Beispiel ein Teil gesättigte Magnesiumsulfatlösung auf vier Teile Blut, ferner durch Ausfällen der Kalksalze mit Kaliumoxalat oder durch ganz geringe Mengen von Hirudin, das

aus dem Speichel von Blutegeln gewonnen wird. Im Körper wird durch Einspritzen von Peptonlösung das Blut auf mehrere Stunden ungerinnbar.

Die Gerinnung bleibt aus, so lange das Blut nur mit der normalen Gefäßwand oder mit geölten, unbenetzbaren Flächen in Berührung kommt. Fremdkörper oder abnorme Stellen an der Gefäßwand rufen auch im lebenden Körper alsbald Gerinnung hervor, indem sich zuerst weiße Blutkörperchen an der betreffenden Stelle festsetzen, um die sich dann Schichten gerinnenden Blutes lagern, bis das Gefäß verstopft ist (Thrombusbildung).

Die Lymphe.

Die Lymphgefäße. Der Stoffwechsel in den Geweben wird nicht allein durch den Blutkreislauf unterhalten, sondern außerdem durch den Lymphstrom. Sämtliche intrazellulären Gewebslücken, ferner die großen serösen Spalträume des Herzbeutels, der Pleuren, des Bauchfelles stehen mit dem Lymphgefäßsystem in Verbindung, das aus sehr feinen, mit Klappen versehenen Röhrchen besteht, die sich zu etwas größeren Stämmen vereinigen und schließlich in den Ductus thoracicus münden, der an der Vereinigungsstelle der Vena jugularis und subclavia der linken Seite in das Blutgefäßsystem einmündet.

Die Lymphgefäße enthalten sehr viele Klappen, die sich in der Richtung nach dem Ductus thoracicus zu öffnen.

Lymphfollikel. An solchen Stellen, wo die Lymphgefäße ein abgeschlossenes Gewebsgebiet verlassen, also am Halse, an der Grenze zwischen Extremitäten und Rumpf, zwischen den Bauchorganen und dem Brustlymphstamm, zwischen den Brustorganen und dem Brustlymphstamm, sind in die Lymphbahn die Lymphfollikel eingeschaltet, die man Halsdrüsen, Achseldrüsen, Leistendrüsen, Mesenterialdrüsen, Bronchialdrüsen nennt.

Sie bestehen aus einer Hülle und einem inneren Gerüstwerk (Stroma) aus Bindegewebe, dessen Maschen mit adenoïden Zellen, Lymphzellen, Lymphkörperchen, erfüllt sind.

Das zuführende Lymphgefäß (Vas afferens) mündet frei in den Hohlraum des Follikels, aus dem das Vas efferens wieder

hinausführt. Aus dem Follikel treten Lymphzellen in den Lymphstrom ein, und es können in der Lymphe mitgeführte Fremdkörper in ihnen abgelagert werden, wie eingeatmeter Kohlenruß in den Bronchialdrüsen, Farbstoffe von Tätowierungen in den Achseldrüsen. Wenn Infektionskeime in dieser Weise in den Follikeln abgelagert werden, kann es zur Vereiterung und zum Aufbrechen der entzündeten Follikel kommen.

Lymphbildung. Die Lymphe ist weiter nichts als fortgeführte Gewebsflüssigkeit. Die Gewebsflüssigkeit ist das durch die Gewebszellen veränderte Transsudat aus den Kapillaren. Da die Gewebe je nach ihrer Tätigkeit verschiedene Stoffe aus dem Blute entnehmen und in die umgebende Flüssigkeit ausscheiden, ist auch die Menge und Zusammensetzung der Lymphe vom Zustand der Gewebe abhängig. Insbesondere nehmen die Lymphgefäße des Darmes das resorbierte Fett auf (Chylusgefäße).

Zusammensetzung und Eigenschaften der Lymphe. Die Lymphe ist eine klare, opalisierende Flüssigkeit, in der vereinzelt Lymphkörperchen, Leukocyten, enthalten sind. Sie hat ungefähr dieselbe Zusammensetzung wie das Blutplasma, nur ist erheblich weniger Eiweiß darin.

Die Lymphe der Darmlymphgefäße erscheint während der Fettresorption durch emulgiertes Fett milchweiß und heißt dann Chylus.

Die Lymphe gerinnt ebenso wie das Blutplasma.

Die Bewegung der Lymphe wird durch folgende Kräfte unterhalten: 1. Die durch die Kapillarwände austretende Flüssigkeit unterhält in der Gewebsflüssigkeit einen gewissen Druck, den Gewebsdruck. 2. Bei jeder Muskelbewegung müssen die Lymphgefäße, die zusammengedrückt werden, wegen der Klappen ihren Inhalt in der Richtung des Lymphstromes bewegen. 3. An der Eintrittsstelle des Lymphstammes in die Hohlvene besteht während der Einatmung negativer Druck, durch den die Lymphe angezogen wird. 4. Die Lymphgefäße in den Darmzotten können durch umspinnende glatte Muskelfasern geradezu ausgedrückt werden.

Die Strömung der Lymphe ist im ganzen genommen sehr träge, so daß die Menge der im Lauf von 24 Stunden dem Blute zugeführten Lymphe beim Menschen auf 1—2 Liter geschätzt wird.

B. Der Kreislauf.

Blutverteilung und Blutbewegung. Das Blut muß, um den Stoffwechsel vermitteln zu können,

1. zu allen Organen und Geweben hingelangen,
2. muß es an jeder Stelle stetig erneuert werden.

Diese beiden Bedingungen werden erfüllt, indem das Blut in einer dauernden, in sich selbst zurücklaufenden Strömung erhalten wird. Dies ist der Kreislauf des Blutes, den William Harvey 1628 entdeckt hat. Den Antrieb zur Bewegung gibt ausschließlich das Herz. „Alle Blutverteilung geschieht durch die Gefäße, alle Blutbewegung vom Herzen," sagt Henle.

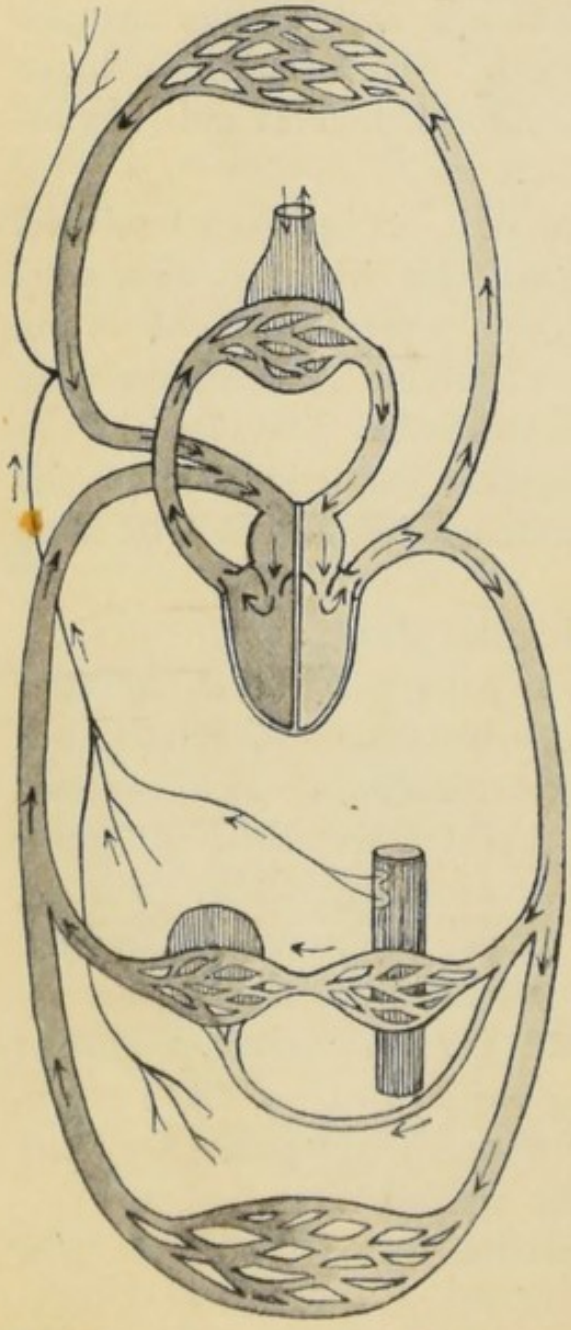


Fig. 9. Schema des Kreislaufes.

Körperkreislauf und Lungenkreislauf. Der Kreislauf des Blutes geht so vor sich, daß das Blut aus der linken Herzkammer durch die Aorta in die Arterien sämtlicher Körperteile mit Ausnahme der Lungen getrieben wird. Aus den Arterien tritt es durch die Kapillaren in die Venen über, durch die es in den rechten Vorhof des Herzens zurückgeführt wird. Dies ist der sogenannte grosse oder Körperkreislauf. Aus der rechten Vorkammer wird das Blut in die rechte Kammer getrieben, und von da in die Lungenarterie, durchströmt die Lungenkapillaren und fließt durch die Lungenvenen dem linken Vorhof zu, aus dem es wieder in die linke Herzkammer gelangt. Dies ist der kleine oder Lungenkreislauf. Jedes

Blutteilchen durchläuft also abwechselnd je einmal den großen und den kleinen Kreislauf.

In den Körperkapillaren wird das hellrote arterielle Blut durch Gasaustausch mit der Gewebsflüssigkeit in dunkelrotes, venöses Blut umgewandelt, in den Lungenkapillaren findet der entgegengesetzte Vorgang statt, und das Blut wird wieder hellrot. Die Lungenarterie führt also venöses Blut, die Lungenvene arterielles.

P f o r t a d e r k r e i s l a u f. Eine besondere Stellung nimmt in Bezug auf den Kreislauf die Leber ein. Sie erhält eine zweifache Blutzufuhr: 1. durch die Art. hepatica unmittelbar von der Aorta, 2. durch die Vena portae, die aus den Kapillarsystemen der Milz, des Pankreas, des Magens und des Darms hervorgeht. Das gesamte Blut strömt ab durch die Lebervenen zur Vena cava inferior.

Die Art. hepatica führt ausschließlich der Kapsel und der Stützsubstanz der Leber Blut zu und verhält sich genau wie jede andere Körperarterie. Die Vena portae verteilt sich im Leberparenchym und verhält sich anders wie alle anderen Venen, indem sie den Leberzellen Blut z u f ü h r t, statt Blut zum Herzen abzuführen. Dies erklärt sich daraus, daß das Blut der Darmkapillaren nicht eigentlich venöses, verbrauchtes Blut, sondern vielmehr mit Nährstoffen beladen ist, die der Leber zugeführt werden. Wichtig ist, daß in der Pfortader, als in einer Vene, die das Blut aus Kapillaren sammelt, nur ein sehr geringer Druck herrscht, dem bei der abermaligen Verteilung des Blutes in die Leberkapillaren verhältnismäßig große Widerstände entgegentreten, so daß in diesem Teil des Kreislaufs ziemlich leicht S t a u u n g e n auftreten können.

F ö t a l e r K r e i s l a u f. Die Umwandlung des venösen Blutes in arterielles, die beim Erwachsenen in den Lungen stattfindet, geschieht beim Fötus gleichzeitig mit der Aufnahme von Nährstoffen in der Placenta durch Austausch mit dem mütterlichen Blut. Die Placenta steht mit dem Gefäßsystem des Fötus durch die Nabelgefäße in Verbindung. Die Nabelvene führt das arteriell gewordene und zugleich mit Nährstoffen beladene Blut zur Leber, wo es teils durch die Vena portae in die Lebergefäße und durch diese in die untere Hohlvene, teils durch den Ductus venosus Arantii unmittelbar in die Hohlvene gelangt. In der Hohlvene und im rechten Vorhof mischt sich also das aus der Nabelvene stammende arterielle Blut mit dem aus den Körperkapillaren kommenden venösen Blut. Das Gemisch strömt aus dem rechten Vorhof zum Teil in die rechte Herzkammer und von da durch die Lungengefäße

und den Ductus Botalli in die Aorta, zum Teil durch das Foramen ovale in den linken Vorhof und von da durch die linke Herzkammer in die Aorta. Aus der Aorta geht es in den Körperkreislauf über und gelangt zum Teil in die beiden Nabelarterien, die von den Art. iliacae ausgehen. Es wird also immer nur ein Teil der gesamten Blutmenge der Placenta zugeführt, so daß die Gewebe des Fötus nur von einem Gemisch von arteriellem und venösem Blut durchströmt werden.

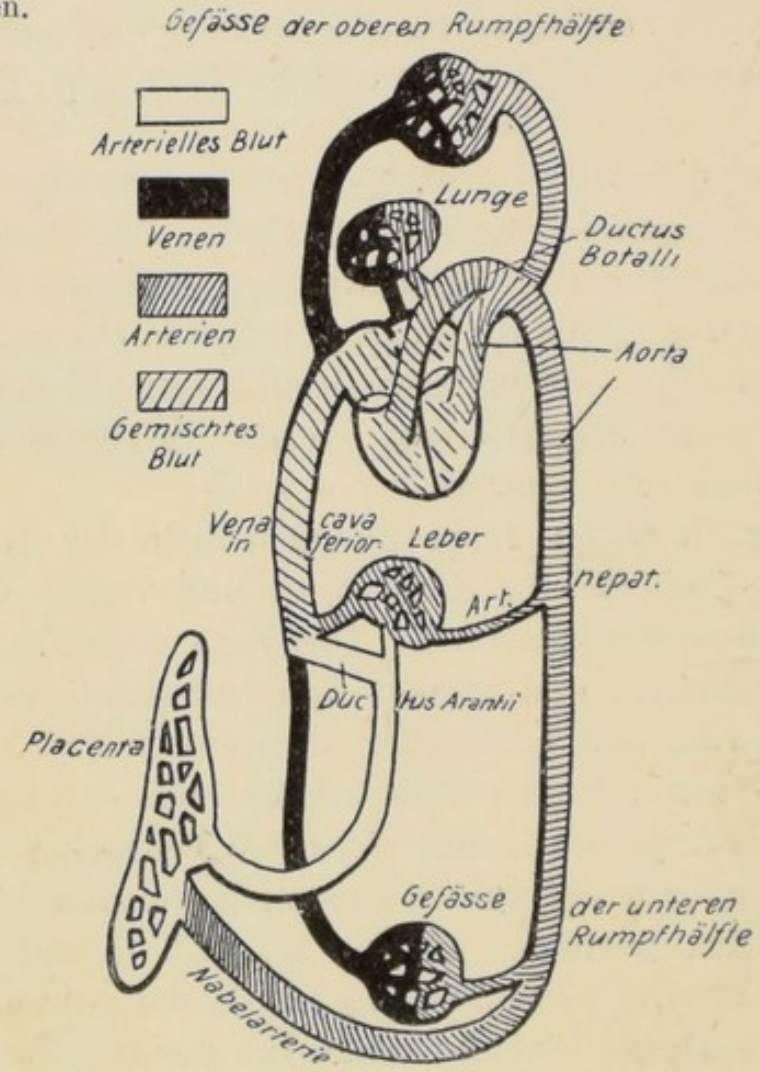


Fig. 10. Fötaler Kreislauf.

Bei der Geburt stockt mit der Durchtrennung des Nabelstranges der Blutstrom in den Nabelgefäßen, und zugleich eröffnet sich mit der Entfaltung der Lungen der Lungenkreislauf. Infolge der veränderten Druckverhältnisse schließt sich der Ductus Botalli und obliteriert in einigen Tagen vollständig. Ebenso schließt sich das Foramen ovale. Die Nabelvene wird zum Ligamentum teres der Leber, der Ductus venosus Arantii bildet ebenfalls einen soliden Strang.

Die Tätigkeit des Herzens.

Das Herz als Druckpumpe. Das Grundgesetz der Hydrodynamik, dem die Bewegung des Blutes in den Gefäßen gehorcht, besagt, daß eine Flüssigkeit stets vom Orte höheren Druckes zum Orte niedrigeren

Druckes hinströmt. Indem die Muskelfasern des Herzens sich zusammenziehen, bringen sie in den Herzhöhlen höheren Druck hervor, der das Blut in die Arterien treibt.

Die Zusammenziehung des Herzens beginnt an den Einmündungsstellen der Venen und schreitet nach Art einer peristaltischen Welle über die Vorhöfe fort, so daß das Blut gewissermaßen nach den Kammern zu ausgedrückt wird. Beide Vorhöfe ziehen sich gleichzeitig zusammen. Dann erschlaffen sie, und im selben Augenblick ziehen sich beide Herzkammern zusammen. Das in den Herzkammern vor der Zusammenziehung der Vorhöfe enthaltene Blut und das bei der Zusammenziehung der Vorhöfe in die Herzkammern getriebene Blut wird durch die Zusammenziehung der Kammern in die Arterien gepreßt, weil es durch die Atrioventrikularklappen gehindert ist, in die Vorhöfe zurückzutreten.

Die Periode der Zusammenziehung der Herzkammern heißt Systole, die darauffolgende der Erschlaffung heißt Diastole. Die Diastole der Kammern dauert länger als die des Vorhofs, so daß während einer kurzen Zeit das ganze Herz im Erschlaffungszustand ist. Diese Zeit nennt man die Herzpause. Während dieser Zeit füllen sich die Kammern und die Vorhöfe mit dem aus den Venen nachströmenden Blut an.

Das aus den Herzkammern in die Arterien gepreßte Blut kann bei eintretender Diastole nicht wieder in die Kammern zurückströmen, weil es durch die an den Ursprungsstellen der Arterien befindlichen Semilunarklappen daran verhindert wird.

Bau des Herzens.

Lage und Gestalt. Das Herz wird in der Brusthöhle durch den Herzbeutel und durch seine Verbindung mit den Gefäßstämmen in seiner Lage gehalten. Es ruht auf der Zwerchfellkuppe, mit etwas nach links gewendeter Spitze, und berührt mit einem kleinen Teil seiner Vorderseite die vordere Brustwand.

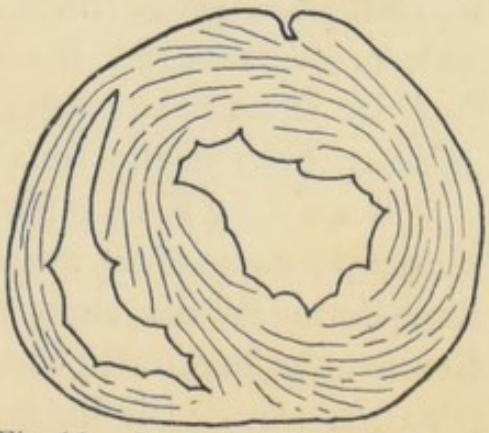


Fig. 11. Querschnitt des Herzens.

Die linke Herzkammer hat ungefähr die Gestalt eines mathematischen Kegels, während die

rechte schwalbennestartig an den Kegel der linken angesetzt erscheint. Daher ist auf dem Querschnitt die Höhle der linken Kammer rund, die der rechten mondsichelförmig.

Wandstärke. Die Wand der linken Kammer, die das Blut in die Aorta und durch den ganzen Körper zu treiben hat, ist etwa dreimal so dick wie die Wand der rechten, die das Blut nur durch den kleinen Kreislauf treibt. Die Wandungen der Vorhöfe sind viel dünner und schlaffer als die der Kammern.

Bau der Herzwände. Die Herzwände bestehen im wesentlichen aus Muskelfasern, Myocardium, sie sind innen von einer Endothelschicht, Endocardium, außen vom visceralen Blatt des Herzbeutels, Pericardium, überzogen. Die Muskelfasern weisen eine sehr verwickelte Anordnung auf, so daß man bis zu sieben verschiedene Schichten unterschieden hat. Jede Schicht hat von den benachbarten abweichende Richtung. Die Muskulatur der Vorhöfe besteht vorwiegend aus kreisförmig um die Vorhöfe verlaufenden Fasern. Sie ist von der der Kammer gänzlich getrennt, nur an einer Stelle geht ein Muskelbündel, das His'sche Bündel, von den Vorhöfen in die Kammerwand über. Die Fasern dieses Bündels werden auch mit einem dem Englischen entlehnten Ausdruck „Blockfasern" genannt, womit bezeichnet werden soll, daß an dieser Stelle die Leitung der Muskelerregung vom Vorhof auf die Kammern gehemmt werden kann.

Die Vorhöfe sind mit den Kammern durch faseriges Bindegewebe verbunden, das zwei Ringe, Annuli fibrosi, um die Vorhofkammergrenze bildet, an denen die Atrioventrikularklappen befestigt sind. Die Fasern der Herzkammerwände entspringen von diesen Faserringen, umspannen mit einer oder zwei Windungen die Herzkammern und laufen wieder zu den Faserringen zurück. Eine große Anzahl Fasern umgibt nur die linke Kammer, andere, vorwiegend die äußeren, umziehen beide Kammern. Auf der Innenfläche springen einzelne Muskelbündel als Trabeculae carneae in die Herzhöhlen vor.

Bau der Klappen. 1. Die Atrioventrikularklappen werden als Segelklappen bezeichnet, weil ihre Form an die eines antiken Segels erinnert, das von der Segelstange herabhängt und an den unteren Ecken durch Seile gehalten wird. Die linke Klappe, die aus zwei Zipfeln besteht,

heißt Valvula mitralis, die rechte, die aus drei Zipfeln besteht, Valvula tricuspidalis. Die Klappen werden durch Faltung des Endocardiums gebildet, sie bestehen also aus zwei Schichten Endocardium, zwischen die Bindegewebsfasern vom Annulus fibrosus und an der Basis auch Muskelfasern eingelagert sind. Ihre Gestalt ist annähernd die von Dreiecken, die mit ihrer Basis an der Vorhofskammergrenze festsitzen, während die Spitzen in die Kammer hineinhängen. An ihrer unteren Fläche und am Rande sind die Sehnenfäden, Chordae tendineae befestigt, die von den Papillarmuskeln, aus der Herzwand vorspringenden Bündeln von Herzmuskelfasern, entspringen. Die Klappen sind so breit, daß sie sich mit einem großen Teil ihres Randes aneinanderlegen, wenn sie sich unter dem Einfluß zunehmenden Druckes in der Kammer schließen. Indem sich die Papillarmuskeln zugleich mit der übrigen Herzmuskulatur zusammenziehen, wird der feste Verschluß der Vorhofmündung gesichert. Dabei sind die Klappen so leicht beweglich, daß sie sich schon beim leisesten Beginn der Druckwirkung schließen, so daß kein Tropfen aus der Kammer in den Vorhof zurückströmen kann.

2. Die Semilunarklappen sind in der Ursprungsstelle der Aorta und der Arteria pulmonalis befestigt, öffnen sich in der Richtung des Stromes vom Herzen nach den Gefäßen und schließen sich in der umgekehrten Richtung. Sie bestehen aus je drei losen Falten des Endotheliums, deren jede mit der Arterienwand zusammen einen nach dem Herzen zu geschlossenen Sack, Sinus valsalvae, bildet. Wenn bei der Erschlaffung der Herzkammern das in die Arterien gepreßte Blut in das Herz zurückdrängt, fängt es sich an den freien Rändern der Taschen und treibt diese nach der Mitte zu vor, so daß sie sich aneinander anlegen und die Lichtung des Gefäßes sperren. Dabei legen sich die Ränder mit einem ziemlich breiten

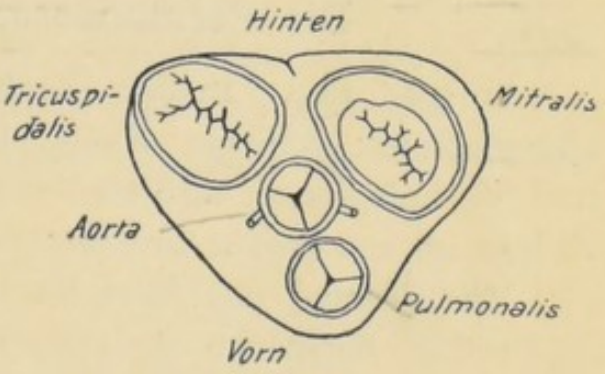


Fig. 12. Klappen des Herzens von oben gesehen.

Streifen gegen einander und werden durch die in der Mitte jedes Klappenrandes sitzenden Noduli Arantii in ihrer gegenseitigen Lage erhalten.

Wirkungsweise der Klappen. Durch die Klappen wird der Blutstrom gezwungen, stets die gleiche Richtung, aus den Venen durch Vorhof und Kammer hindurch in die Arterien, zu nehmen. Aus dem Vorhof entweicht das Blut in die Kammer, statt in die Venen zurückzutreten, weil die Zusammenziehung der Vorhöfe wie eine peristaltische Kontraktion von den Venenmündungen nach den Herzkammeröffnungen zu fortschreitet. Wenn sich die Kammern zusammenziehen, schließen die Atrioventrikularklappen sofort und vollständig die Öffnung nach dem Vorhofe ab. Es bleibt daher dem Blut nur noch der Ausweg in die Arterien. Da in den Arterien dauernd ziemlich hoher Druck herrscht, so sind die Semilunarklappen während der Diastole geschlossen. Wenn die Zusammenziehung der Kammer beginnt, vergeht erst eine gewisse Zeit, die „Anspannungszeit", ehe der Druck in der Kammer so hoch geworden ist, daß er die Semilunarklappen auseinandertreibt und das in der Kammer befindliche Blut in die Arterie preßt. Im Augenblick, in dem die Erschlaffung der Herzkammer beginnt, schließen sich die Semilunarklappen wieder. Das ausgetriebene Blut strömt nun unter dem Druck der gedehnten Arterienwände weiter, während das Herz sich von neuem füllt.

Die Formänderung des Herzens.

Diastole. In der Diastole stellt das Herz einen stark abgeplatteten schiefen Kegel dar, dessen Basis (= Kammer und Vorhofsgrenze, äußerlich der Sulcus circularis cordis) eine Ellipse ist mit großer transversaler und kleiner vertikaler Achse.

Die Füllung des Herzens in der Diastole wird gefördert durch den negativen intrathorakalen Druck, herrührend von der elastischen Kraft der Lungen und durch das Herabrücken der Herzbasis (s. S. 121 oben) für die Vorhöfe und durch die Systole der Vorhöfe für die Kammern.

Systole. In der Systole wird die Herzbasis nahezu kreisrund (der große Ellipsendurchmesser wird fast um $^1/_3$ verkleinert), die Höhe (Längsachse) wird verkürzt, die Herzspitze emporgehoben.

Bei der Verkürzung der Längsachse bleibt die Herzspitze an ihrem Orte, nur die Basis nähert sich ihr, rückt also herab. Hierdurch wird eine saugende Wirkung ausgeübt und damit die Füllung der in Diastole befindlichen Vorhöfe aus den großen Venen begünstigt.

Außerdem wird das ganze Herz etwas um seine Längsachse von hinten nach vorn gedreht im Sinne der Supination der rechten Hand, weil die Aorta und die A. pulmonalis, an denen das Herz aufgehängt ist, die aufsteigende Spirale, die sie miteinander bilden, bei ihrer Füllung aufzurollen streben.

Schlagvolumen. Der Rauminhalt einer Herzkammer in mittlerem Füllungszustand beträgt etwa 75 ccm = 80 g Blut = $^1/_{66}$ der gesamten Blutmenge des Körpers. Durch 66 Herzschläge, also binnen einer Minute, wird also eine Blutmenge gleich der gesamten im Körper vorhandenen Menge durch das Herz in die Gefäße getrieben.

Man nennt die Blutmenge, die mit einem Herzschlage aus der linken Kammer getrieben wird, das Schlagvolumen. Bei Muskelarbeit steigt mit der Herzfrequenz auch das Schlagvolumen bis etwa auf das Dreifache der Norm.

Die rechte Kammer fördert ebensoviel Blut wie die linke, so daß normalerweise den Lungenkreislauf und den Körperkreislauf die gleiche Blutmenge durchfließt und nirgends Stauung oder Entleerung eintritt.

Die Vorhöfe fassen etwas weniger Blut als die Kammern, und diese erhalten ihre volle Füllung nur dadurch, daß während der Herzpause der Blutstrom von den Venen durch den Vorhof hindurch schon die Kammer anfüllt, ehe der Vorhof sich in sie entleert.

Schlagvolumen beim Pferde. Nach Zuntz und Hagemann ist die Blutmenge, die jeder Ventrikel des Pferdes in der Minute fördert, bei Ruhe 29 l, bei Arbeitsleistung 53 l. Hieraus berechnet sich das Schlagvolumen, wenn man die Frequenz zu 40 in der Ruhe, 55 bei Arbeitsleistung annimmt, zu 0,75 l in der Ruhe, und 1 l bei Arbeit.

Für maximale Arbeit geben Zuntz und Hagemann ein Minutenvolum von 245 l bei einer Temperatur von 70 an, woraus sich ein Schlagvolum von über 3 l berechnet.

Die Druckverhältnisse im Herzen.

Der Druck in den Kammern wird gemessen, indem man eine Kanüle von der A. carotis in die linke oder von der V. jugularis in die rechte Kammer schiebt und sie mit einem elastischen Manometer verbindet. Die erhaltene Kurve zeigt, daß der Druck in den Kammern zuerst sehr steil ansteigt, dann sich kurze Zeit auf der Höhe hält oder nur sehr langsam weiter wächst und darauf plötzlich abfällt. Das Druckmaximum beträgt beim Menschen in der linken Kammer etwa 200 mm Hg, in der rechten nur etwa $^1/_3$ davon.

Die Kammer entwickelt bei ihrer Kontraktion zuerst nur Spannung um die eingeschlossene Blutmenge; ist die Spannung so groß geworden, daß sie den auf die Semilunarklappen wirkenden Druck überwiegt, so öffnen sich die Klappen, und dem Blut wird jetzt lebendige Kraft der Bewegung erteilt, es wird herausgetrieben. Der Herzmuskel arbeitet also nach dem „Überlastungsverfahren". Die Zeit vom Beginn der Kammersystole bis zur Öffnung der Semilunarklappen heißt Anspannungszeit, die Zeit von der Eröffnung bis zum nächsten Schluß der Semilunarklappen heißt Austreibungszeit; die erstere beträgt etwa $^1/_5$ der ganzen Systole.

In den Vorhöfen sind die Druckschwankungen erheblich kleiner.

Der Druck im Innern des Herzens ist bei Hunden zu 140 mm Quecksilber gefunden worden. Messungen am Pferde haben nur 120 mm ergeben, indessen beweisen die Messungen des Blutdruckes in der Carotis, daß bei größeren Tieren, wie Pferd, Rind u. a., der Druck etwa 150 mm betragen muß. (Vergl. unten „Blutdruck in den Gefäßen", S. 141.)

Mechanische Arbeit des Herzens.

Die mechanische Arbeit wird gemessen durch das Produkt aus der gehobenen Last und der erreichten Höhe = Q. h. Als Einheit dient das Meterkilogramm, mkg. h ist die Höhe, bis zu welcher das Herz die in ihm enthaltene Blutmenge vermöge seiner Kontraktion drücken würde, also = dem Druck; er beträgt in der Aorta des Menschen etwa 2,3 m Blutsäule. Q ist das Gewicht des Schlagvolumen = 0,08 kg.

Daraus ergibt sich für die linke Kammer als Arbeitsleistung bei jeder Systole = 0,08×2,3 = 0,184 mkg. Für die rechte Kammer beträgt sie etwa $^1/_3$ von der der linken = 0,06 mkg. Die Arbeit der linken + rechten Kammer + der beiden Vorhöfe beträgt in der Minute 18,46 mkg, in 24 Stunden 26 583 mkg. Diese Werte gelten für die Ruhe, bei starker Muskelanstrengung kann die Herzarbeit 2—5 mal so groß werden, weil die Herzfrequenz bis auf das Doppelte, das Schlagvolumen auf das 2—3 fache zunimmt.

Zu dem obigen Wert kommt eigentlich noch die Arbeit hinzu, die die Kammer leistet, indem sie dem ausgetriebenen Blut die ihm in der Aorta eigene StromgeschWindigkeit erteilt. Dieser Betrag kann vernachlässigt werden, da er nur etwa $1^1/_2$ % des obigen Wertes ausmacht; nur bei sehr starker Muskelarbeit wird er erheblich größer und kann bis zu einem Drittel des obigen Wertes anwachsen.

Die Hauptarbeit des Herzens wird also dazu benutzt, die Widerstände im Gefäßsystem zu überwinden, nur ein kleiner Teil wird in lebendige Kraft der Blutbewegung umgesetzt.

Die oben angegebenen mkg kann man auf Grund des mechanischen Wärme-Äquivalents (s. S. 7) auch in Calorien umrechnen.

Die gleiche Rechnungsweise auf die Herzarbeit des Pferdes angewendet, ergibt für Körperruhe 80 mkg in der Minute, also fast 12 000 mkg in 24 Stunden. Bei Arbeitsleistung steigt dieser Wert auf das Doppelte. Für kurze Zeit kann er sogar die 12 fache Höhe erreichen.

Rhythmus und Frequenz der Herzbewegungen.

Herzrhythmus. Die Tätigkeit der einzelnen Herzteile folgt einem bestimmten Rhythmus, indem erst die beiden Vorhöfe gleichzeitig arbeiten und im Augenblick, in dem die Vorhöfe in Diastole übergehen, die beiden Herzkammern in Systole kommen. Auf die Systole der Kammern folgt die Herzpause.

Man nennt den Zeitraum vom Beginn einer Vorhofssystole bis zum Beginn der nächsten eine Herzperiode. Die Herzperiode dauert beim erwachsenen Mann normalerweise etwa

0,8 Sekunden. Von dieser Zeit nimmt die Systole der Vorhöfe etwa 0,1 Sekunden, die der Kammern 0,4 Sekunden, die Herzpause 0,3 Sekunden ein.

Herzfrequenz. Man pflegt die Zahl der Herschläge, auf 1 Minute berechnet, als die „Herzfrequenz" anzugeben. Sie ist am bequemsten durch Fühlen des Pulses zu ermitteln, da sie mit der Pulsfrequenz identisch ist.

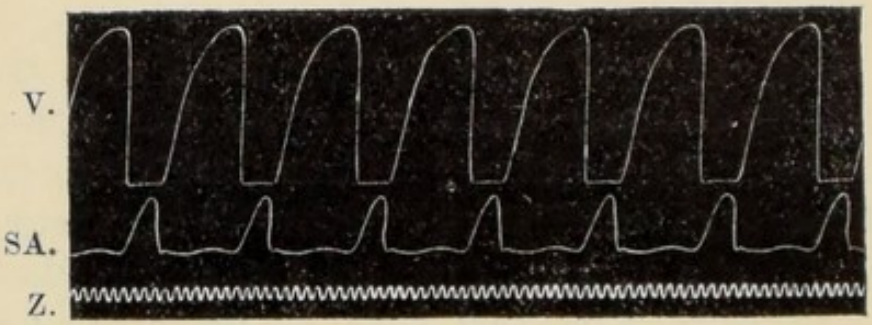


Fig. 13. Herzkurve vom Frosch, mit Suspensionsmethode aufgenommen. V. = Kurve des Ventrikels. SA. = des Sinus und Atrium. Z. = Zeitschreiber, jede Zacke 0,2 Sekunden.

Die Herzfrequenz ist je nach Lebensalter, Körpergröße, Geschlecht und verschiedenen anderen Bedingungen sehr verschieden.

Als normale Pulszahl für den erwachsenen Mann wird angegeben 75, für das Weib 80. Neugeborene haben 130—140 Pulsschläge. Größere Personen haben in der Regel kleinere Pulszahl. Die Pulszahl zeigt ferner eine Tagesschwankung, indem sie unter sonst gleichen Bedingungen morgens nach dem Schlafe am niedrigsten ist, nach der Mahlzeit am höchsten. Die Pulszahl wird sehr erheblich durch Muskelarbeit beeinflußt, sie ist daher merklich höher im Stehen und Sitzen als beim Liegen. Sie ist ferner erhöht während der Inspiration gegenüber der Exspiration, sie sinkt im Schlaf, im Hunger, in der Kälte, sie steigt in der Wärme, bei vermindertem Luftdruck[1]). Sie ist auch von psychischen Einflüssen abhängig, da bekanntlich Angst und Erwartung das Herz schneller klopfen macht. Endlich finden beträchtliche individuelle Unterschiede statt, da in vereinzelten

[1]) Zwischen Atemfrequenz und Pulsfrequenz besteht ein gewisser Zusammenhang, so daß mit steigender Atemfrequenz auch die Pulszahl zunimmt. Im allgemeinen rechnet man etwa 4 Herzschläge auf 1 Atmung.

Fällen bei gesunden Menschen die Pulsfrequenz selbst unter 40 gefunden worden ist.

Pathologisch ist die Pulsfrequenz erhöht im Fieber. (Ueber Regulierung der Herzfrequenz siehe unter Herzinnervation.)

Herzfrequenz bei Tieren. Die Herzfrequenz der Tiere zeigt sehr grosse Unterschiede, die teils von der Verschiedenheit der Konstitution, teils von Größe, Ernährung, Lebensweise abhängen.

Die kaltblütigen Tiere haben eine viel niedrigere Frequenz als die warmblütigen: Frosch 60, Schildkröte 20, Fische 20—24.

Die Vögel haben höhere Herzfrequenz (120—180).

Bei den Säugetieren zeigt sich die Frequenz von der Größe abhängig: Elefant 25—28, Pferd 25—46, Schwein, Schaf, Ziege 70—80, Hund 70—120, Katze 180—200, Kaninchen 150—180.

Beim Pferde ist auch der Einfluß des Geschlechts bemerkbar, da man bei Stuten und Wallachen etwa 10 Herzschläge mehr in der Minute zählt als bei Hengsten.

Begleiterscheinungen der Herztätigkeit.

Die Herztätigkeit macht sich auch außen durch verschiedene Anzeichen bemerkbar, die für die klinische Untersuchung der Herztätigkeit verwertet werden. Diese sind:

1. Der Spitzenstoß.

Während der Zusammenziehung der Ventrikel sieht man an der Stelle der Herzspitze, d. h. im 5. linken Interkostalraum zwischen Parasternal- und Mamillarlinie, die Brustwand pulsieren, und die aufgelegte Hand fühlt dort eine Erschütterung, den Spitzenstoß (Herzstoß).

Die Ursache hiervon ist die plötzliche Erhärtung des Herzens und die Erhebung der Herzspitze. Außerdem werden als Ursachen angeführt: der bei der Austreibung des Blutes nach hinten und oben erfolgende Rückstoß des Herzens in entgegengesetzter Richtung (wie bei einer Turbine) nach unten und vorn; ferner die erwähnte Supinationsbewegung des Herzens.

Auch den Spitzenstoß kann man sich graphisch registrieren lassen und erhält eine Spitzenstoßkurve (Kardiogramm).

2. Die Herztöne.

Man hört zwei Herztöne an der Brustwand über dem Herzen:

Der erste Herzton ist dumpf, tief, gedehnt und fällt zeitlich mit dem Herzstoß, also mit der Systole der Kammern zusammen: „systolischer Ton". Er ist über den Kammern, am stärksten über der Herzspitze zu hören. Da er auch am blutleeren Herzen auftritt und auch noch dann, wenn man den Schluß der Atrioventrikularklappen verhindert, kann er nicht oder höchstens zum Teil von der Spannung der Segelklappen herrühren. Er ist also hauptsächlich ein Muskelton.

Der zweite Herzton, kürzer, heller, entsteht beim Beginn der Kammer-Diastole, „diastolischer Ton". Er ist ein reiner Klappenton, durch Spannung der Seminularklappen bei ihrem Schluß hervorgerufen, daher am deutlichsten über der Aorta und A. pulmonalis im 2. Intercostalraum rechts und links neben dem Sternum zu hören.

3. Der Muskelstrom des Herzens. Wie an jedem Muskel, treten auch am Herzen bei seiner Zusammenziehung elektrische Spannungen zwischen Querschnitt und Längsschnitt der Muskelbündel auf, die sich durch elektrische Ströme im Körper ausgleichen. Man kann diese Ströme etwa von beiden Händen aus ableiten und durch ein Kapillarelektrometer oder durch das Einthovensche Saitengalvanometer mit einer photographischen Aufnahmevorrichtung aufzeichnen. Man sieht an der auf diese Weise entstehenden Stromkurve mehrere Wellen, die der Tätigkeit der Vorhöfe und der der Kammern entsprechen und aus deren Veränderungen bei Herzkranken die Art der Herzstörung zu erkennen ist.

Auch beim Hunde und beim Pferde sind diese Ströme am unverletzten Körper nachgewiesen worden, indem man die Ströme aus Wassergefäßen ableitete, in die die Füße der Tiere hineingestellt waren.

Eigentümlichkeiten der Herzmuskulatur.

a) Histologisch.

Die Muskelfasern des Herzens unterscheiden sich in folgenden Punkten von denen der übrigen quergestreiften Muskeln: 1. Sie haben kein Sarkolemm, 2. sind reich an Sarkoplasma, 3. haben

schmälere Fibrillen, die eine dichtere Querstreifung zeigen, 4. anastomosieren vielfach, 5. zerfallen in Zellenterritorien (bei gewöhnlicher quergestreifter Muskulatur: Kerne ohne bestimmte Anordnung, in großer Zahl an der Oberfläche der Fasern dicht unter dem Sarkolemm; bei Herzmuskulatur: Kerne im Innern der Fasern annähernd zentral, in gleichen Abständen, so daß jedem Kern ein gewisses Zellenterritorium entspricht). Nach neueren Untersuchungen werden die Zellgrenzen vorgetäuscht durch Kittstreifen, welche als Schaltstücke die Fibrillen zusammenhalten; diese laufen durch die Zellgrenzen hindurch und bilden durch Anastomosen ein plexusartiges Kontinuum 4. Die Muskelfasern der einzelnen Herzabschnitte weisen untereinander Verschiedenheiten auf; z. B. sind die der Vorhöfe (beim Frosch) weniger verästelt und schlanker als die der Kammern.

b) Physiologisch.

1. Jeder überhaupt wirksame Reiz ruft am Herzmuskel immer eine maximale Kontraktion hervor, während bei den übrigen quergestreiften Muskeln bei direkter Reizung die Größe der Kontraktion mit der Größe des Reizes wächst. „Alles- oder Nichts-Gesetz."

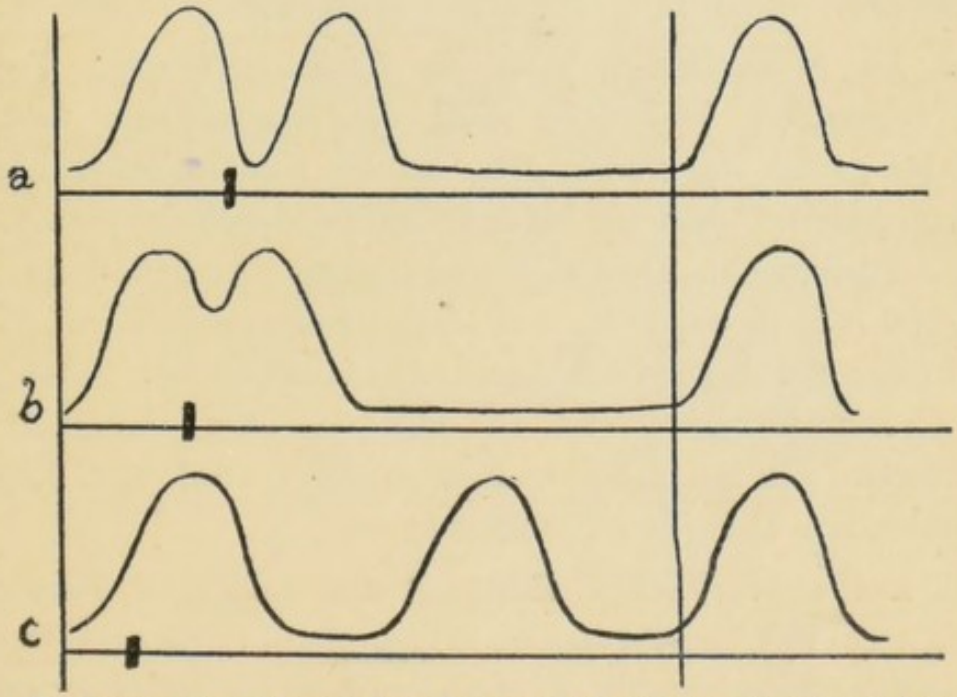


Fig. 14. Wirkung eines künstlichen Reizes (Induktionsschlag) auf den Herzrhythmus. Der Punkt auf der untern Linie bezeichnet den Reizmoment. Bei a und b fällt der Reiz in das Stadium der Erschlaffung, und ruft eine Extrasystole hervor, auf die die kompensatorische Pause folgt. Bei c fällt der Reiz in die refraktäre Periode und bleibt wirkungslos.

2. Der Herzmuskel verliert während seiner Kontraktion vollkommen seine Erregbarkeit. Dieses Stadium der Nicht-Reizbarkeit nennt man das „refraktäre Stadium".

3. Aus diesem Grunde ist der Herzmuskel normalerweise nicht tetanisierbar; denn immer muß erst das Stadium der Kontraktion abgelaufen, das Stadium der Erschlaffung begonnen haben, ehe ein Reiz wieder wirksam werden kann. Wechselströme von schnellster Frequenz rufen also nur ungeordnete Kontraktionen („Flimmern") hervor, die schließlich in „Wogen und Wühlen" übergehen.

4. Im Stadium der Erschlaffung nimmt die Erregbarkeit wieder zu. Trifft den Muskel dann ein Reiz, so ist die Kontraktion um so größer, je später die Reizung erfolgt. Da der auf eine solche Extrasystole folgende natürliche Reiz in das refraktäre Stadium der Extrasystole fällt, so bleibt die sonst an dieser Stelle einsetzende Kontraktion aus; es folgt eine Pause bis zum Moment des nächsten natürlichen Reizes, „kompensatorische Pause", die also länger ist als das gewöhnliche, zwischen zwei Kontraktionen liegende Intervall. Dabei ist es gleichgültig, ob eine oder mehrere Extrasystolen vorangehen; es erhält sich immer die physiologische Reizperiode. Dies Gesetz gilt für Kammer und Vorkammer, nicht aber für das Sinusgebiet.

5. Die Muskelfasern leiten die Erregung weiter. Von einer lokal begrenzten Reizstelle läuft die Kontraktion wellenartig über das ganze Herz hin. Eine solche Kontraktionswelle kann sich von jedem Punkte in jeder Richtung durch die ganze Muskulatur fortpflanzen. Ihre Geschwindigkeit beträgt beim Frosch 100—200 mm in der Sek. (bei den Skeletmuskeln des Frosches 3 m in der Sek.), sie wird durch Abkühlung stark herabgesetzt. Die Leitungsfähigkeit ist in den einzelnen Herzabschnitten verschieden, am langsamsten in dem die Vorhöfe und Kammern verbindenden Teil (den Blockfasern).

6. Bei rhythmischer Reizung des ruhenden Herzmuskels (Herzspitze) mit gleich starken Einzel-Induktionsschlägen steigen die aufeinanderfolgenden Zuckungshöhen bis zu einer gewissen Zahl stetig an, „Phänomen der Treppe".

7. Dauerreize (chemische, mechanische, galvanische) beantwortet der Herzmuskel mit rhythmischen Kontraktionen.

8. Der Herzmuskel besitzt die Fähigkeit der automatischen rhythmischen Reizerzeugung.

Reizbarkeit, Kontraktilität, Leitungsfähigkeit und Automatie hat man als die vier Grundvermögen der Herzmuskelsubstanz bezeichnet.

Innervation des Herzens.

A) Nerven, die von außen zum Herzen herantreten.

Sie sammeln sich im Plexus cardiacus (zwischen Aortenbogen und Teilungstelle der A. pulmonalis). Es sind der Vagus und die Rami cardiaci des Sympathicus aus dem Gangl. cervic. inf. und dem Gangl. stellatum. Sie sind in gewissem Sinne Antagonisten.

a) Der Vagus ist Hemmungsnerv.

Nach Durchschneiden beider Vagi steigt die Pulsfrequenz. Daraus muß man schließen, daß die Vagi normalerweise vom Zentrum her andauernd schwach erregt werden (Vagus-Tonus.). Das Herz ist also gewissermaßen dauernd ge-

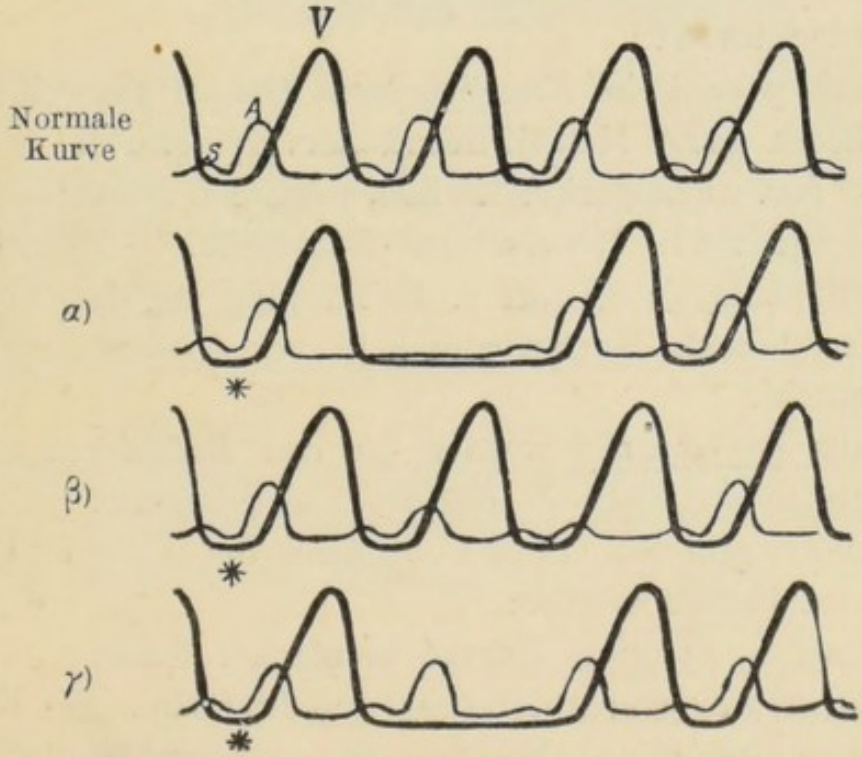


Fig. 15. Die Hemmungswirkungen des Vagus. Der * bezeichnet den Reizmoment. S = Sinus; A = Atrium; V = Ventrikel.

hemmt und zeigt seine eigentliche Schlagzahl erst, wenn die Wirkung der Vagi ausgeschaltet ist. Nach Reizung der peripherischen Enden der durchschnittenen Vagi vermindert sich die Herzfrequenz, und bei starker Reizung steht das Herz in Diastole still. Der Stillstand dauert aber selbst bei fortgesetzter Reizung niemals an, sondern das Herz fängt stets nach einiger Zeit wieder an zu schlagen.

Die Wirkung des Vagus zeigt ein beträchtliches Latenzstadium und eine Nachwirkung; sie setzt sich zusammen aus verschiedenen Wirkungen, indem sämtliche vier Grundvermögen der Herzmuskulatur schwächend (negativ) beeinflußt werden (s. Fig. 15). Man hat danach unterschieden eine negative

α) chronotrope Wirkung: Verminderung der Schlagfrequenz;

β) inotrope Wirkung: Die Zuckungshöhe ist nicht mehr maximal (in Fig. 15 β erstreckt sich diese Wirkung nur auf den Vorhof);

γ) dromotrope Wirkung: Die Fähigkeit der Reizleitung ist herabgesetzt, besonders an der Vorhof-Kammer-Grenze: „Blockierung der Reizleitung";

δ) bathmotrope Wirkung: die Reizbarkeit ist herabgesetzt.

Das Herzhemmungszentrum liegt im verlängerten Mark ein wenig entfernt vom Atemzentrum. Es kann gereizt werden direkt:

1. wie alle Zentra durch Dyspnoë,
2. durch Steigerung des Blutdruckes,
3. durch gewisse Gifte, z. B. Digitalin;

indirekt, reflektorisch:

1. durch psychische Erregung vom Gehirn aus (plötzlicher Schreck kann Herzstillstand hervorrufen),
2. von fast allen peripherischen, sensiblen Nerven aus und von gewissen Nerven der Bauchhöhle (Splanchnicus, Sympathicus); so ruft z. B. Klopfen auf das Abdomen beim Frosch Herzstillstand hervor (Goltzscher Klopfversuch).

Es kann gelähmt werden (so daß Beschleunigung des Herzschlages eintritt) durch Blutdruckerniedrigung.

Außerdem gibt es Gifte, welche die Vagusendigungen im Herzen treffen:

1. lähmend: Atropin, Kuraré in starker Dosis,
2. erregend: Muskarin, Nikotin und Digitalin. Die Kuraréwirkung wird durch Nikotin, die Atropinwirkung durch Muskarin aufgehoben.

b) Rami cardiaci n. sympathici, Nn. accelerantes.

Ihrer Wirkung nach werden sie besser augmentatorische oder fördernde Herznerven genannt. Die oben unter α—γ aufgeführten Wirkungen des Vagus fallen hier positiv aus.

Die Acceleratoren stammen aus dem Rückenmark; ihr Zentrum soll ebenfalls in der Medulla oblongata neben dem Hemmungszentrum liegen. Es scheint normalerweise nicht tonisch erregt zu sein, doch kann es reflektorisch vom Gehirn aus (psychische Einflüsse) und vom Herzen selbst aus zur Regulierung der Schlagfolge gereizt werden.

Bei gleichzeitiger Reizung des Vagus und der Acceleratoren ist die Gesamtwirkung nicht gleich der algebraischen Summe der Einzelwirkungen, vielmehr unterdrückt der Vagus gleichsam die Erregung der Acceleratoren.

B. Innerhalb des Herzens selbst liegen Ganglienhaufen

vom Hohlvenensinus bis zur Kammerbasis. Am Froschherzen unterscheidet man:

1. im Hohlvenensinus die Remakschen Ganglien,
2. an der Vorhof-Kammer-Grenze die Bidderschen Ganglien.

Ursache der Herztätigkeit.

Der Ursprung der Erregungen im Herzen ist noch nicht aufgeklärt. Jedenfalls muß er im Herzen selbst gelegen sein, da das herausgeschnittene Herz noch einige Zeit hindurch (bei Kaltblütern bisweilen einige Tage) regelmäßig weiter schlägt. Vagus und Sympathicus haben nur einen regulierenden Einfluß.

Neurogene Theorie.

Die einen sehen die eben genannten Ganglienhaufen als automatische Zentra an, besonders die Remakschen Ganglien, während den Bidderschen Ganglien nur die Reizübertragung und Leitung zukommt (Stanniusscher Versuch).

Myogene Theorie.

Andere schreiben der Muskelfaser selbst die Fähigkeit automatischer rhythmischer Kontraktion zu. Sie führen zum Beweise dafür an:

1. Das Herz schlägt schon im Embryo regelmäßig zu einer Zeit, wo noch keine Nerven und Ganglien darin nachzuweisen sind. Diese wachsen vielmehr erst später vom Rückenmark aus in das Herz hinein.

2. Auch die abgetrennte Herzspitze erwachsener Tiere schlägt regelmäßig weiter, und doch sind keine Ganglien bis jetzt darin gefunden.

3. Auch das durch Zickzackschnitte (senkrecht zur Längsachse) spiralig angeschnittene Herz bewahrt seine Reizleitung.

4. Erwärmung der Venen bedingt eine beschleunigte Kontraktion des ganzen Herzens, während Erwärmung des Atriums oder Ventrikels keine Beschleunigung hervorruft. Dies müßte der Fall sein, wenn die Kontraktion durch Ganglien oder Nervenleitung zustande käme, da diese ja auch in den Atrien und Ventrikeln vorhanden sind.

5. Die normale Herzkontraktion geht als peristaltische Welle von den Venenmündungen aus. Doch kann man künstlich auch eine antiperistaltische Welle erregen; es findet also „reziproke Leitung" im Herzen statt. Dies ist sicher nur im Muskel der Fall, denn die Übertragung von einem Neuron auf das andere ist immer nur in einer Richtung möglich.

Die Bewegung des Blutes in den Gefässen.

1. Bau der Gefäße.

Die Gefäßbahn, die das Blut bei seinem Kreislauf vom Herzen aus und zum Herzen zurück durchströmt, zerfällt in drei Abschnitte:

Arterien,
Kapillaren,
Venen.

Die Arterien sind im allgemeinen enger als die entsprechenden Venen, ihre Wand ist dicker. Die Arterienwand besteht aus vier Schichten, Endothel, Intima, Media, Adventitia. Das Endothel besteht aus einer einfachen Lage polygonaler Zellen, die Intima ist eine Bindegewebsschicht. Die Media enthält eine innere Längs- und eine äußere Ringfaserschicht glatter Muskeln, und bei den größeren Gefäßen

mehrere dicke Lagen elastischer Fasern. Die Adventitia besteht aus Bindegewebe.

Die Venen sind ebenso gebaut wie die Arterien, nur daß die Media bedeutend schwächer ist. Sie enthalten vielfach Klappen, die aus Falten der Intima bestehen und sich in der Richtung nach dem Herzen zu öffnen.

Die Kapillaren bestehen fast ausschließlich aus einer einzigen Lage von Endothelzellen, doch ist in neuerer Zeit nachgewiesen, daß sie von feinen Fasern umzogen werden, durch deren Zusammenziehung die Kapillaren verengt werden können. Der Durchmesser der Kapillaren beträgt etwa 2—6 μ, also gerade so viel, daß die Blutkörperchen hindurchschlüpfen können.

Durch ihren Bau haben die Gefäße zwei physiologisch wichtige Eigenschaften:

1. sie sind in hohem Maße ausdehnbar und elastisch,
2. sie können vermöge der in ihnen enthaltenen Muskelfasern verengt und erweitert werden.

Die Blutbahnen des großen und des kleinen Kreislaufs beginnen mit der Aorta und der Pulmonalis, die sich dann im Körper und in den Lungen verästeln.

Bei jeder Abzweigung ist die Summe der Querschnitte des Haupt- und Zweiggefäßes nach der Abzweigung größer, als der Querschnitt des Gefäßes vor der Verzweigung. Der Gesamtquerschnitt der Blutbahn erweitert sich also desto mehr, je weiter die Verzweigung fortschreitet. Die Summe des Querschnitts der Körperkapillaren ist 600 mal größer als der der Aorta. Im Venensystem besteht das umgekehrte Verhältnis, je zwei Zweigvenen bilden einen Venenstamm, dessen Querschnitt kleiner ist, als die Summe der Querschnitte der beiden Zweige.

Der Gesamtquerschnitt des Venensystems ist im allgemeinen größer als der des Arteriensystems an den entsprechenden Stellen. Auf je eine Arterie entfallen in der Regel zwei Venen von ungefähr derselben Weite wie die Arterie.

Der Querschnitt der Aorta beim Menschen kann durchschnittlich zu 5 Quadratzentimeter, beim Pferd zu 20 Quadratzentimeter angenommen werden. Nach Zuntz erweitert sich die Aorta des Pferdes unter dem Einfluß des Blutdruckes auf 60 Quadratzentimeter Querschnitt.

2. Strömungsgesetze.

Die Bewegung des Blutes in der Gefäßbahn geht nach den allgemeinen physikalischen Gesetzen der Hydromechanik vor sich. Die Hydromechanik zerfällt in die Lehre von den Gleichgewichtszuständen ruhender Flüssigkeiten, Hydrostatik, und die Lehre von den Bewegungen und Kräften in strömenden Flüssigkeiten, Hydrodynamik.

Hydrostatik. A. Das wichtigste Grundgesetz der Hydrostatik besagt: In einer Flüssigkeitsmenge wirkt der Druck gleichmäßig nach allen Richtungen. Eine Wassersäule, die vermöge ihrer Schwere von oben nach unten drückt, kann daher Wasser in Form eines Springbrunnens nach oben treiben.

B. Daher streben Flüssigkeiten in kommunizierenden Röhren, sich auf gleicher Höhe einzustellen (Gesetz der kommunizierenden Röhren). Ruhende Flüssigkeit hat immer horizontale Oberfläche.

Hydrodynamik. Bei der Bewegung von Flüssigkeiten treten durch das Beharrungsvermögen der strömenden Massen neue Kräfte auf, die den hydrodynamischen Gesetzen folgen.

A. Der erste Grundsatz der Hydrodynamik besagt, daß sich die Flüssigkeit vom Orte höheren Druckes nach dem Orte niedrigeren Druckes zu bewegt.

Wenn am Boden eines vollen Gefäßes eine Öffnung ist, weicht die Flüssigkeit dem Druck der oben lastenden Flüssigkeit aus und fließt nach unten. Die Ausflußgeschwindigkeit ist gleich der Geschwindigkeit, die beim freien Fall von der Höhe der drückenden Wassersäule erreicht werden würde. (Torricellisches Theorem.)

B. 1. Geschwindigkeit des Ausflusses durch Röhren. Strömt die Flüssigkeit unter gegebener Druckhöhe nicht frei aus, sondern durch eine gleichförmige, wagerechte Röhre, so erlangt sie nicht die volle Geschwindigkeit des freien Falles, sondern ein Teil der Druckwirkung wird infolge der Reibungswiderstände in Wärme umgesetzt.

Je länger die Röhre, um so größer ist der Teil der Druckkraft, der in Wärme übergeht, um so kleiner der, der in Bewegungsenergie übergeht, um so geringer also auch die Strömungsgeschwindigkeit.

Die Strömungsgeschwindigkeit ist also abhängig

1. vom Anfangsdruck,
2. von den Widerständen, die sich bemessen nach
   1. der Länge der Leitung,
   2. der Enge der Leitung,
   3. Der Rauhigkeit der Innenfläche,
   4. der Zähigkeit, Viskosität, der Flüssigkeit.
3. Bei Krümmungen und Verzweigungen treten noch besondere Widerstände auf.

Die Strömungsgeschwindigkeit läßt sich, wenn die unter 1. und 2. angeführten Bedingungen bekannt sind, nach der Poiseuille'schen Formel berechnen.

2. Druck beim Ausfließen durch Röhren. Der Druck, der in einer gleichmäßigen durchströmten Leitung herrscht, läßt sich messen,

indem man an beliebigen Stellen der Leitung senkrechte Steigröhren anschließt und beobachtet, wie hoch das Wasser in ihnen getrieben wird.

An der Ursprungsstelle der Leitung steigt das Wasser bis zur vollen Höhe des Anfangsdruckes. Am freien Ende der Leitung springt das Wasser mit derjenigen Geschwindigkeit hervor, die dem Anfangsdruck vermindert um den Teil entspricht, der in der Leitung in Reibungswärme übergegangen ist. Innerhalb der Leitung herrscht also an jeder Stelle derjenige Teil des Druckes, der noch nicht in Reibungswärme verwandelt worden ist, d. h. der Druck im Innern einer Ausflußröhre ist stets genau so groß, wie die bis zur Ausflußstelle zu überwindenden Widerstände. In einer gleichmäßigen Röhre nimmt daher der Druck auch gleichmäßig ab.

3. Geschwindigkeit in engen und weiten Röhren. Da die Flüssigkeiten im allgemeinen unveränderliches Volumen haben, so muß in einer zusammenhängenden Leitung stets durch jeden Abschnitt in gleicher Zeit die gleiche Flüssigkeitsmenge fließen. Ist ein Teil der Leitung weiter als der andere, so muß die Strömung eine geringere Geschwindigkeit annehmen, weil sonst in gleicher Zeit eine größere Menge durch diesen Abschnitt fließen würde. Umgekehrt muß in den engeren Teilen einer Leitung die Strömungsgeschwindigkeit größer werden.

4. Druck in engen und weiten Röhren. Der Hauptwiderstand, den die Flüssigkeit in der Röhre findet, besteht in der Wandreibung. Die Flüssigkeitsmenge teilt sich daher in eine nahezu stillstehende Wandschicht und einen viel schneller strömenden Axenfaden. Je enger die Röhre, um so dünner ist der Axenfaden im Vergleich zur Wandschicht. Daher ist der Widerstand in engen Röhren unverhältnismäßig größer als in weiten. In einer Leitung aus Röhrenstücken von verschiedener Weite nimmt daher der Druck in den engen Teilen viel stärker ab, als in den weiten.

C. Druckstöße in elastischen Röhren. Wirkt der Druck nicht andauernd, sondern in einzelnen Stößen, so hat er bei jedem Stoße außer den Reibungswiderständen auch das Beharrungsvermögen der gesamten Flüssigkeitsmenge in der Leitung zu überwinden. Es wird also durch einzelne Stöße, selbst wenn sie sehr stark sind, in einer starren Leitung nur eine verhältnismäßig kleine Flüssigkeitsmenge gefördert werden können.

Dies verhält sich anders bei einer Leitung, deren Wände elastisch dehnbar sind.

In einer elastischen Röhre kann ein Teil der Flüssigkeit in Bewegung gesetzt werden, während der übrige Teil in Ruhe verharrt, indem sich die Röhre an der Stelle, wo der Druck zuerst einwirkt, erweitert. Die dadurch hervorgerufene elastische Spannung wirkt dann auf den noch ruhenden Teil der Flüssigkeit als ein stetiger Druck, der, wenn die Spannung von Zeit zu Zeit durch neue Druckstöße unterhalten wird, eine dauernde Strömung in der Röhre hervorruft. Die gesamte für die Bewegung der Flüssigkeit erforderliche Energie muß allerdings von den ursprünglichen Druckstößen aufgebracht werden. Die elastische Spannung der Röhrenwand ist keine Energiequelle, sondern nur ein Energiespeicher. Sie wirkt aber energiesparend, denn es ist mehr Energie erforderlich, die gleiche

Flüssigkeitsmenge in einzelnen Stößen von hoher Geschwindigkeit zu bewegen, als in gleichmäßiger mittlerer Strömung.

D. Schlauchwelle bei Stromstößen in elastischen Röhren. Die Ausdehnung elastischer Röhren durch Stromstöße führt zu einer Erscheinung, die mit den bisher erwähnten Strömungserscheinungen nichts zu tun hat, nämlich zur Entstehung einer Wellenbewegung.

Die Wellenbewegung, undulatorische Bewegung, ist unabhängig von der Strömung, der translatorischen Bewegung, denn sie kann auch in stehender Flüssigkeit hervorgerufen werden.

Die Entstehung der Wellenbewegung läßt sich am besten an einer freien Oberfläche erklären: Wird in eine ruhende Wasserfläche an einer Stelle plötzlich ein fester Körper eingetaucht, so verdrängt er das umgebende Wasser, ehe das ruhende Wasser in der weiteren Umgebung ausweichen kann. Das verdrängte Wasser wird in die Höhe getrieben und erzeugt einen Wellenberg. Der Druck des Wellenberges verdrängt dann, genau wie zuerst der Druck des eingetauchten Körpers, die Wassermasse in der nächsten Umgebung, so daß diese ihrerseits aufsteigt. Dabei sinkt an der ursprünglichen Stelle der Wellenberg ein, und durch die Beharrung entsteht an dieser Stelle ein Wellental. Genau derselbe Vorgang wiederholt sich in stetigem Übergang für jede folgende Stelle, so daß die Welle ganz gleichmäßig über die Oberfläche hinläuft. Jedes Teilchen der Wasseroberfläche wird gehoben, etwas vorgeschoben, und dann gesenkt und gleichmäßig zurückgeschoben, so daß es annähernd eine Kreisbewegung ausführt. Die einzelnen Wasserteilchen kehren also an ihre Stelle zurück, die Wellenbewegung ist keine Fortbewegung des Wassers.

Durch die Reibungswiderstände nimmt die Wellenbewegung, je weiter sie vorschreitet, an Größe ab.

Genau dieselbe Erscheinung würde sich an einer Flüssigkeitsoberfläche zeigen, die von einer elastischen Membran überzogen wäre, nur daß dann außer dem Wasserdruck der Wellenberge die Spannung der emporgetriebenen Membran als bewegende Kraft in Betracht zu ziehen wäre. Daher würde in diesem Falle die Wellenbewegung um so schneller ablaufen, je stärker die Spannung der Membran im Verhältnis zur Schwere der Flüssigkeit wäre.

Ganz dasselbe, was für eine Füssigkeitsfläche gilt, die von einer Membran überzogen ist, gilt auch für eine von einem elastischen Schlauch allseitig umschlossene Flüssigkeitsmenge. Wird auf das eine Ende des Schlauches ein Druck ausgeübt, der die Flüssigkeit verdrängt, so entsteht ein Wellenberg, in Form einer allseitigen Erweiterung des Schlauches, die dann als „Schlauchwelle" an dem Schlauche weiterläuft.

Innerhalb der Schlauchwelle macht jedes Flüssigkeitsteilchen genau wie bei der Wasserwelle eine Kreisbewegung durch. Die Wasserteilchen kehren also in ihre Stellung zurück, die Schlauchwelle ist nur eine pendelartige Bewegung der Flüssigkeit und der Schlauchwand, die von einer etwa gleichzeitig vorhandenen Strömung der Flüssigkeit unabhängig ist.

Die Geschwindigkeit, mit der sich die Schlauchwelle fortpflanzt, hängt von der Spannung der Wand ab, sie ist um so größer, je stärker die Wandspannung.

Auf die Bewegung des Blutes in den Gefäßen lassen sich im großen und ganzen die Gesetze der gleichförmigen Strömung in starren Röhren anwenden.

Die Bewegung wird zwar durch einzelne Stöße, nämlich die periodische Zusammenziehung der Kammer hervorgebracht, aber diese Stöße folgen so schnell aufeinander, daß sie eine dauernde Ausdehnung der Arterienwände unterhalten, unter deren Einfluß das Blut stetig in die Kapillaren und Venen abfließt.

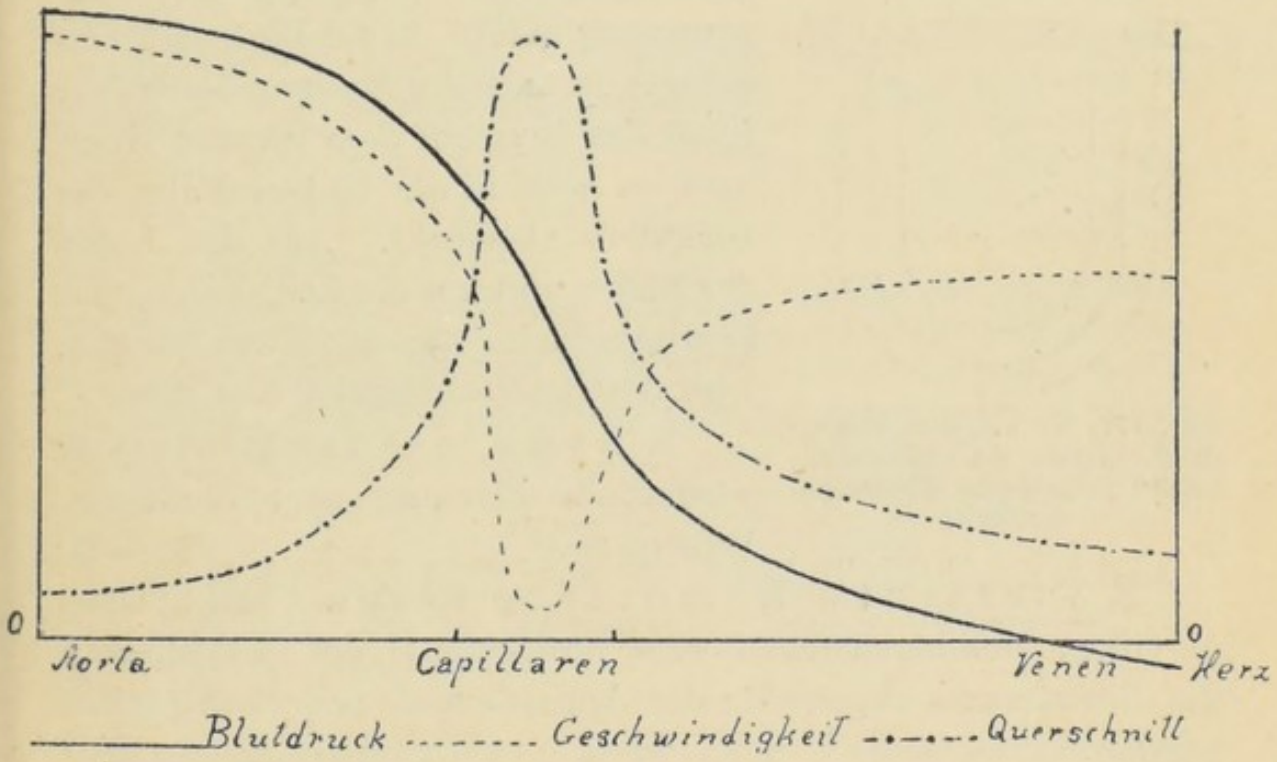


Fig. 16. Schematische Kurven des Querschnittes, des Druckes und der Geschwindigkeit des Blutstromes.

Die Geschwindigkeit des Blutstromes. Da der Querschnitt der Gefäßbahn vom Ursprung der Arterien an mit jeder Verzweigung zunimmt und durch jeden folgenden Teil des Gefäßsystems in der gleichen Zeit nur die gleiche Blutmenge fließt, wie durch den vorhergehenden, ist die Geschwindigkeit des gesamten Blutstromes umgekehrt proportional dem Gesamtquerschnitt der Gefäßbahn. Das Blut strömt sehr schnell in den großen Arterien, sehr langsam in den Kapillaren und wiederum sehr schnell in den großen Venen.

Die Geschwindigkeit, mit der sich das Blut in den Arterien bewegt, ist ungleichförmig und steigt mit jedem Herzschlag an.

Man muß daher unterscheiden zwischen Maximalgeschwindigkeit, die auch bei Körperruhe gegen 3 m beträgt, Minimalgeschwindigkeit, die an der Aortenwurzel während der Diastole fast Null ist, und mittlerer Geschwindigkeit.

Die Geschwindigkeit des Blutstromes ist auf folgende Weisen unmittelbar gemessen worden:

1. Volkmanns Hämodromometer (s. Fig. 17).

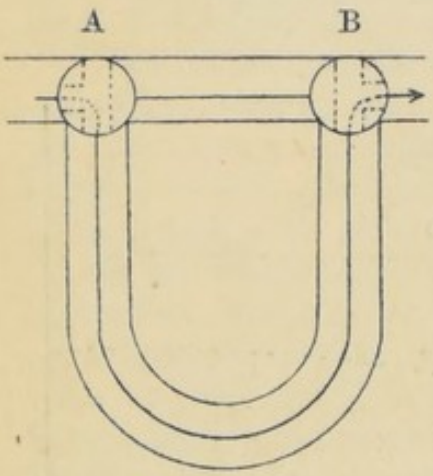


Fig. 17. Volkmanns Hämodromometer. A und B gleichzeitig arbeitende Dreiwegebahnen.

Ein U-förmiges Rohr wird, mit Sodalösung zur Verhütung der Blutgerinnung gefüllt, in ein Blutgefäß eingefügt; je nach der Stellung der Hähne fließt das Blut auf dem geraden Wege, oder es wird in die längere Bahn der Glasröhre abgelenkt. Aus der Länge der Röhre und aus der Zeit, welche das Blut gebraucht, um sie zu durchlaufen, wird die Geschwindigkeit bestimmt.

2. Ludwigs Stromuhr läßt wiederholte Messung nach ähnlichem Prinzip zu.

3. Vierordts Hämotachometer. Ein Pendel in einem Messingkästchen wird proportional der Schnelligkeit des Blutstromes abgelenkt; der Apparat muß empirisch geeicht werden.

4. Chauveau-Lortets Hämodromograph: Ein in das Lumen der Arterie eingefügtes Stäbchen wird, wie das Strompendel, abgelenkt.

5. Das Prinzip der Pitotschen Röhre wurde von Marey und von Cybulski angewendet. Ein Rohr mit zwei Steigröhren wird in eine Arterie eingeschaltet, der Unterschied in den Steighöhen ist um so größer, je größer die Stromgeschwindigkeit.

Aus Messungen mit diesen Apparaten ergibt sich, daß die mittlere Geschwindigkeit des Blutstromes

in der Aorta etwa ½ m,

in den Hohlvenen etwa die Hälfte, also ¼ in der Sekunde beträgt.

Diese Zahlen gelten für Mensch und Pferd bei Körperruhe. Bei Arbeit nimmt Zuntz für das Pferd Geschwindigkeiten bis zu 248 cm an.

In den Kapillaren kann die Strömung unter dem Mikroskop beobachtet werden, sie beträgt etwa 0,8 mm in der Sekunde, ist also etwa 600 mal geringer als in der Aorta. Hieraus kann man sich eine Vorstellung von der Zunahme des Querschnittes in den Kapillaren machen, da ja die Geschwindigkeit umgekehrt proportional dem Querschnitt ist.

Hieran knüpfen sich die Fragen:

1. In welcher Zeit geht die ganze Blutmenge einmal durch das Herz hindurch?

Da ein Ventrikel rund $^1/_{66}$ des Gesamtblutes faßt, so werden 66 Systolen in 66 Herzschlägen = 66 × 0,8 Sekunden = rund 53 Sekunden die gesamte Blutmenge austreiben, also auch durch den Körper und die Lungen.

2. Wieviel Zeit braucht ein Blutkörperchen, um durch den ganzen Kreislauf wieder an dieselbe Stelle zurückzukommen?

E. Hering spritzte zentralwärts in eine V. jugularis eine unschädliche Lösung von Ferrocyankalium ein. Das peripherische Ende der Vene entleerte sich in Näpfchen mit Eisenchlorid, die in bestimmten Zeitabständen vorbeigeführt wurden. Sobald das erste Ferrocyankalium ausfloß, entstand in dem betreffenden Näpfchen Berlinerblau. Es ergab sich für den Hund die „Umlaufzeit des Blutes" zu etwa 15 Sekunden = 27 Herzschlägen; danach wurde sie für den Menschen zu etwa 22 Sekunden berechnet.

Diese Angaben sind nur im Sinne von Durchschnittswerten aufzufassen, weil in Wirklichkeit einzelne Blutmengen in einzelnen Gefäßbezirken viel langsamer bewegt werden können.

Der Blutdruck. Durch die Zusammenziehungen der Herzkammern wird stoßweise Blut in die Arterien gepreßt, deren Wände dadurch ausgedehnt werden. Unter dem dadurch entstehenden Druck fließt das Blut nach den Kapillaren ab, so daß sich die Arterien verengen und der Druck nachläßt. Gleichzeitig wird aber durch die fortwährend folgenden Herzschläge die Blutmenge in den Arterien erneuert.

Der Druck in den Arterien ist daher schwankend, er nimmt bei der Systole zu, bei der Diastole ab. Man hat zu unterscheiden zwischen systolischem, diastolischem und mittlerem arteriellen Blutdruck. Da die systolische Erhöhung des Blutdruckes kürzere Zeit dauert, als die diastolische Abnahme, nimmt der mittlere Blutdruck nicht die mittlere, sondern eine dem diastolischen Druck nähere Stelle ein.

Der Druck nimmt in den Gefäßen, wie in jeder durchströmten Leitung in dem Maße ab, als Widerstände überwunden

werden. Vom Herzen an, bis zur Einmündung der Venen in das Herz, herrscht also immer niedriger werdender Druck.

In den verhältnismäßig weiten Gefäßstämmen, bis zur Verzweigung in die Endarterien, ist der Widerstand gegen die Durchströmung gering, der Druck nimmt nur wenig ab. Die Verzweigungen setzen zwar besondere Widerstände, aber wegen der gleichzeitigen Vergrößerung des Gesamtquerschnittes fällt dies nicht ins Gewicht. In den kleinsten Arterien und in den Kapillaren wird wegen der Verengung der Blutwege der Widerstand sehr groß, und hier sinkt der Druck sehr schnell ab. Im großen Venensystem besteht infolgedessen sehr niedriger Druck, der in der Nähe des Herzens bei der Einmündung in den Brustraum sogar unter Atmosphärendruck sinkt, so daß in geöffnete Venen Luft eingesaugt wird.

Der Blutdruck wird am Versuchstier gemessen, indem man eine Glaskanüle in ein Blutgefäß einfindet und mit einem Manometer verbindet.

Der englische Geistliche Stephan Hales bestimmte 1733 zuerst den Blutdruck beim Pferde, indem er die Höhe maß, zu der das Blut selbst in einer senkrechten Röhre emporgetrieben wird. Poiseuille benutzte ein Quecksilbermanometer, Ludwig brachte auf die Kuppe des Quecksilbers im offenen Schenkel einen Schwimmer an, der die Schwankungen des Druckes mit einem Schreibstift auf vorbeibewegtes Papier aufzeichnete. Dies war die erste Anwendung der graphischen Methode in der Physiologie 1847. Die Form der Druckkurve wird aber durch das Quecksilbermanometer nicht treu wiedergegeben, weil die schwere Quecksilbermasse, wenn sie durch einen Druckstoß in Schwung gebracht ist, zu hoch hinaufschießt und dann auch wieder zu tief hinabschwingt.

A. Fick, Hürthle, Gad haben deswegen Federmanometer angegeben, bei denen die Massenbewegung auf ein möglichst geringes Maß beschränkt ist. Bei Fick und Hürthle wirkt der Blutdruck auf eine elastische Gummimembran, bei Gad auf eine feine Stahlblechplatte ein. Die Druckbiegungen der Membran werden durch Hebelübertragung in vergrößertem Maßstabe auf einer Schreibtrommel verzeichnet.

Der Blutdruck wird am Lebenden auf die Weise gemessen, daß man auf die Haut über einer Arterie einen Druck ausübt, der grade genügt, den Puls in dem unterhalb gelegenen Teile der Arterie verschwinden zu machen. Dies wird offenbar dann eintreten, wenn der äußere Druck den inneren, also den Blutdruck, um eine ganz kleine Größe übersteigt. Indem man also die Größe des erforderlichen Außendruckes feststellt, mißt man dadurch zugleich den inneren Druck (s. Fig. 18).

Der Außendruck wird durch Aufblasen eines um den Arm, V, gelegten Gummischlauches erzeugt, der von einem undehnsamen Gurt, D, umgeben ist. Mit dem Schlauch ist ein Quecksilbermanometer, M, verbunden, das den aufgewandten Druck anzeigt. Nach diesem Grundgedanken sind

Apparate von v. Basch, Gärtner, Riva Rocci, Recklinghausen angegeben worden, die als „Tonometer" bei klinischen Untersuchungen angewendet werden. Das Verfahren ergibt aber im besten Fall nur Vergleichswerte, während die Bestimmung der eigentlichen Höhe des Druckes unsicher bleibt.

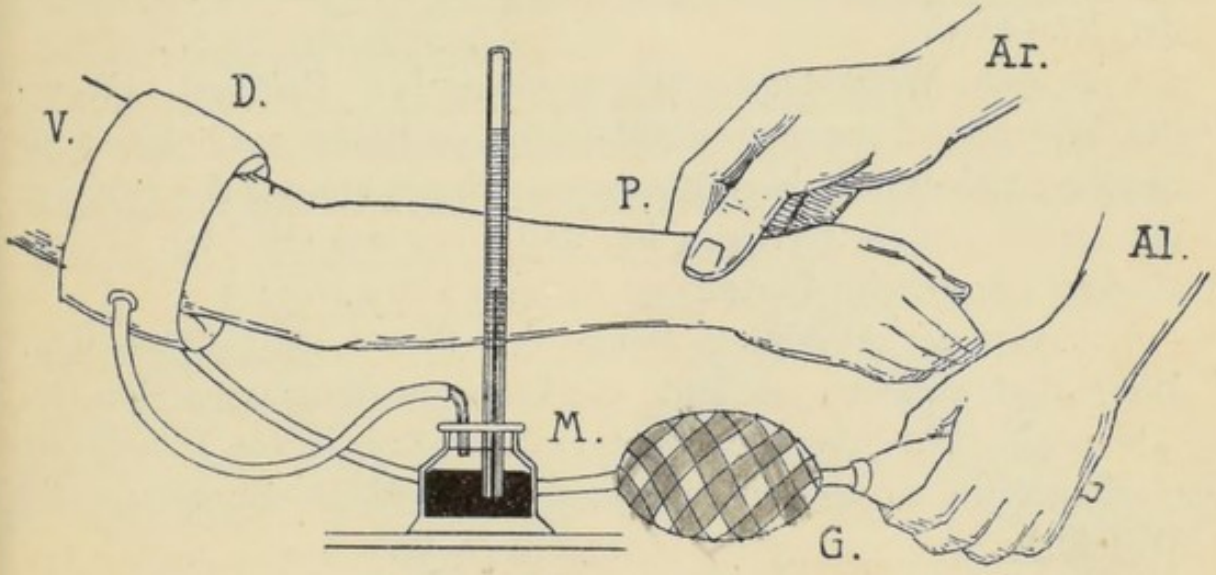


Fig. 18.

150 Der Blutdruck in der Aorta wird für den Menschen zu 180 mm Quecksilber, beim Pferde zu etwa ebensoviel, bei kleineren Tieren entsprechend niedriger angenommen.

In der Lungenarterie beträgt der Druck nur etwa $^1/_3$ des Aortendrucks.

Aenderungen des Blutdruckes.

I. Allgemeine Blutdruckschwankungen.

Der mittlere Blutdruck hängt im wesentlichen von drei Umständen ab:

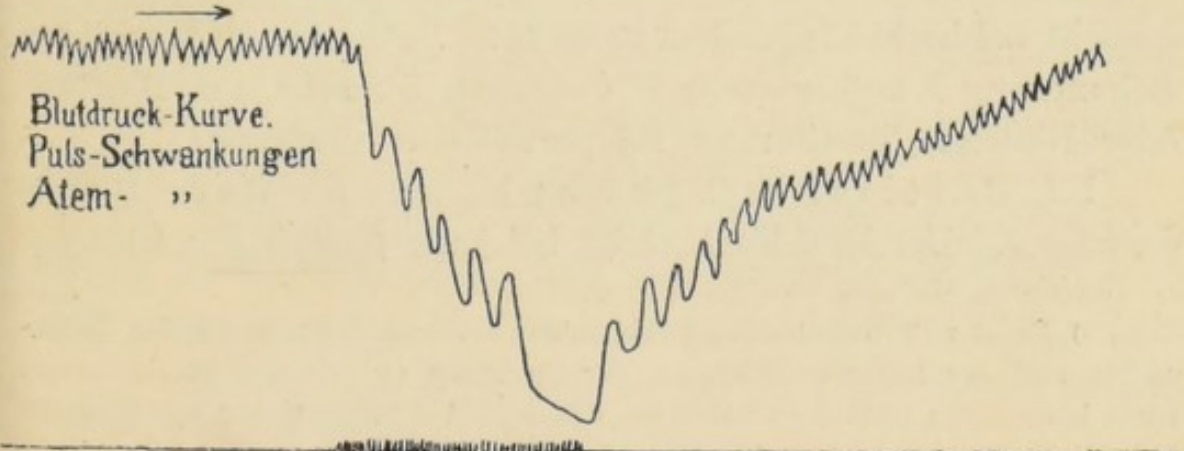


Fig. 19. Wirkung des Vagus auf den Blutdruck (mit dem Gad'schen Tonographen verzeichnet.)

1. von der Energie der Herztätigkeit. Mit zunehmender Frequenz und Stärke der Herztätigkeit muß unter sonst gleichen Bedingungen das Blut schneller strömen, und es muß also ein größeres Druckgefälle vorhanden sein, d. h. der Anfangsdruck muß steigen. Umgekehrt sinkt bei Abnehmen der Herztätigkeit der Blutdruck;

2. vom Widerstand der peripherischen Gefäße[1]). Wenn der Widerstand gegen das Abfließen des Blutes zunimmt, muß das Blut sich stauen, bis mit zunehmender Spannung der Arterien der Druck soweit gestiegen ist, daß trotz des erhöhten Widerstandes die gleiche Blutmenge abfließt wie zuvor;

3. von der absoluten Menge des Blutes im Gefäßsystem. Wird Blut entleert, so läßt die elastische Spannung der Gefäße nach. Wird das Gefäßsystem durch Zufuhr von Flüssigkeit stark gefüllt, so besteht eine erhöhte elastische Spannung der Wände[1]).

II. Örtliche Änderungen des Blutdrucks.

1. Der Blutdruck kann in bestimmten Gefäßgebieten geändert werden, indem sich die Gefäße dieser Gebiete erweitern oder verengern;

2. das Blut unterliegt innerhalb des Gefäßsystems der Wirkung der Schwere.

Für ein geschlossenes Kreislaufsystem in starren Röhren gilt allerdings, daß die Schwere auf die Strömungen keinen Einfluß hat, weil nach dem Gesetz der kommunizierenden Röhren die absteigende Blutsäule auf einer Seite die Schwere der Aufsteigenden auf der anderen Seite das Gleichgewicht hält. Für das Gefäßsystem gilt aber diese Betrachtung nicht, weil die Wände nachgeben und infolgedessen eine Blutstockung durch die Schwere entstehen kann.

Daher wird die Hand bei emporgestrecktem Arm blaß, das Gesicht bei herabhängendem Kopf rot u. s. f. Hiervon wird bei Behandlung Kranker vielfach Gebrauch gemacht, um Blutfülle oder Blutleere bestimmter Körperteile hervorzurufen.

III. Zeitliche Schwankungen des Blutdrucks. Der Blutdruck steigt bei jeder Systole des Herzens,

[1]) Es ist zu unterscheiden zwischen der elastischen Spannung der Gefäßwände und der Zusammenziehung der in ihnen enthaltenen Muskelfasern. Diese können die Gefäße so verengen, daß auch bei viel geringerer Blutmenge die gleiche Spannung besteht, wie sonst erst bei starker Ausdehnung. Auf dem Verengungszustand der Gefäße beruhen die Änderungen des peripherischen Widerstandes.

so daß die Blutdruckkurve, mit einem Manometer registriert, die Form einer Reihe periodischer Zacken zeigt.

Außerdem aber sind meist noch Schwankungen an dieser Zickzacklinie bemerkbar, die von den Atembewegungen abhängen. Bei jeder Inspiration steigt die Blutdruckkurve, bei jeder Exspiration fällt sie.

Außer den systolischen und den respiratorischen Blutdruckschwankungen zeigt die Blutdruckkurve noch mehrere Arten rhythmischer Schwankungen von größerer Periode, unter denen

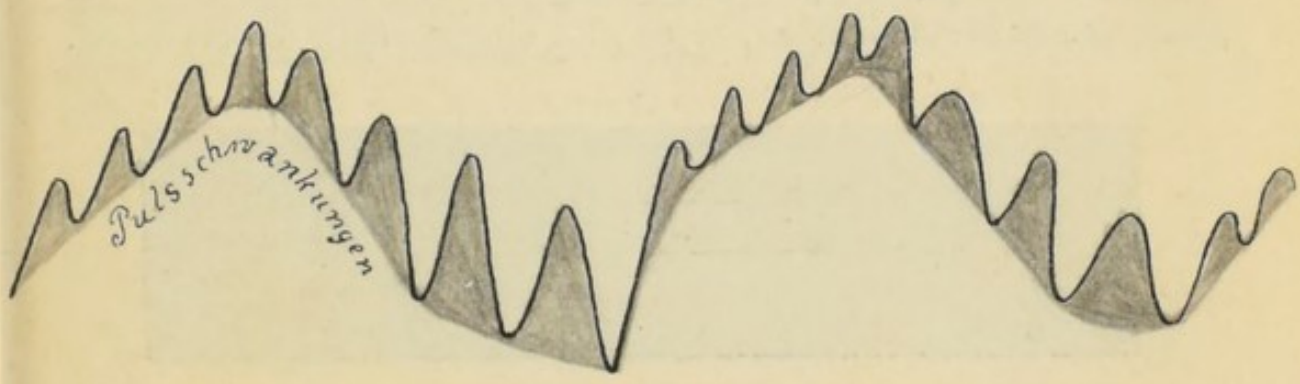


Fig. 20. Atemschwankungen des Blutdruckes mit dem Hg-Manometer nach Ludwig an der Carotis eines großen Hundes verzeichnet.

die Traube-Heringschen Blutdruckschwankungen zu erwähnen sind. Die Ursache dieser Schwankungen ist strittig.

Die Lehre vom Puls.

Entstehung der Pulswelle. Zugleich mit der Fortbewegung des Blutes erzeugt die Systole des Herzens auch eine Schlauchwelle in der Aorta, die sich längs der größeren Arterien fortpflanzt. (Vergl. S. 136.)

Mit aufgelegtem Finger läßt sich die Schlauchwelle der Arterien als sogenannter Pulsschlag fühlen.

Die Geschwindigkeit, mit der die Pulswelle an den Gefäßen entlang läuft, ist abhängig von der Spannung der Gefäßwand und beträgt 6—9 m. Man kann sie messen, indem man an zwei verschieden weit vom Herzen entfernten Arterien den Augenblick bestimmt, in dem die Pulswelle eintritt.

Die Form der Pulswelle. Mit dem Finger kann der Geübte unterscheiden, ob ein Puls schnell oder langsam,

groß oder klein ist. Genauer kann man die Form der Pulswelle mit Registrierapparaten, Sphygmographen, untersuchen, die mit einem Tasthebel auf die Haut über dem Gefäße aufgesetzt werden und mit einem Schreibhebel die Form des Pulses vergrößert aufzeichnen.

An der so entstehenden Pulskurve unterscheidet man einen steil aufsteigenden Schenkel, eine Spitze, und einen flacher absteigenden Schenkel, der eine zweite kleinere Erhebung zeigt. Ist die zweifache Erhebung auch dem Finger fühlbar, so bezeichnet man den Puls als doppelschlägig, dikrot. An der Kurve ist der Dikrotismus stets sichtbar, er ist also eine normale Erscheinung.



Fig. 21. Pulskurve.

Als Ursache der Dikrotie wird von einigen die Reflektion der Pulswelle an den Endverzweigungen der Gefäße, von anderen ein Rückschlag der Blutsäule beim Schluß der Taschenklappen angesehen.

Der normale Dikrotismus ist katakrot, d. h. die Erhebung liegt auf dem absteigenden Schenkel. Erhebungen des aufsteigenden Schenkels heißen Anakrotismus.

Frequenz des Pulses siehe unter Herzfrequenz.

3. Innervation der Gefässe.

Wirkung der Gefäßmuskeln. Die Blutverteilung wird dadurch geregelt, daß sich die Gefäße vermöge ihrer Muskelfaserschicht verengen und erweitern.

Arbeitenden Muskeln, tätigen Drüsen u. s. w. kann durch Erweiterung der Gefäße das Vielfache der Blutmenge zugeführt werden, die sie in der Ruhe erhalten.

Die großen Venenstämme des Bauches, besonders in Leber und Milz, können, wenn sie erschlafft sind, soviel Blut aufnehmen, daß im ganzen übrigen Gefäßsystem relative Blutleere

eintritt. Die Gefäße der Bauchorgane bilden also gewissermaßen ein Sammelbecken, von dem aus die Blutzufuhr zu allen übrigen Körperteilen geregelt werden kann.

Die Gefäßnerven. Die Muskeln der Gefäße stehen unter dem Einfluß von Nerven, die als vasomotorische Nerven bezeichnet werden. Es gibt Nerven, die Verengerung der Gefäße hervorrufen, und Nerven, die Erweiterung hervorrufen: Vasokonstriktoren und Vasodilatatoren.

1. Gefäßverengernde Nerven. Das Zentrum der gesamten Vasokonstriktoren liegt im oberen Teil der Rautengrube der Medulla oblongata. Die Gefäßnerven für den Kopf gehen unterhalb des Halsmarkes ab und treten zum Hals-Sympathicus; die für den Rumpf und die Extremitäten verlassen das Rückenmark durch die vorderen Wurzeln und treten durch die Rami communicantes in den Sympathicus über. Sie verlaufen entweder als besondere sympathische Nervenstränge weiter (z. B. Splanchnici) oder schließen sich weiterhin den peripherischen Spinalnerven an.

Das vasomotorische Zentrum wird tonisch erregt. Durchschneidet man an einer Stelle das Rückenmark, so tritt Erweiterung der Gefäße ein, zu denen die unterhalb entspringenden Nerven verlaufen. Nach einiger Zeit aber stellt sich der Tonus wieder her. Es müssen also auch Zellen des Rückenmarkes die Funktion des Zentrums übernehmen können. Übrigens kann sich auch nach Durchschneidung eines peripherischen vasomotorischen Nerven der Tonus in der Arterienwand wieder herstellen.

Wodurch der normale Tonus des vasomotorischen Zentrums unterhalten wird, ist unbekannt.

Erhöht wird der Tonus durch Sauerstoffmangel und Kohlensäurereichtum des Blutes (daher bei Erstickung die Verengerung der Gefäße und die außerordentliche Erhöhung des Blutdruckes, daher auch in der Leiche die Blutleere in den Arterien), durch psychische Einflüsse (Schreck, Angst), durch sensible Reize der Haut.

Verringert wird der Tonus bei Reizung des zentralen Endes des **N. depressor**, der vom Anfangsteil der Aorta in die Bahn des Vagus übertretend zum Gefäßzentrum geht. Es darf angenommen werden, daß, wenn der Druck in der Aorta

ein größeres Maß überschreitet, der Depressor gereizt wird, so daß sich der Blutdruck gewissermaßen selbsttätig reguliert.

2. Die gefäßerweiternden Nerven.

Vasodilatatoren finden sich z. B. in der Chorda tympani für die Gefäße der Submaxillar-Speicheldrüse und für den vorderen Zungenabschnitt, in den Nn. erigentes für die Gefäße des Penis. Durch die stärkere Blutfüllung kommt die Erektion zustande.

Ob es ein besonderes Zentrum der Vasodilatatoren in der Med. oblongata gibt, ist noch unsicher. Für die Extremitäten verlaufen sie mit den Konstriktoren zusammen in den gewöhnlichen Nervenstämmen. Man kann sie darin getrennt nachweisen dadurch, daß die Konstriktoren durch stärkere tetanisierende Reize erregt werden, die Dilatatoren durch schwache rhythmische. Auch sterben nach der Durchschneidung die Konstriktoren früher ab.

Über die Art, wie die Gefäß-Erweiterung zustande kommt, wissen wir nichts.

6. Die Atmung.

A. Mechanik der Atmung.

I. Bewegungen.

Zweck der Atembewegungen. Durch die Atembewegungen wird in rhythmischem Wechsel Luft in die Lunge gesaugt und wieder ausgestoßen. Der Zweck dieser rhythmischen Tätigkeit ist einerseits, immer neue Mengen Sauerstoff in den Körper so einzuführen, daß er aus den Lungenalveolen in das Blut der Lungenkapillaren aufgenommen werden kann, und andererseits die vom Blute in die Lungenalveolen abgegebene Kohlensäure abzuführen. Für das Säugetier kommt die Sauerstoffzufuhr durch die Lungen allein in Betracht, während niedere Tiere beträchtliche Mengen von Sauerstoff auch durch die Haut aufnehmen können, ganz abgesehen von den durch Kiemen atmenden, im Wasser lebenden Fischen und Amphibien.

Nicht bei allen Tieren, die durch Lungen atmen, besteht der gleiche Mechanismus der Atmung, wie bei den Säugetieren, bei denen die Luft in die Lunge gesaugt wird. Der Frosch z. B. schluckt die Luft in die Lunge.

Beim Fötus, der nicht atmet, sondern seinen Sauerstoff durch Austausch von den mütterlichen Gefäßen der Placenta bezieht, ist die Lunge luftleer. Diesen völlig luftleeren Zustand der Lunge beim Fötus bezeichnet man als Atelektase. Der erste Atemzug des Neugeborenen kommt zustande vor allem durch den infolge der Unterbrechung des Placentarkreislaufs eintretenden Sauerstoffmangel im Blute des Neugeborenen, durch den das Atemzentrum zum ersten Male mächtig erregt wird. Unterstützend wirkt der Reiz der kalten Luft auf die Körperoberfläche des eben Geborenen.

Wenn die Lunge auch nur kurze Zeit geatmet hat, bleibt nach dem Tode immer etwas Luft in den Alveolen zurück, so daß die Lunge eines Neugeborenen, der schon geatmet hat, auf Wasser schwimmt, während die eines Totgeborenen in Wasser untersinkt (Schwimmprobe).

Die Bewegungsform.

Die Atmung zerfällt in die Einatmung (Inspiration), durch welche eine Erweiterung des Brustkorbes bewirkt wird, und die Ausatmung (Exspiration), durch welche wieder Verengerung des Brustkorbes eintritt. Die Kontraktion der Atemmuskeln, welche die Erweiterung des Brustkorbes bei der Inspiration besorgen, geschieht durch Impulse, welche den Atemmuskeln vom Zentralnervensystem aus zugehen; die Exspiration kann dadurch allein bewirkt werden, daß die Inspirationsmuskeln erschlaffen. Die wesentliche Phase der Atmung ist also die Inspiration.

Inspiration.

Während der Einatmung wird der Thorax erweitert durch die Inspirationsmuskeln. Bei der ruhigen Inspiration sind tätig: das Zwerchfell (Diaphragma), das den wichtigsten Atemmuskel bildet, und die Rippenheber, die Mm. intercostales ext. und intercartilaginei.

Das Zwerchfell, das als Scheidewand zwischen Brusthöhle und Bauchhöhle (nur bei den Säugetieren vorkommend) so eingesetzt ist, daß die Konvexität nach dem Thorax, die

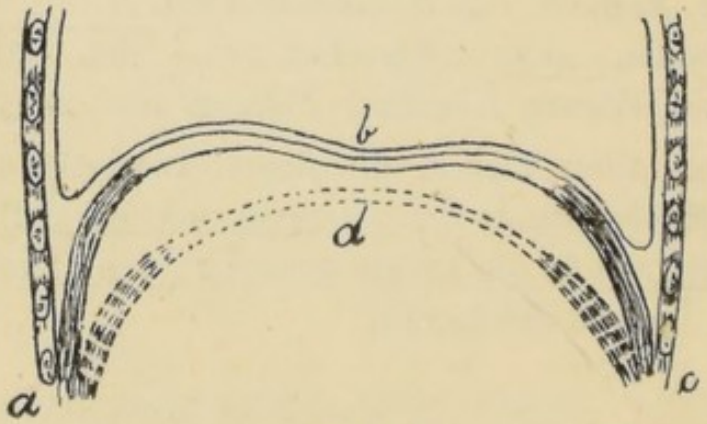


Fig. 22.

Konkavität nach dem Abdomen zu sieht, hat in der Ruhe (Exspiration) die Form einer asymmetrischen Kuppel (Fig. 22a, d c). Es besteht aus einem sehnigen Teil, Pars tendinea, und einem umgebenden muskulösen Teil, Pars muscularis.

Bei der Kontraktion des Zwerchfells, Inspiration, verkürzen sich die muskulösen, d. h. die seitlichen Partien, während das sehnige (nicht kontraktile) Centrum tendineum gespannt und

abgeplattet wird. Die Kuppel nähert sich der Form eines abgestumpften Kegels. (Fig. 22a, b, c.)

Der Winkel zwischen Zwerchfell und den Seitenwänden des Thorax ist im Bereich der VIII.—X. Rippe, wenn nicht geatmet wird, frei von Lunge, er bildet einen „lumenlosen Spalt"; das Zwerchfell, die Pleura diaphragmatica, berührt die Thoraxwand, die Pleura costalis. Während der Inspiration schiebt sich in diesen Spalt (Sinus phrenico-costalis pleurae) die Lunge ein und füllt ihn aus.

Dadurch, daß das Zwerchfell während der Kontraktion tiefer tritt, übt es auf den teils festen, teils flüssigen, teils gasförmigen Inhalt der Bauchhöhle einen Druck aus, infolgedessen der vorher zylindrische Bauch eine Kugelgestalt anzunehmen bestrebt ist. Sobald die Wirkung des Zwerchfells nachläßt, kehrt der dislozierte Bauch durch die Elastizität seiner Wandung zu seiner früheren Form zurück.

Das Zwerchfell wird vom N. phrenicus aus dem Plexus cervicalis versorgt.

Als Rippenheber bei ruhiger Atmung dienen die Mm. intercostales externi und die Mm. intercartilaginei (das ist derjenige Teil der Intercostales int., welcher vorn zwischen dem knorpligen Teil der Rippen verläuft). Die Mm. intercostales ext. verbinden zwei benachbarte Rippen immer so, daß der obere Insertionspunkt der Wirbelsäule näher liegt als der untere. Jede Rippe empfängt also zwei Mm. intercostales ext., einen von der nächst oberen und einen von der nächst unteren Rippe; die schräg von oben her kommenden Fasern inserieren in größerer Entfernung von der Wirbelsäule, als die von unten kommenden. Wirken nun beide gleichzeitig mit gleicher Kraft, so überwiegt die am längeren Hebelarm angreifende Kraft (d. h. der von oben kommende M. intercostalis ext.), und die Rippe wird nach oben gezogen, der Thorax erweitert.

Die zwischen den Rippenknorpeln befestigten Mm. intercartilaginei wirken wie die Intercostales int., ziehen also bei ihrer Kontraktion die Knorpel nach unten. Da aber der knorpelige Teil der Rippen mit dem knöchernen gelenkig ver-

[1]) Die sogenannten Levatores costarum dienen nur den Bewegungen der Wirbelsäule.

bunden ist, so wird der nach oben offene stumpfe Winkel, den die beiden Rippen-Teile miteinander bilden, durch das Herabziehen des Knorpels flacher, folglich die Länge jedes Rippenbogens und mithin der Thoraxraum größer. Die Intercartila-

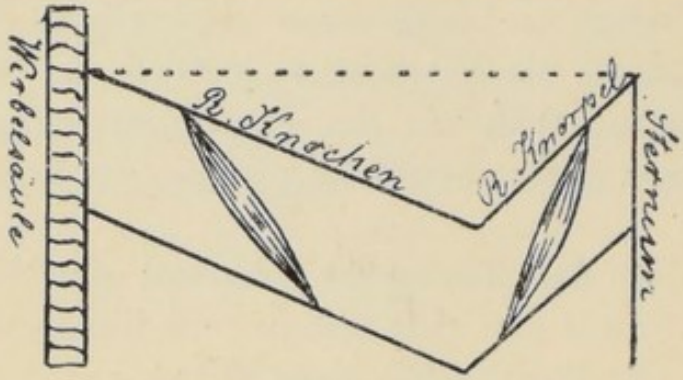


Fig. 23. Exspirationsstellung.

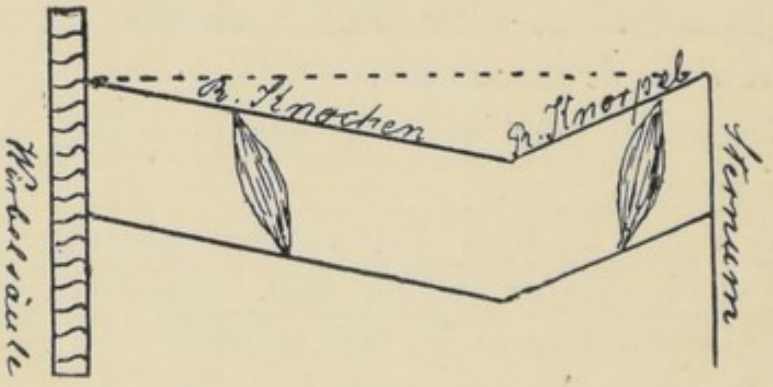


Fig. 24. Inspirationsstellung.

ginei wirken also inspiratorisch und werden daher auch zugleich mit den Intercostales externi innerviert. Die Hebung der Rippen wird durch die Senkung der Knorpel ausgeglichen, so daß das Brustbein nur nach vorn, aber nicht nach oben bewegt wird (cf. Fig. 23).

Die bisher angeführten Muskeln sind bei ruhiger Atmung, Eupnoe, tätig. Dabei soll sich ein Unterschied der Geschlechter bemerkbar machen. Beim Manne soll die Kontraktion des Zwerchfells, damit die Vorwölbung des Abdomens (Respiratio abdominalis) überwiegen, beim Weibe die Bewegung der Rippen, insbesondere der oberen (Respiratio costalis), daher das Wogen des Busens.

Bei tiefer Inspiration kommen hierzu noch die sogenannten accessorischen Atemmuskeln, zunächst die, welche

die Rippen heben, Mm. scaleni, M. sternocleidomastoideus und der M. serratus posticus sup.

Bei angestrengter Inspiration, bei Atemnot, Dyspnoe, wirken ferner der M. sternocleidomastoideus, der bei fixiertem Kopf das Schlüsselbein, das Sternum und die oberen Rippen hebt, der M. trapezius, der mit seiner Scapularportion das Schulterblatt vom Thorax abhebt.

Bei sehr starker Atemnot können durch Aufstemmen der Arme, Orthopnoe, die Schultern fixiert werden, so daß noch der M. pectoralis major und minor, der Serratus anticus major und die rhomboidei zur Erweiterung der Thorax beitragen.

Die Rippen sind mit der Wirbelsäule zwiefach gelenkig verbunden; durch das Köpfchen mit zwei Wirbelkörpern, durch das Tuberculum mit dem zugehörigen Wirbel-Querfortsatz. Infolgedessen bewegen sie sich gegen die Wirbelsäule um eine Achse, die durch den Rippenhals nahezu horizontal verläuft und mit der Achse der anderen Seite einen nach hinten offenen Winkel bildet. Die Rippen senken sich nach vorn, d. h. ihr hinteres Ende ist höher gelegen als das vordere. Werden sie gehoben, so wird der Thorax im transversalen und sagittalen Durchmesser erweitert; im transversalen, weil die seitlichen Rippenteile mehr nach außen rücken, im sagittalen, weil die vorderen Rippenenden gehoben, also ihr horizontaler Abstand vom Sternum vergrößert wird. In gleichem Maße mit der Hebung des vorderen Rippenendes wird, wie erwähnt, durch die Intercartilaginei der Winkel zwischen Rippenknorpel und Rippenknochen vergrößert, das Sternum wird dadurch nicht nach oben, sondern nach vorn bewegt, also der sagittale Durchmesser des Thorax noch mehr vergrößert (s. Figur 24). Die Rippenknorpel erfahren zugleich durch die Bewegung der Rippenknochen eine mäßige Torsion um ihre Längsachse.

Bewegungen der oberen Luftwege, präinspiratorische Bewegungen kommen noch zu den eben genannten Bewegungen hinzu. Es sind: Herabsteigen des Kehlkopfes bei jeder Inspiration (Mm. sterno-hyoidei und sterno-thyreoidei), zugleich leichte Erweiterung der Stimmritze (Mm. crico-arytaenoidei postici), welche bei ruhiger Atmung mäßig weit offen ist; Hebung des weichen Gaumens (M. levator veli palatini und azygos uvulae); bei Atemnot: Hebung der Nasenflügel (M. levator alae

nasi). In der höchsten Dyspnoe wird auch der Mund geöffnet (Luftschnappen).

Diese präinspiratorischen Bewegungen haben den Zweck, den Zutritt der Luft zur Lunge zu erleichtern. Die Nasenhöhle hat außerdem für die Atmung die wichtige Bedeutung, die Luft bis zu etwa 30° C. vorzuwärmen und mit Wasserdampf zu sättigen; ferner können Beimengungen[1]) der Luft aufgefangen und zurückgehalten werden.

Modifizierte Inspirationsbewegungen sind Riechen und Schnüffeln (willkürlichverstärkte), Gähnen und Schluchzen (reflektorische).

Exspiration.

Die während der Inspiration aufgespeicherten elastischen Kräfte (Lungen, Thorax, Bauch) werden mit dem Aufhören der Kontraktion der Inspirationsmuskeln frei und führen die frühere Gleichgewichtslage herbei. Die normale, ruhige Exspiration beim Menschen geschieht ohne jede Muskelaktion, ist ein rein passiver Vorgang. Der Bauchinhalt drängt in seine Lage zurück, der gehobene Thorax sinkt vermöge seiner Elastizität herab, die gedehnten elastischen Lungen ziehen sich zurück. Die Inspirationsmuskeln erschlaffen aber nicht plötzlich, sondern sie lassen nur allmählich in ihrer tetanischen Kontraktion nach.

Bei angestrengter Exspiration treten zur Unterstützung dieser elastischen Kräfte noch Muskeln in Tätigkeit, einerseits solche, welche den Bauchinhalt in seine frühere

---

[1]) Staub; dringt er trotzdem in die Lunge, so kann er zu „Staubinhalationskrankheiten", Pneumonokoniosen, Anlaß geben (Eisenlunge, Kiesellunge, Ultramarinlunge bei den betreffenden Arbeitern).

Kohle. Während des Lebens gelangt stets soviel davon in die Lunge, daß bei älteren Leuten die Lungen und die Bronchialdrüsen schwärzlich gefärbt sind, indem die eingeatmete Kohle (entsprechend den Lymphgefäßen) in den interlobulären Septa und schließlich auch in den dazugehörigen Lymphdrüsen abgelagert wird.

Bakterien = Spaltpilze = Schizomyzeten; nur mikroskopisch wahrnehmbare, einzellige, pflanzliche Lebewesen von verschiedener Gestalt. Durch krankheitserregende, pathogene Bakterien kann Infektion der Luftwege stattfinden.

Lage zurückbringen und dadurch das Zwerchfell nach oben drängen: die Bauchmuskeln (Mm. rectus, obliquus, transversus abdominis), andererseits solche, welche die Rippen nach unten ziehen (Mm. intercostales int., deren Verlauf und Wirkung den intercost. ext. gerade entgegengesetzt ist, triangularis sterni, serratus posticus inf., quadratus lumborum).

Modifizierte Exspirationsbewegungen, z. T. willkürliche, meist relektorische sind: Husten, Niesen, Räuspern, Seufzen, Lachen.

Die Bauchmuskeln (Exspirationsmuskeln) sind also bei der Atmung Antagonisten des Zwerchfells (Inspirationsmuskel). Dagegen sind sie mit diesem Synergisten, bilden zusammen die Bauchpresse, Prelum abdominale, um die Kontenta der Baucheingeweide zu entleeren (Mastdarm, schwangere Gebärmutter).

Maasse des Thorax.

Der mittlere Brustumfang in der Höhe der Brustwarzen beträgt bei Männern etwa 88 cm, bei Frauen etwa 80—82 cm, nach tiefster Inspiration 7 und 6 cm mehr.

Während der Inspiration wird innerhalb der erweiterten Lungen eine Luftverdünnung erzeugt = negativer Druck, d. h. der Druck in ihnen ist geringer als der Atmosphärendruck, deshalb dringt die Luft von außen ein. Bei der ruhigen Inspiration ist der Druck innerhalb der Lungen = — 1 mm Hg (d. h. 1 mm geringer als der Atmosphärendruck). Während der Exspiration verengert sich der Thorax, die Luft wird wieder ausgetrieben. Bei der ruhigen Exspiration ist der Druck innerhalb der Lungen = + 2 bis 3 mm Hg (d. h. bis 3 mm größer als der Atmosphärendruck). Diese Druckschwankungen sind in den Alveolen am größten, an der Nasenöffnung am kleinsten. Bei angestrengter Respiration nehmen die Werte erheblich zu. Dabei ist im allgemeinen der (positive) Exspirationsdruck größer als der (negative) Inspirationsdruck.

Die Luftmenge in der Lunge.

Bei der Atmung geben die Lungen das in ihnen enthaltene Luftquantum niemals vollständig ab, sondern unterwerfen stets nur einen Teil der Erneuerung, d. i. die:

1. Respirationsluft, Atmungsluft. Bei ruhiger Atmung werden etwa 500 ccm eingenommen und ausgegeben.

2. Reserveluft kann nach ruhiger Exspiration noch nachträglich durch angestrengte Exspiration ausgetrieben werden, etwa 1600 ccm.

3. Komplementärluft kann auf der Höhe einer ruhigen Inspiration noch durch eine unmittelbar angeschlossene tiefe Inspiration aufgenommen werden, etwa 1600 ccm.

4. Vitalkapazität = 1 + 2 + 3, ist dasjenige Luftvolumen, welches nach tiefster Inspiration durch äußerste Exspiration aus den Lungen ausgetrieben wird, die größtmögliche Menge von Atmungsluft, beträgt etwa 3700 ccm. Die Vitalkapazität wird bestimmt, wie dies Hutchinson zuerst getan, mittels des Spirometers, in welchem die ausgeatmete Luft unter Wasser in einem Zylinder aufgefangen wird.

5. Residualluft ist diejenige Luftmenge, welche nach vollständigster Exspiration noch in den Lungen zurückbleibt, etwa 1000—1250 ccm. Ein Teil davon, die Kollapsluft, entweicht, wenn man Pneumothorax herstellt, ein Teil, Minimalluft, bleibt auch dann noch in den Lungen zurück, daher kann man eine Lunge, die einmal geatmet hat, mechanisch nicht luftleer (atelektatisch) machen; sie schwimmt deswegen auf dem Wasser (vergl. S. 147 unten).

Der Luftraum von der Nasenöffnung bis zum Übergang der Bronchien in die Alveolen beträgt etwa 100 ccm. In diesem „schädlichen Raum“ bleibt bei der Atmung unerneuerte Luft zurück.

Atmungsgrösse.

Als Atmungsgröße bezeichnet man die in der Minute ein- oder ausgeatmete Luftmenge. Beim ruhenden Menschen ist die Atemgröße ungefähr 3—4 Liter in der Minute, bei Muskelarbeit jedoch kann sie auf 35—45 Liter steigen. Sie variiert ferner nach Körperlänge, Alter und Beruf. Man bestimmt sie mit Hülfe einer Gasuhr.

Atmungsgeräusche.

Wenn man das Ohr an die Brustwand eines ruhig atmenden Menschen legt, so hört man, wenn die Luft in die Alveolen ein-

dringt, ein weiches, schlürfendes Geräusch, gleich einem tonlosen f oder s, vesikuläres Atmen. Über den großen Bronchien der Trachea und dem Kehlkopf hört man ein hauchendes, blasendes Geräusch gleich einem tonlosen ch, bronchiales oder tracheales Atmen.

Rhythmus und Frequenz der Atmung.

Die Atembewegungen gehen unwillkürlich mit vollkommener Regelmäßigkeit vor sich. An die Inspiration schließt sich die Exspiration unmittelbar an. Dagegen finden wir zwischen Ex-

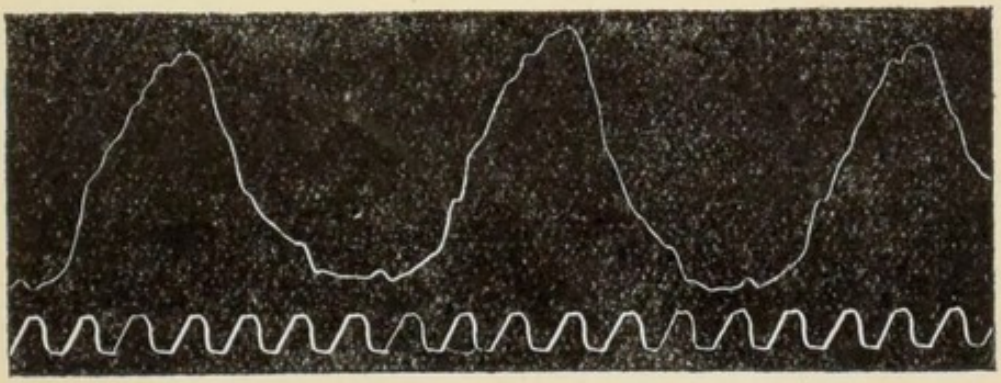


Fig 25. Atemkurve. Der aufsteigende Schenkel bezeichnet die Inspiration, der absteigende die Exspiration.

spiration und Inspiration meist eine kleine Pause, und die Exspiration dauert um etwa $^1/_6$ länger, als die Inspiration.

Die Zahl der Atemzüge in der Minute (Atemfrequenz) beträgt beim Erwachsenen etwa 16—19, beim Kinde im ersten Lebensjahr etwa 44.

Atemgrösse und Atemfrequenz der Haustiere.

Die Atemgröße der verschiedenen Tiere steht mit ihrer Körpergröße in Zusammenhang, da die kleineren Tiere lebhafteren Stoffwechsel haben, als die großen und daher auch einen größeren Luftaustausch unterhalten müssen.

Dies tritt in den Zahlen für den Sauerstoffverbrauch hervor. Auf das Kilogramm Körpergewicht entfällt Sauerstoffverbrauch in Gramm:

beim	Pferd	0.35
	Mensch	0.42
	Hund	1.19.

Als Durchschnittswerte für ein Pferd von 450 k können angenommen werden:

Das Lungenvolumen (Max.)	50 l
Die rückständige Luft	12 l
Die Vitalkapazität	38 l
Die Atemluft (Ruhe)	3,5 l
Die Atemfrequenz (Ruhe)	10 l pro Min.
Die Atemgröße (Ruhe)	35 l pro Min.
Die Atemgröße bei max. Arb.	500 l pro Min.

II. Innervation.

Die Atembewegungen werden hervorgerufen durch die Tätigkeit des Zentralnervensystems. Jeder Kontraktion der Atemmuskulatur also entsprechen Impulse, welche diesen Atemmuskeln vom Zentralnervensystem durch die Atemnerven zugehen. Die passive Exspiration, die ja, wie oben ausgeführt, nur in einer Erschlaffung der Inspirationsmuskeln seinen Grund hat, wird demnach bedingt durch ein Nachlassen oder Aufhören der Impulse, welche den Inspirationsmuskeln, insbesondere dem Zwerchfell, von dem Zentralnervensystem aus zugehen. Wenn dagegen die aktive Exspiration in Tätigkeit tritt, so entsprechen der Kontraktion der Exspirationsmuskeln auch wieder Erregungen, welche diesen vom Zentralnervensystem aus zugehen.

Das Atemzentrum.

Der rhythmische Wechsel der Atembewegungen hat seinen Ursprung im Atemzentrum. Das Atemzentrum liegt im verlängerten Mark. Seine Zerstörung ruft sofortiges Aufhören der Atmung und beim Säugetier dementsprechend fast unmittelbar den Tod hervor. Flourens hatte gelehrt, daß dieses Atemzentrum fast punktförmig und an der Spitze des Calamus scriptorius gelegen sei. Er bezeichnete diese Stelle demnach als Lebensknoten, Noeud vital. Nach neueren Untersuchungen ist das Atemzentrum jedoch ausgedehnter und liegt zu beiden Seiten der Medianlinie in der Formatio reticularis. Die beiden Seiten stehen durch Kommissurenfasern miteinander in Verbindung.

Automatie des Atemzentrums.

Als Automatie bezeichnet man die Tatsache, daß die Atmung nicht reflektorisch ausgelöst wird durch in der Körperperipherie

angreifende Reize, sondern durch auf die Zellen des Atemzentrums selbst wirkende, mit dem Blut zugeführte, chemische Reize, die sogenannten Blutreize. Das Wort automatisch bezeichnet also nicht etwa ein „von selbst" Geschehen, sondern nur das Unabhängigsein der Atmung von reflektorischer Erregung.

Der rhythmische Wechsel von Inspiration und Exspiration beruht nicht etwa auf dem Nachlassen oder der Abschwächung des Blutreizes während der Exspiration, sondern trotz der Wirkung des konstant bleibenden Blutreizes hat das Atemzentrum die Fähigkeit, rhythmisch zu arbeiten. Die Tätigkeit des Atemzentrums ist also nicht nur eine automatische, sondern eine automatische und rhythmische.

Apnoe, Eupnoe, Dyspnoe.

Die normale Form und Frequenz der Atmung bezeichnet man als Eupnoe. Sie entspricht also demjenigen Reiz des Blutes, welcher in der Sättigung des Blutes mit Sauerstoff zu etwa 20 Volumprozent, wie er in der Norm vorhanden ist, liegt. Wird das Blut völlig mit Sauerstoff gesättigt, so hört der Blutreiz und die Atmung auf (Apnoe).

Man kann diesen Zustand für kurze Zeit leicht bei bei sich selbst hervorrufen, indem man einigemale tief ein- und ausatmet. Wird demgegenüber der Sauerstoff des Blutes vermindert und der Kohlensäuregehalt erhöht, indem man z. B. ein Individuum in eine mit Kohlensäure überladene Atmosphäre bringt, ein Tier dauernd aus einem geschlossenen Luftraum atmen läßt, so tritt eine Beschleunigung und Vertiefung der Atmung ein, die mit Dyspnoe bezeichnet wird. Bei Verengerung der Atemwege tritt eine Form der Dyspnoe ein, welche sich in Vertiefung und Verlangsamung der Atmung äußert.

Auch gewisse Stoffwechselprodukte des tätigen Muskels wirken erregend auf das Atemzentrum ein, so daß also bei körperlicher Anstrengung eine Beschleunigung und Vertiefung der Atmung eintritt, ohne daß doch eine Sauerstoffverarmung des Blutes zu bestehen braucht.

Bei zu weit gehender Abnahme des Sauerstoffs im Blute treten allgemeine tonische und klonische Krämpfe (Erstickungskrämpfe) auf. Hierzu kommt Pulsverlangsamung, Puls-Be-

schleunigung, Pupillenerweiterung, Bewußtlosigkeit u. s. w. Schließlich tritt auch Lähmung des Atmungszentrums ein (Asphyxie). Die Zeichen der Erstickung sind sehr ähnlich denen der Verblutung, durch welche ja auch den Nervenzentren der ihnen notwendige Sauerstoff entzogen wird.

Auch Wärme beeinflußt die Atmung in besonderer Weise, sie wird verflacht und beschleunigt (Wärmedyspnoe).

Atmungsbahnen und Atmungsnerven.

Das Atmungszentrum in der Medulla oblongata entsendet nicht direkt die Nerven der Atemmuskeln, sondern es steht durch intrazentrale Leitungsbahnen mit den Nervenkernen dieser Muskeln in Verbindung, und erst aus diesen Nervenkernen (Atemmuskelzentren) entspringen die eigentlichen zentrifugalen Nerven der Atmung. Als solche funktionieren der Facialis für die Atembewegungen der Nasenflügel, der Laryngeus inferior für die des Kehlkopfs, der Phrenicus für das Zwerchfell und die Interkostalnerven. Der Phrenicus entspringt aus dem Vorderhorn des vierten bis sechsten Halssegments. Das Atemzentrum im verlängerten Mark steht durch die Seitenstränge mit diesem Ursprungskern des Phrenicus in Verbindung.

Willkürliche Beeinflussung der Atmung.

Wie jeder weiß, kann man die Atmung, die gewöhnlich unwillkürlich vor sich geht, auch willkürlich verändern, anhalten oder beschleunigen. Dies geschieht durch Bahnen, welche das Großhirn mit dem Atemzentrum verbinden. Die willkürliche Beeinflussung der Atmung ist jedoch nur für kurze Zeit möglich, weil schließlich der auf das Atemzentrum direkt einwirkende Blutreiz immer wieder die Oberhand gewinnt.

Reflektorische Beeinflussung der Atmung.

Nn. vagi.

Von den Reflexen, welche die Atmung beeinflussen, sind die durch die Nn. vagi vermittelten darum die wichtigsten, weil sie dauernd auf die Tätigkeit des Atemzentrums einwirken, und zwar sind es die in der Lunge selbst entspringenden Fasern des Vagus, des Lungenvagus, welche diese reflektorische Beeinflussung ausüben.

Durch Reizung des zentralen Vagusstumpfes am Halse kann man verschiedene Effekte auf die Atmung erzielen, sowohl inspiratorische wie exspiratorische.

Der natürliche, adäquate Reiz der Vagusendigungen ist der mechanische, der durch die Ausdehnung und das Zusammenfallen der Lunge selbst ausgelöst wird. Hering und Breuer (1868) haben festgestellt, daß jede Aufblasung der Lunge, also Inspiration, reflektorisch auf dem Wege der Vagi eine Exspiration auslöst und umgekehrt, das Zusammenfallen der Lunge, also auch jede Exspiration, eine Inspirationsbewegung. Sie nahmen an, daß dies auch für die normale Atmung gilt, und gründeten darauf die Lehre von der Selbststeuerung der Atmung.

Daß durch die Inspiration eine Exspiration oder eine Hemmung der Inspiration ausgelöst wird, ist zweifellos, jedoch scheint die Inspiration beim Zusammenfallen der Lunge nur die Folge des Ausfalls eben dieser Hemmung zu sein. Dafür spricht z. B., daß nur bei Aufblasung der Lunge eine negative Schwankung des Nervenstroms im Vagus nachzuweisen ist, nicht aber beim Zusammenfallen der Lunge. Nach dieser Auffassung würde die Selbststeuerung der Atmung sich also auf eine Selbsthemmung der Atmung beschränken.

Durchschneidung der Nn. vagi.

Durchschneidung beider Vagi bedingt im allgemeinen den nach längerer oder kürzerer Zeit eintretenden Tod des Tieres. Das beruht jedoch nur zum geringen Teil auf dem Ausfall der reflektorischen Regulierung der Atmung durch den eigentlichen Lungenvagus. Vielmehr ist mit der Durchschneidung der Vagi am Halse ja auch immer eine Lähmung des Kehlkopfes verbunden. Bei jungen Tieren erfolgt dann Erstickung, weil die weichen durch den Luftdruck bei der Inspiration zusammengedrückten Kehlkopfknorpel nicht geöffnet werden können. Erwachsene Tiere sterben an Pneumonie, die durch das Eindringen von Speichel und Nahrungsbestandteilen in den gelähmten Kehlkopf und dann in die Lunge entsteht. Durchschneidet man die Vagi in der Brusthöhle unterhalb des Abgangs des N. laryngeus inf., so kann man die Tiere länger am Leben erhalten.

Durchschneidung eines Vagus allein hat überhaupt keine wesentlichen Folgen.

Zentrifugale Fasern des Lungenvagus.

Neben den zentripetalen Fasern enthalten die Lungenäste des Vagus auch zentrifugale Fasern für die Bronchialmuskeln und zwar dilatierende und konstriktorische Fasern. Die Wirkung der letzteren kann reflektorisch von der Schleimhaut des Respirationstraktus erregt werden: normalerweise von Nase, Pharynx und Larynx aus zum Schutz gegen schädliche Gase, Staub, Fremdkörper; pathologisch von der Lunge aus im Asthma.

Andere reflektorische Reize für die Atmung.

Das Atemzentrum kann durch alle möglichen sensiblen Reize beeinflußt werden, und zwar in inspiratorischem und in exspiratorischem Sinne. Im allgemeinen wirken schwache Reize inspiratorisch, starke exspiratorisch. Besonders zweckmäßig ist der exspiratorische Stillstand der Atmung bei Reizung der Nasenschleimhaut (Trigeminus), weil dadurch die Aufnahme reizender Gase verhindert wird. Besondere in exspiratorischem Sinne wirkende Hemmungsnerven der Atmung sind der N. laryngeus sup. und der N. splanchnicus.

B. Der Gaswechsel.

I. Die Bedeutung des Gaswechsels im Ganzen.

1. Gewebsatmung.

Gaswechsel der Gewebszellen. Die Stoffwechselvorgänge in den Gewebszellen sind im wesentlichen Oxydationen. Die Zellen entnehmen daher ihrer Umgebung fortwährend Sauerstoff, und bilden daraus Oxydationsprodukte, vor allem Kohlensäure, daneben auch Wasser, Harnstoff u. a. m. Um das Leben der Zellen zu unterhalten, muß ihnen stetig neuer Sauerstoff zugeführt werden, und es müssen stetig die Oxydationsprodukte entfernt werden. Dies geschieht, indem das Blut der Körperkapillaren Sauerstoff an die Gewebsflüssigkeit abgibt und Kohlensäure (daneben auch Wasser, Harnstoff u. a. m.) aufnimmt.

Daher nimmt der Kohlensäuregehalt des Blutes beim Durchströmen der Kapillaren zu, sein Sauerstoffgehalt ab, das Blut wird venös.

Das venöse Blut aus dem ganzen Körper wird durch die beiden Hohlvenen dem rechten Vorhof zugeführt und von da durch die rechte Kammer in die Lungen getrieben.

2. Lungenatmung.

Die Lungenkapillaren ragen, nur von einer Epithelschicht überzogen, ins Innere der Alveolen vor. Sie sind daher von der Lungenluft umgeben, die durch die Atembewegungen beständig teilweise erneuert wird.

Im Vergleich zur Gewebsflüssigkeit ist die Alveolenluft reich an Sauerstoff, arm an Kohlensäure. Daher macht der Gasgehalt des Blutes beim Durchströmen der Lungen die umgekehrte Veränderung durch, wie beim Durchströmen der Körperkapillaren. Der Sauerstoffgehalt des Blutes nimmt in den Lungen zu, der Kohlensäuregehalt ab, das Blut wird arteriell.

3. Ursache des Gaswechsels.

Als treibende Kraft bei dem Austausch der Gase zwischen dem Blut und seiner Umgebung werden fast allgemein[1]) rein physikalische Diffusionsvorgänge angesehen.

Gesetze der Gasdiffusion.

1. Freie Gasdiffusion. Verschiedene Gase, die frei miteinander in Berührung sind, streben sich vollkommen gleichmäßig zu mischen. Die freie Gasdiffusion ist für die Erneuerung der Luft in den Lungen wichtig, weil die in den Lungen zurückbleibende Rückständige Luft dadurch mit der Atmungsluft gründlicher vermengt wird.

2. Absorption von Gasen in Flüssigkeiten. Gase diffundieren auch in Flüssigkeiten hinein. Jeder Flüssigkeit kommt für jedes Gas ein bestimmter Absorptionskoeffizient zu, der besagt, welches Volumen von dem Gas bei 0° und Atmosphärendruck in die Volumeinheit der Flüssigkeit übergeht.

Die von einer Flüssigkeitsmenge absorbierte Gasmenge ist proportional dem Druck, unter dem das Gas steht oder, was dasselbe ist, die gleiche Flüssig-

[1]) In neuester Zeit glauben hervorragende Forscher annehmen zu müssen, daß der Gasaustausch auf einem Sekretionsvermögen der Lungenepithelien beruhe.

keitsmenge absorbiert stets das gleiche Volum eines Gases, gleichviel, wie dicht das Gas in dem Volum enthalten ist. (Henry 1803.)

3. Partialdruck. In einem Volumen Gasgemisch ist jedes einzelne Gas in der Dichtigkeit vorhanden, bei der es für sich allein den ganzen Raum füllen würde. Jedes einzelne Gas eines Gemisches übt also, seiner Dichtigkeit entsprechend, denjenigen Druck aus, den es ausüben würde, wenn es allein in dem betreffenden Raum enthalten wäre. Der Gesamtdruck eines Gasgemisches summiert sich aus den „Partialdrucken" der einzelnen Gase nach dem Verhältnis ihrer Volummengen.

Eine Flüßigkeitsmenge, die mit einem Gasgemisch in Berührung ist, absorbiert von jedem einzelnen Gase soviel, wie sie von dem reinen Gase bei einem Druck von der Höhe seines Partialdrucks im Gemisch absorbieren würde.

4. Eine Flüssigkeitsmenge, die Gase absorbiert hat, gibt sie unter den entgegengesetzten Bedingungen in gleichem Maße wieder ab. Wenn eine Flüssigkeit mit Gasen in Berührung ist, stellt sich also ein Gleichgewichtszustand her zwischen der Spannung der Gase außerhalb und innerhalb der Flüssigkeit.

Die Bedingungen für die Diffusion der Blutgase bei der Gewebsatmung und der Lungenatmung sind folgende:

Die Sauerstoffspannung im Gewebe ist infolge des Sauerstoffverbrauchs der Zellen sehr gering, sie sinkt bei mangelnder Zufuhr auf Null. Im arteriellen Blut ist sie höher, und daher geht der Sauerstoff aus den Kapillaren in das Gewebe über.

Die Kohlensäurespannung ist im Gewebe infolge der fortwährenden Oxydation von Kohlenstoff hoch, im Blute niedriger, daher geht die Kohlensäure aus den Geweben in das Blut über.

Für die Lungenatmung sind die Bedingungen umgekehrt, daher findet der entgegengesetzte Gasaustausch statt.

Diese Verhältnisse veranschaulicht folgendes Schema:

Sauerstoffpsannung in mm Hg. →

Atmosph. Luft	Alveolarluft	Blut	Gewebe
160	128	(ven. 21) art. 80	0

Kohlensäurespannung im mm Hg. ←

Atmosph. Luft	Alveolarluft	Blut	Gewebe
0,2	21	(art. 22) ven. 42	59

Die Sauerstoffspannung in den Alveolen der Lunge ist so niedrig und die Kohlensäurespannung so hoch, weil die Alveolenluft beständig unter dem Einfluß der Diffusion des kreisenden venösen Blutes steht und durch die Atembewegungen nur teilweise erneuert wird.

Das Gesamtergebnis der Gasdiffusion ist also, daß durch Vermittlung des Blutkreislaufs der Sauerstoff der eingeatmeten Luft den Gewebszellen zugeführt, und die in den Geweben entstehende Kohlensäure in die Ausatmungsluft abgegeben wird.

Wichtig ist, daß weder Sauerstoff noch Kohlensäure in irgend beträchtlicher Menge im Körper zurückgehalten werden können. Der Gehalt des Blutes, sowie der gesamten Körperflüssigkeiten an Sauerstoff und Kohlensäure bleibt in engen Grenzen derselbe. Jede Änderung der Oxydationsprozesse muß sich daher sogleich durch eine entsprechende Veränderung der Ausatmungsluft zu erkennen geben.

Daher ist die Untersuchung des respiratorischen Gaswechsels ein Mittel, um die Größe des Gesamtstoffwechsels, mithin auch die im Körper freiwerdende Energie, zu messen, und kann auch dazu benutzt werden, die äußere Arbeitsleistung bei beliebigen Tätigkeiten, wie Radfahren, Bergsteigen u. s. w., zu bestimmen.

II. Der Gaswechsel in den Lungen.

Der Gasaustausch zwischen Blut und Luft in den Lungen kann von zwei Seiten betrachtet werden, einmal, indem man die Veränderungen betrachtet, die in der geatmeten Luft stattfinden, zweitens, indem man die Veränderungen betrachtet, die im Gasgehalt des Blutes beim Durchströmen der Lungen eintreten.

1. Die Veränderungen in der geatmeten Luft.

A. Die eingeatmete Luft hat die Zusammensetzung und die Eigenschaften, die der atmosphärischen Luft im allgemeinen zukommen.

Die atmosphärische Luft besteht aus:

O_2	20,92	Volumprozent
N_2	77,86	„
Argon	1,19	„
CO_2	0,03	„
	100,00	Volumprozent.

Außerdem sind in ihr enthalten: Wasserdampf in wechselnder Menge, Spuren von salpetriger Säure, Ammoniak, Grubengas, Kohlenoxydgas und sogenannte Sonnenstäubchen (Staub, ins-

besondere Kohlenstaub oder Ruß und lebende Mikroben und deren Keime; diese sind sichtbar in einem Sonnen- oder Lichtstrahl). Vgl. S. 152 Anm.

Die ersten Versuche über den Gaswechsel wurden von Mayow in England 1670 angestellt, dann von Allan und Pepys, die den Gasometer erfanden. Später wies erst Priestley, dann Lavoisier nach, daß Luft durch die Atmung in derselben Weise verändert werde, wie durch eine brennende Kerze.

Um die Atmung genauer zu untersuchen, wird das Versuchstier oder die Versuchsperson entweder in einem geschlossenen Raume eingeschlossen, und die Veränderung, die die Luft in diesem Raume erfährt, gemessen (Apparate von Regnault und Reiset, Pettenkofer u. a. m.), oder man läßt die Atmungsluft durch eine Gasuhr strömen, um ihre Menge zu messen, und bestimmt nach gleichzeitig entnommenen Proben die Veränderungen der Zusammensetzung (Verfahren von Geppert und Zuntz).

B. Die ausgeatmete Luft ist gegenüber der eingeatmeten in folgenden Punkten verändert:

1. Sie ist auf Körpertemperatur erwärmt und auf das dieser Temperatur entsprechende Volumen ausgedehnt.

2. Sie enthält soviel Wasserdampf, wie bei Körpertemperatur überhaupt aus Wasser in Luft übergehen kann.

Diese Menge beträgt:

bei 0° 48 g im Kubikmeter,
bei 37° 42,2 g im Kubikmeter.

Jeder Kubikmeter ausgeatmeter Luft enthält also immer rund 42 g Wasser und, je nachdem die eingeatmete Luft trocken oder schon an sich feucht ist, muß die Oberfläche der Lungen mehr oder weniger Wasser an sie abgeben. Nur in dem Fall, daß die Einatmungsluft 37° warm und für diese Temperatur gesättigt wäre, würde keine Wasserabgabe in den Lungen stattfinden.

3. Das Volumen der ausgeatmeten Luft ist, wenn man von der Ausdehnung durch die Körperwärme absieht, kleiner als das der eingeatmeten.

4. Die ausgeatmete Luft ist frei von allen Stäubchen, da diese auf den feuchten Wänden der Luftwege zurückgehalten werden.

5. Sie enthält geringe Beimischungen von Gasen aus Lungen und Mundhöhle, beispielsweise Ammoniak aus faulenden Stoffen in der Mundhöhle.

6. Die Hauptveränderung betrifft die Zusammensetzung der Luft:

Die ausgeatmete Luft ist ärmer an Sauerstoff und reicher an Kohlensäure.

Im Mittel verhält sich diese Änderung beim Menschen wie folgt:

	Eingeatmete Luft	Ausgeatmete Luft	Differenz
O_2	21	16	— 5
CO_2	0,04	4	+ 4
N	79	79	
	100	99 Volumprozent	

Es sind hiernach in den Körper übergegangen 5 von den in 100 Teilen Luft enthaltenen 21 Teilen Sauerstoff, und dafür sind ausgeschieden nur 4 Teile Kohlensäure.

Respiratorischer Quotient.

Man bezeichnet das Volumenverhältnis des aufgenommenen Sauerstoffs zu der ausgeschiedenen Kohlensäure als den „respiratorischen Quotienten", $RQ = \frac{CO_2}{O_2}$.

Die Kohlensäuremenge, die sich ergibt, wenn eine gegebene Raummenge Sauerstoff mit Kohle zu Kohlensäure verbrennt, nimmt den gleichen Raum ein, wie der Sauerstoff allein. Wenn also der gesamte aufgenommene Sauerstoff im Körper zur Oxydation von Kohlenstoff diente, müßte die ausgeschiedene Raummenge Kohlensäure der des aufgenommenen Sauerstoffs gleich sein. R Q. = 1.

Im allgemeinen dient nur ein Teil des Sauerstoffs zur Oxydation von Kohlenstoff und erscheint in der Ausatmungsluft als Kohlensäure, ein anderer Teil wird an andere Stoffe gebunden, z. B. an Wasserstoff und kann dann zurückgehalten oder auf anderen Wegen abgeschieden werden.

Daher ist der respiratorische Quotient meist ein echter Bruch: beim Menschen im Mittel 0,8, bei Karnivoren 0,75, bei Herbivoren ist er nahezu gleich 1.

Die Größe des respiratorischen Quotienten hängt davon ab, was für Stoffe oxydiert werden. Die Kohlehydrate enthalten selbst schon soviel Sauerstoff, wie zur Oxydation ihres Wasserstoffgehaltes nötig ist, folglich wird aller Sauerstoff, der bei der Oxydation hinzutritt, an Kohlenstoff gebunden. Daher ist bei Pflanzenfressern mit kohlehydratreicher Ernährung der respiratorische Quotient hoch. Bei der Oxydation von Fetten, wie z. B. Oleïn ($O_{57}\ H_{104}\ O_6$) wird viel von dem hinzutretenden

Sauerstoff an Wasserstoff gebunden werden müssen, es wird also im Vergleich zum Sauerstoffverbrauch nur wenig Kohlensäure entstehen, der respiratorische Quotient bei Fettnahrung ist niedrig.

2. Die Veränderung des Blutes in den Lungen.

Das Blut muß auf seinem Wege durch die Lungen diejenige Sauerstoffmenge aufnehmen, die aus der eingeatmeten Luft verschwindet, den Wasserdampf und die Kohlensäure abgeben, die in der ausgeatmeten Luft auftritt.

Man kann dies nachweisen, indem man Blutproben aus der Lungenarterie und aus dem linken Vorhof entnimmt und durch die Luftpumpe die in ihnen enthaltenen Gasmengen freimacht und mißt. Man findet diese etwa wie folgt:

	Venöses Blut der Lungenarterie	Arterielles Blut des linken Vorhofes
O_2	12 Vol.-Proz.	21 Vol.-Proz.
CO_2	45 „	30 „
N_2	1.8	1.8 „

Hieraus ist zu ersehen, daß das Blut beim Durchgang durch die Lungen Sauerstoff aufnimmt und Kohlensäure abgibt.

Der Stickstoff, der im Blute enthalten ist, ist ebenfalls in den Lungen absorbiert, und wird an die Gewebsflüssigkeit nicht abgegeben, weil diese ebenfalls mit Stickstoff gesättigt ist. Der Stickstoffgehalt bleibt also konstant.

B i n d u n g d e r B l u t g a s e. Aus obigen Zahlen geht hervor, daß in 100 ccm Blut 21 ccm S a u e r s t o f f enthalten sein können. Hiervon können im Plasma, als in einer wässerigen Lösung, nicht einmal 0,5 ccm absorbiert sein, der größte Teil ist chemisch an das Hämoglobin der Blutkörperchen gebunden.

Durch die Affinität des Hämoglobins zum Sauerstoff wird dem Plasma, so lange es eine größere Sauerstoffmenge enthält, ein Teil dieser Menge entzogen, und da es in den Lungen aus der Atemluft stets neuen Sauerstoff aufnehmen kann, geht solange Sauerstoff an das Hämoglobin, bis das gesamte Hämoglobin in Oxyhämoglobin verwandelt ist. Dies ist bei etwa 22 Volumprozent Sauerstoffgehalt der Fall. Bei normaler Atmung ist also das arterielle Blut mit Sauerstoff schon nahezu gesättigt.

Da die Bindung des Sauerstoffes im Oxyhämoglobin eine lockere ist, wird in den Gewebskapillaren in dem Maße, als das Plasma an Sauerstoff durch Diffusion verliert, Sauerstoff aus dem Oxyhämoglobin frei, es entsteht reduziertes Hämoglobin.

Das Hämoglobin wirkt also wie ein Sauerstoffspeicher, der aus dem Überfluß des in den Lungen durchlüfteten Plasmas Sauerstoff aufnimmt und ihn an das beim Gewebskreislauf verarmende Plasma wieder abgibt.

Verstärkte Zufuhr von Luft oder Sauerstoffgas zu den Lungen kann den Sauerstoffgehalt des Blutes nicht merklich erhöhen. Ebenso hält sich der Sauerstoffgehalt des Blutes auch bei beträchtlich vermindertem Sauerstoffgehalt der Einatmungsluft auf der Höhe, weil eben normalerweise von den 21 Prozent Sauerstoff der Luft doch nur 5 ausgenutzt werden.

Die Kohlensäure im Blute ist ebenfalls nur zum kleinsten Teile in dem Plasma einfach absorbiert. Zum Teil ist sie chemisch an einfach kohlensaures Natron gebunden. Außerdem spielen auch die Blutkörperchen bei der Bindung der Kohlensäure eine Rolle.

III. Die Größe des Gaswechsels.

Der Gaswechsel ist ein Maß für die gesamten Oxydationsvorgänge im Körper, er wird deshalb beeinflußt von allen den Umständen, die auf die Intensität des Stoffwechsels einwirken, nämlich: Körpergröße, Alter, Geschlecht, Ernährung, Muskelarbeit, Temperatur.

Dagegen ist der Gaswechsel, d. h. die wirkliche Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureausscheidung, im allgemeinen unabhängig von der Atemgröße, d. h. von der geatmeten Luftmenge.

Der Einfluß der Körpergröße wird darauf zurückgeführt, daß ein kleinerer Körper bei gleicher Gestalt größere Oberfläche hat als ein großer, so daß er verhältnismäßig größere Wärmemengen abgibt und einen intensiveren Stoffwechsel unterhalten muß.

Dies zeigt sich in folgender Zahlenreihe:

		die Sauerstoffaufnahme	die Kohlensäure-Abgabe	Körpergewicht
In 24 Stunden beträgt bei	Pferd	3900 g	5200 g	450 kg
	Mensch	750 g	900 g	75 kg
	Hund	430 g	460 g	15 kg

Daraus berechnet sich der Sauerstoffverbrauch in Gramm für 1 kg Gewicht in 1 Stunde

für { Pferd zu 0,35
Mensch „ 0,42
Hund „ 1,19.

Bei kaltblütigen Tieren ist entsprechend dem langsameren Stoffwechsel das Atembedürfnis viel geringer.

Der Sauerstoffverbrauch auf Kilogramm und Stunde berechnet beträgt beim Frosch nur 0.07 g.

Über die absolute Größe des Gaswechsels geben folgende Zahlen Auskunft:

		Atemgröße l pro Minute	O_2 Verbrauch ccm pro Minute	CO_2 Ausscheidung ccm pro Minute
Mensch:	bei Ruhe	10	350	300
	bei Arbeit	38	2 300	1 850
Pferd:	bei Ruhe	35	1 500	1 400
	bei Arbeit	500	11 000	10 500

Diese Zahlen stellen recht beträchtliche Stoffmengen vor. Die Kohlensäureabscheidung des Menschen berechnet sich für 24 Stunden zu etwa 900 g, was einer Menge fester Kohle von etwa 250 g entspricht.

Die Wasserabgabe durch die Lungen wird zu etwa 500 g in 24 Stunden angegeben.

4. Atmung verschiedener Gasarten.

Sauerstoff ist allein von allen Gasen fähig, das Leben zu unterhalten. Er kann in der Respirationsluft bis auf 50—70 Vol.-Proz. vermehrt oder bis auf 14 Vol.-Proz. vermindert werden, ohne daß irgend ein Einfluß wahrzunehmen wäre: es bleibt die O_2-Aufnahme und die CO_2-Ausscheidung unverändert. Sinkt aber der O_2-Gehalt bis auf 10 Vol.-Proz., so tritt Dyspnoe, sinkt er bis auf 7 Vol.-Proz., so tritt der Tod durch Erstickung Suffokation, ein.

Dementsprechend können Menschen in einer Höhe von 4000 m (Anden) = 480 mm Hg noch gedeihen. In einer Höhe von 380 m Hg ist dies nicht mehr möglich, da dann der O_2-Partialdruck (s. S. 162) weniger als 80 mm Hg beträgt

Der Sauerstoff kann durch kein anderes Gas ersetzt werden.

Doch gibt es **indifferente Gase** die zwar unfähig sind, das Leben zu unterhalten, die aber ohne Schaden

geatmet werden können, wenn genügend O_2 vorhanden ist: Stickstoff, Wasserstoff, Grubengas.

Diesen gegenüber gibt es **schädliche Gase**, von denen einige (wie Chlorgas, Stickoxyd, schweflige Säure, salpetrige Säure, rauchende Salzsäure, Ätzammoniak) **uneinatembar** sind, weil sie sofort Stimmritzenkrampf (Mm. crico-arytaenoidei laterales, Mm. arytaenoidei und Mm. thyreo-arytaenoidei) erzeugen; andere sind zwar **atembar**, aber in gewissen Mengen **giftig**, selbst wenn daneben reichlich O_2 vorhanden ist. Dazu gehören:

Kohlensäure CO_2, wirkt zu 1 Vol.-Proz. noch nicht lästig, zu 4 Vol.-Proz. nach einiger Zeit tödlich, zu 20 Vol.-Proz. schnell tötlich.

Kohlenoxyd CO, entsteht bei ungenügender Verbrennung der Kohle, im Kohlendunst, ferner im Leuchtgas; wirkt schon schädlich, wenn es zu $^1/_{1000}$ Teil in der Atemluft enthalten ist. Seine giftige Wirkung beruht darauf, daß für jedes in das Blut eintretende CO-Volumen ein gleiches O_2-Volumen austritt. Es entsteht CO-Hämoglobin (s. d.), das Blut wird kirschrot.

Stickstoffoxydul N_2O; rein geatmet, führt es in kurzer Zeit zur Erstickung; dagegen mit Sauerstoff gemischt (2 : 1) kann es längere Zeit geatmet werden und betäubt (Lachgas, Lustgas).

Schwefelwasserstoff H_2S kommt in Kloaken, Senkgruben u. a. vor, führt zum Tode durch Herzstillstand. Die Organe sehen schwärzlich-braun aus.

C. Die sogenannte Hautatmung.

Man hat früher eine echte Hautatmung, Perspiratio insensibilis, angenommen.

Bei Amphibien mit nackter feuchter Haut kann tatsächlich der Gaswechsel durch die Haut den durch die Lunge ersetzen.

Beim Menschen und den Säugetieren kommt höchstens das Abdunsten von Kohlensäure in Betracht, in 24 Stunden 5—8 g, das ist weniger als 1% der Abscheidung durch die Lungen.

Die tötliche Wirkung des Firnissens der Haut kann daher nicht auf der Behinderung der Hautatmung beruhen, nicht auf einem Retentum spirabile; sie rührt vielmehr her von dem Sinken der Eigentemperatur (s. Wärmeregulation).

Beträchtlich ist die Wasserabgabe durch die Haut; sie beträgt in 24 Stunden 400—600 g und kann bei starker Körperarbeit bis zum 5 fachen steigen.

7. Die Tätigkeit der Drüsen.

A. Allgemeine Physiologie der Drüsen.

1. Zweck der Drüsentätigkeit.

Die Drüsen sind Organe, die aus dem Blute bestimmte Stoffe aussondern oder neue Stoffe bilden.

Sekretion nennt man diese Tätigkeit, wenn die betreffenden Stoffe im Körper verbleiben und besondere Wirkungen ausüben,

Exkretion, wenn sie aus dem Körper abgeschieden werden.

Der Unterschied zwischen Sekretion und Exkretion wird sprachlich nicht streng innegehalten. Man sagt allgemein „Schweißsekretion", „Harnsekretion", obgleich es „Exkretion" heißen müßte.

Die Sekrete im engeren Sinne dienen dem Körper zu mannigfaltigen Zwecken: zur Ernährung des Säuglings die Milchdrüsen, zur Verdauung und Resorption die Drüsen des Verdauungskanals, zur Wärmeregulation des Körpers die Schweißdrüsen, zum Schutz gegen Austrocknung freiliegender zarter Schleimhautflächen die Tränendrüsen, zur Bereitung eines deckenden Überzuges für gewisse Hautstellen die Talgdrüsen. Bei vielen Tieren gilt das Sekret als Schutzwaffe, so die Giftdrüsen bei den Giftschlangen und in der Oberhaut vieler Amphibien, die Stinkdrüse des Stinktieres, die dunklen Farbstoff absondernde Drüse des Tintenfisches. Eigenartig ist das Spinndrüsensekret der Spinnen.

Von den Drüsen sind zu unterscheiden die Follikel, die oft mit zu den Drüsen gerechnet und als Drüsen bezeichnet werden. Follikel sind solche Organe, die geformte, organisierte Substanz absondern, wie die sogenannten Geschlechts„drüsen", Talg„drüsen", Lymph„drüsen". Hier wird nicht ein Sekret abgesondert, sondern es werden ganze Zellen abgestoßen und durch Neubildung ersetzt.

2. Bau der Drüsen.

a) Einzellige Drüsen kommen in Gestalt der Becherzellen vor. Diese sind modifizierte Epithelzellen, die vereinzelt zwischen gewöhnlichen Epithelzellen stehen. Sie enthalten körniges Protoplasma und einen etwa in der Mitte gelegenen Kern. In dem der Oberfläche zugekehrten Teil der Zelle wird allmählich Sekret angehäuft, so daß der Kern nach der Basis zu verdrängt wird. Das Sekret wird dann nach außen entleert, indem die Zelle die Form eines offenen „Bechers" annimmt. Der Vorgang wiederholt sich dann von neuem.

b) Mehrzellige Drüsen sind alle die schlechthin als Drüsen bezeichneten Organe. Sie stellen im allgemeinen Einstülpungen einer Oberfläche dar, die einen Hohlraum, die Endkammer, einschließen. Nach der Form des Hohlraumes unterscheidet man tubulöse Drüsen mit Röhrenform und acinöse oder alveoläre Drüsen mit sackförmigen Endkammern. Der Bau einer Drüse ist vom physiologischen Standpunkte mit dem eines Filtrierapparates zu vergleichen. Jede Endkammer ist von einer einfachen Lage Drüsenzellen umgeben, die von außen durch ein strukturloses Häutchen, Membrana propria, zusammengehalten werden. Dieser Membran liegt nach außen ein sehr dichtes Kapillarnetz von Blut- und Lymphgefäßen auf; die Drüsen gehören zu den blutreichsten Organen des Körpers.

In einigen Fällen (Schweißdrüsen) befindet sich noch zwischen Membrana propria und sezernierenden Zellen eine einfache Lage glatter Muskelfasern, die zur Auspressung des Sekretes dienen. In gewissen Drüsen (Fundusdrüsen im Magen) sondern die Zellen nicht nur nach der dem Lumen zugekehrten Seite ab, sondern nach allen Seiten. Dann sammelt sich das Sekret in feinsten Kanälchen, die die Zellen rings umspinnen, den „Sekretkapillaren", diese münden mit einem größeren Stämmchen in das Drüsenlumen.

Die Stoffe, aus denen das Sekret gebildet wird, werden also in den Blutgefäßen an die Drüsenzellenschicht herangeführt und von den Zellen in die Endkammer ausgeschieden. Aus der Endkammer, bei den zusammengesetzten Drüsen aus den Endkammern, fließt das Sekret in den Ausführungsgang ab.

c) Bei den Drüsen ohne Ausführungsgang ist die Blutbahn zugleich zuführender und abführender Weg: Die Drüsenzellen nehmen Stoffe aus dem Blute auf, wandeln sie in spezifischer Weise um und geben sie wieder ins Blut ab.

Man bezeichnet diese Drüsen auch als Drüsen mit „innerer Sekretion".

Nicht selten vollziehen sich in einer und derselben Drüse gleichzeitig Vorgänge innerer und äußerer Sekretion. Gewissermaßen ist dies bei allen Drüsen der Fall, da das Blut schon durch die Entziehung der zur Sekretbildung dienenden Stoffe in spezifischer Weise geändert wird.

3. Mechanismus der Absonderung.

Die Tätigkeit der Drüsenzellen ist nur eine nach bestimmter Richtung ausgebildete Abart der allgemeinen Stoffwechseltätigkeit aller lebenden Zellen. Die Zusammensetzung des Blutes wird in jedem lebenden Gewebe verändert, durch das Drüsengewebe aber in besonderer, für den Gesamtorganismus zweckmäßiger Weise.

Die Kräfte, die der Absonderung dienen, sind daher vor allem in den besonderen chemischen und physikalischen Eigenschaften des organisierten Protoplasmas der Drüsenzelle zu suchen.

Die Gesetze, die für den Austausch der Bestandteile von Flüssigkeiten auf anorganischem Gebiete durch Filtration, Diffusion, Osmose gelten, reichen zur Erklärung der Drüsentätigkeit nicht aus.

Die physikalischen Gesetze des Stoffaustausches zwischen Flüssigkeiten.

Unter Hydrodiffusion versteht man den Austausch von mischbaren und keine chemische Verbindung eingehenden Flüssigkeiten ohne jeden Druckunterschied oder sogar der Schwere entgegen. Ein spezieller Fall davon, der sich im Körper, der sich schon an jeder Zelle verwirklicht findet, ist die **Membrandiffusion**, wo die Flüssigkeiten nicht direkt in Berührung gebracht werden, sondern durch eine häutige, poröse Scheidewand getrennt sind. Nach ihrem Verhalten dabei teilt man die Membranen in halbdurchlässige, semipermeable, und ganzdurchlässige, permeable, ein. Erstere finden sich im Pflanzenreich; permeabel, wenn auch nicht vollkommen, sind die tierischen Häute und Zellen.

Die semipermeablen Membranen lassen, wenn sie Lösungen (z. B. Zuckerlösung) von Wasser trennen, wohl das Wasser zu der Lösung, nicht aber die gelöste Substanz (den Zucker) zum Wasser. Die gelöste Substanz übt eine

Anziehung auf das Wasser aus. Diese einseitige Wasser-Anziehung durch Membranen heißt **Osmose.** Findet sie in einen abgeschlossenen Raum hinein statt, so ist damit eine durch ein Hg-Manometer meßbare Drucksteigerung in dem Raume verbunden. Diese Drucksteigerung, herrührend von der Anziehung zwischen Lösungsmittel und gelöster Substanz, ist für alle Moleküle gleich groß und zwar für Nichtelektrolyte genau gleich dem Gasdruck, welchen die gelöste Substanz bei Abwesenheit des Wassers als Gas in dem gleichen Raum bei der gleichen Temperatur ausüben würde. Sie kann unter Umständen recht erhebliche Werte erreichen; eine 2 proz. Zuckerlösung z. B. übt einen osmotischen Druck von 100 cm Hg = $1^1/_3$ Atmosphärendruck aus. Der osmotische Druck ist bei der gleichen Flüssigkeit um so größer, je konzentrierter die Lösung ist, je mehr Moleküle der Substanz sie also enthält. Der osmotische Druck läßt sich unter anderem durch die Methode der Gefrierpunktserniedrigung bestimmen. Die wasseranziehende Kraft der gelösten Moleküle erschwert nämlich bei Erniedrigung der Temperatur die Vereinigung der Wassermoleküle zu Eis. Der Gefrierpunkt der Lösung sinkt unter den des Wassers. Dies ist um so mehr der Fall, gerade wie der osmotische Druck zunimmt, je mehr Salzmoleküle in dem gleichen Volumen enthalten sind. Die Gefrierpunktserniedrigung, mit Δ bezeichnet, ist also ein Maß für die osmotische Spannkraft, P, des Salzes, welche nach der Formel $P = 12{,}03\ \Delta$ sich in Atmosphären ausrechnen läßt. Eine 1 proz. NaCl-Lösung gefriert bei — 0,606° C. Findet man für eine unbekannte Flüssigkeit $\Delta = 0{,}606°$, so entspricht ihre osmotische Spannkraft der einer 1 proz. NaCl-Lösung. Vergleicht man verschiedene Lösungen, welche die gleiche Gefrierpunktserniedrigung zeigen, also den gleichen osmotischen Druck ausüben, auf ihre Konzentrationen, so findet man, daß diese sich verhalten wie die Molekulargewichte der gelösten Substanzen. Der osmotische Druck ist also nicht von der Gewichtskonzentration, sondern von der Molekülzahl der Substanzen in der Volumeneinheit (Molekularkonzentration) abhängig, und zwar ist er dieser proportional. Er ist ferner abhängig von der Temperatur, er wächst mit der Temperatur.

Äquimolekulare Lösungen, d. h. Lösungen, welche im gleichen Volumen die gleiche Anzahl Moleküle enthalten, sind bei gleicher Temperatur i s o s m o t i s c h oder i s o t o n i s c h. Bei zwei Lösungen von verschiedener osmotischer Kraft ist die schwächere in Vergleichung zur stärkeren h y p o t o n i s c h und die stärkere in Vergleichung zur schwächeren h y p e r t o n i s c h.

Eine scheinbare Ausnahme hiervon machen die E l e k t r o l y t e, weil sie in Wasserlösungen teilweise in elektrisch (positiv +, negativ —) geladene Ionen dissoziiert werden, z. B. HCl in $\overset{+}{H}$ und $\overset{-}{Cl}$, KCl in $\overset{+}{K}$ und $\overset{-}{Cl}$. Dadurch wird die Anzahl der in der Lösung befindlichen Moleküle vergrößert und damit auch der osmotische Druck erhöht. Die Dissoziation ist bei demselben Elektrolyten um so vollständiger, je verdünnter die Lösung ist; außerdem ist sie von der Natur der Elektrolyte abhängig. Leitet man einen elektrischen Strom durch eine Elektrolytenlösung, so ist der Widerstand, den der Strom darin erfährt, um so geringer, die Leitfähigkeit der Flüssigkeit um so größer, je mehr Moleküle in die leitenden Ionen gespalten sind.

Daher gibt die Untersuchung der elektrischen Leitfähigkeit Aufschluß über die Größe der Dissoziation der Elektrolyte.

Die roten Blutkörperchen z. B. enthalten in ihrem Innern Substanzen gelöst, die eine bestimmte osmotische Spannkraft ausüben. Dieser hält eine 0,9 proz. NaCl-Lösung das Gleichgewicht, sie ist isotonisch für die roten Blutkörperchen, wie das Blutserum. Eine 1 proz. NaCl-Lösung ist hypertonisch, sie entzieht den Blutkörperchen Wasser, so daß sie schrumpfen. Eine 0,5 proz. NaCl-Lösung ist hypotonisch, die Blutkörperchen ziehen Wasser an, sie quellen. Zugleich tritt der rote Farbstoff aus den Blutkörperchen heraus, weil diese, wie eine permeable Substanz, auch die gelösten Substanzen hindurchlassen, bis auch die umgebende Flüssigkeit die gleiche Anzahl gelöster Molekel enthält. Dies kann man ebenfalls benutzen, um die osmotische Spannung verschiedener Flüssigkeiten zu bestimmen. Man untersucht, bei welcher Konzentration eben ein Farbstoffaustritt stattfindet: diese Lösungen sind isotonisch.

Sind die gelösten Molekel sehr groß (Eiweiß, Schleim, Leim, Gummi), so geschieht ihr Übertritt auch durch permeable Substanzen nur sehr langsam und in sehr geringem Umfange. Darauf beruht Grahams Verfahren der chemischen Dialyse, aus Eiweißlösungen die Salze auszuziehen.

Geschieht der Durchtritt von Flüssigkeit unter Druck, so spricht man von

Filtration. Die durchgetretene Flüssigkeit heißt Filtrat, der Druck, unter dem sie durchgetreten (beim gewöhnlichen Filtrieren die Höhe der aufgegossenen Flüssigkeit), heißt Filtrationsdruck. Bei Scheidewänden mit großen Poren (Fließpapier) können auch nichtgelöste morphotische Elemente mit durchtreten, bei tierischen Membranen ist das in der Regel nicht der Fall. Die Beschaffenheit der Filtrate hängt ab von dem Druck und der Natur der tierischen Membran. Bei der Filtration schließt die poröse Scheidewand, das Filtrum, in der Regel das Druckrohr unten ab. Die Flüssigkeit steht auf ihr. Im tierischen Körper dagegen kommt die Filtration in anderer Form vor: es strömt die Flüssigkeit an dem Filtrum, der Gefäßwand, vorbei, dies nennt man

Transsudation. Hierfür gelten dieselben Gesetze, wie für die gewöhnliche Filtration, nur ist unter sonst gleichen Bedingungen die Menge des Transsudates größer als die des Filtrates, weil die Flüssigkeit mit einer größeren filtrierenden Oberfläche in Berührung kommt. Wächst der Transsudationsdruck, so nimmt die Menge des Transsudates zu, bei Salzlösungen ohne erhebliche Änderung der Konzentration, bei Eiweißlösungen mit Abnahme des prozentualen Eiweißgehaltes, doch ist die absolute Menge des transsudierten Eiweißes in der Zeiteinheit bei höherem Druck (wegen der größeren Menge des Transsudates) größer als bei niederem Druck.

Daß die Tätigkeit der Drüsen nicht den allgemeinen physikalischen Gesetzen, sondern spezifischen physiologischen Gesetzen folgt, wird durch folgende Tatsachen bewiesen:

1. Bei einzelligen Drüsen vollzieht sich die Abscheidung des Sekretes innerhalb des lebenden Protoplasmas durch ihm eigenen Kräfte.

2. Die Drüsensekrete enthalten besondere Stoffe, die im Blut nicht vorkommen: Verdauungsfermente, Gallenfarbstoffe, Milchzucker, bei vielen Tieren spezifische Gift- und Riechstoffe.

3. Unter gewissen Umständen ist der Druck, unter dem das Sekret ausgeschieden wird, größer als zur selben Zeit der Druck in den Blutgefäßen der Drüse; auch an ausgeschnittenen Drüsen kann noch Sekretion eintreten.

4. Die Eigenwärme des Sekretes kann diejenige der zuführenden Blutgefäße um 1° C. und mehr übersteigen.

5. Die Sekretion findet bei manchen Drüsen nicht fortwährend statt, sondern hört zu Zeiten auf, obwohl die Drüsenkapillaren doch immer gefüllt sind und der Blutdruck immer vorhanden ist.

6. Das mikroskopische Aussehen der Drüsenzellen ist verschieden, je nachdem sie ruhend oder tätig sind.

7. Bei gewissen Drüsen läßt sich nachweisen, daß die Sekretion unter Einfluß des Nervensystems steht. Es gibt Nerven, deren Reizung die Sekretion befördert, sekretorische Nerven. Man hat sogar Nervenfasern bis zu den Sekretionszellen verfolgen können.

Aus alledem ergibt sich, daß allein die Drüsenzelle die Ausscheidungen der Drüse bereitet, indem sie teils Stoffe neubildet, teils Blutbestandteile gleichsam in konzentriertere Form bringt. Es gleicht daher jede Sekretionszelle „einem kleinen chemischen Laboratorium, in welchem das dem Blut entnommene Material in einer für jede Drüse spezifischen Weise verarbeitet wird".

Elektrische Vorgänge an den Drüsen.

An allen Häuten, die Drüsenzellen enthalten, läßt sich ein elektrischer Strom nachweisen, der von außen nach innen gerichtet ist (einsteigender Strom). Man nimmt an, daß von den Sekretionszellen elektromotorische Kräfte ausgehen, indem der sekretorisch umgewandelte Zellanteil sich negativ verhält gegen den unveränderten. Bei Reizung der Sekretionsnerven zeigt dieser Strom eine Veränderung, die man als Aktionsstrom

aufgefaßt hat. In allen Drüsen nimmt die sezernierende Oberfläche negative Spannung an. Auch die drüsenlose Haut zeigt einen Strom (Ruhestrom), der durch oberflächliche Ätzung (des Epithels) verschwindet. Da der elektrische Strom Diffusion von Wasser erzeugen kann und andererseits bei der Filtration von Wasser durch Diaphragmen elektrische Ströme entstehen, lassen sich diese elektrischen Vorgänge mit dem Sekretionsvorgang in Verbindung bringen.

B. Spezielle Physiologie der Drüsen.

1. Secernierende Drüsen.

H a u t d r ü s e n. Von den Drüsen, die für den Bestand des Organismus wertvolle Stoffe sezernieren, seien zuerst die Hautdrüsen genannt. Die einzelligen Drüsen der Schleimhäute sind oben schon erwähnt (siehe S. 171).

In die Haarbälge der behaarten Haut münden die Ausführungsgänge der traubenförmigen acinösen **Talgdrüsen,** besser Talgfollikel. Die Epithelzellen dieser Follikel beladen sich mit dem Sekret (H a u t t a l g , Sebum), gehen dann zugrunde und werden ausgestoßen. Der Hauttalg dient dazu, Haut und Haare fettig und geschmeidig zu erhalten. Er besteht aus sehr geringen Mengen von Eiweißstoffen, hauptsächlich aus Wasser, Fetten, Cholesterin und Salzen.

Beim Neugeborenen ist der ganze Körper mit einer Schmiere von Hauttalg und abgestoßenen Epidermiszellen bedeckt (Vernix caseosa).

In den äußeren Gehörgängen finden sich tubulöse Drüsen, die ein fettiges, gelbes Sekret, das O h r e n s c h m a l z (Cerumen) absondern, das die Wände des Gehörganges und das Trommelfell überzieht.

Bei Tieren finden sich größere Drüsen, die ähnlichen Zwecken dienen, wie z. B. die Bürzeldrüse der Vögel, die mit dem Schnabel das Sekret über das Federkleid verteilen.

Die T r ä n e n d r ü s e ist ähnlich wie die Parotis gebaut. Ihr Sekret ist die Tränenflüssigkeit, eine klare, farblose Flüssigkeit von alkalischer Reaktion, schwach salzigem Geschmack mit etwa 1 pCt. festen Bestandteilen: Albumin und Schleim, Spuren von Fett, hauptsächlich anorganische Salze (Kochsalz).

Die Sekretion findet beständig statt, doch kann sie durch psychische Affekte (Weinen) und reflektorisch (Reizung der Konjunktiva, der Retina, der Nasenschleimhaut) verstärkt werden.

Die Sekretionsnerven verlaufen im N. lacrymalis vom Trigeminus, im N. subcutaneus malae vom Facialis und im Halssympathicus.

Die Tätigkeit der Verdauungsdrüsen ist oben schon besprochen (vergl. über Speicheldrüsen, S. 65, über Gallensekretion der Leber, S. 83, über Pankreas, S. 87).

Leber und Pankreas haben aber außer ihrer Tätigkeit als Verdauungsdrüsen sehr wichtige Wirkungen auf den inneren Stoffwechsel, als Drüsen ohne Ausführungsgang.

Die Bedeutung der Leber.

1. Die Leber ist ein wichtiges Schutzorgan des Körpers. Sie ist als mächtiger Filtrierapparat in den Kreislauf eingeschaltet, der aus dem Darm zugeleitete Stoffe umwandelt und aufspeichert oder, sofern sie schädlich sind, teils vollständig zurückhält, teils sie in eine unschädliche Form überführt, so daß sie als solche zur Ausscheidung gelangen können. Es laufen daher in der Leber wichtige chemische Umsetzungsprozesse ab.

2. Die Leber ist eine Drüse, ihr Sekret ist die Galle.

3. Schließlich haben wir die Leber schon als eine Stätte kennen gelernt, wo rote Blutkörperchen zahlreich zugrunde gehen. Aus dem Hämoglobin derselben bilden sich die Gallenfarbstoffe, das Eisen derselben wird zum Teil in der Leber abgelagert (daher ihr hoher Gehalt an Eisen), zum Teil ausgeschieden durch die Galle oder durch den Harn.

Bau der Leber.

Die Leber empfängt arterielles Blut aus ihrem Vas privatum, der A. hepatica, die als Vas nutriens anzusehen ist; ihre Kapillaren gehen meist schon in die interlobulären Pfortaderäste über.

Venöses Blut empfängt die Leber aus den Venen des Magens, des Darmkanals und der Milz durch die V. portae.

Die Leber gibt venöses Blut ab durch die VV. hepaticae in die V. cava inf.

Die V. portae verzweigt sich durch die ganze Leber; sie bildet dabei polygonale Räume, die ausgefüllt sind mit den Leberzellen, regelmäßigen Polyedern. So entstehen die, bes. bei der Schweineleber, schon mit bloßem Auge erkennbaren Lobuli. In der Mitte jedes Lobulus liegt ein Gefäß, der Anfang der V. hepatica, Vas intralobulare genannt, im Gegensatz zu den am Rande des Lobulus liegenden Pfortaderästen Vasa interlobularia. Von den Vasa interlobularia findet nun der Übergang zu den Vasa intralobularia durch Kapillaren statt, die den Lobulus in radiärer Richtung durchsetzen, also zwischen den Leberzellen selbst verlaufen.

Außerdem liegen zwischen den einzelnen Leberzellen die Anfänge der Gallengänge, die Gallenkapillaren. Sie werden dadurch gebildet, daß die aneinanderstoßenden hohlrinnenförmigen Vertiefungen zweier benachbarter Leberzellen einen Kanal bilden. Da die Galle das Sekret der Leber ist, so ist die Leber eine Drüse, die Leberzellen sind das sezernierende Epithel, die Gallenkapillaren die Lumina der Drüsenacini, die interlobulären Gallengänge die Drüsenausführungsgänge. Von den Flächen eines Zellenpolyeders bilden mehrere mit den benachbarten Zellenflächen solche Gallenkapillaren. Von den Blutkapillaren sind die Gallenkapillaren stets ein Stück entfernt, so daß sie sich nie berühren.

Die Leberzellen erscheinen auf einem Querschnitt regelmäßig polygonal mit einem oder mehreren Kernen und einem granulierten Protoplasma, in dem sich Pigment, Fetttröpfchen (in der Peripherie) und Glykogenkörnchen (zentral um den Kern) befinden.

Die Leber ist die größte Drüse des Körpers, sie wiegt im Mittel 1½ kg.

Sie ist sehr reich an Eiweiß. Die Tierleber ist daher ein vortreffliches Nahrungsmittel, da sie vor dem Muskel den Mangel an Sarkolemm und zum größten Teil an interstitiellem Bindegewebe voraus hat. Sie enthält ferner Fette, Extraktivstoffe,

schließlich Kohlehydrate in Form von Glykogen oder Traubenzucker.

Bemerkenswert ist ihr hoher Gehalt an Eisen, das teils in organischer Bindung, teils als anorganisches Salz vorkommt.

Die Leber als Filter.

1. Die Leber hält tierische und pflanzliche Gifte (Alkaloïde) zurück, zerlegt sie und bringt sie durch die Galle zur Ausscheidung. Ebenso hält sie metallische Gifte (Arsen, Blei) auf, um sie später allmählich auszuscheiden.

2. Sie führt die bei der Fäulnis des Eiweiß im Darmkanal normalerweise sich bildenden aromatischen Körper: Phenol, Indol, Skatol, die für den Organismus schädlich sein würden, in die ungiftigen aromatischen Ätherschwefelsäuren über, die dann durch den Harn, an Alkali gebunden, ausgeschieden werden.

3. Sie bildet aus den sehr giftigen Ammoniumverbindungen wie sie aus dem Eiweiß bei seinem Abbau im Darm entstehen, den unschädlichen Harnstoff bezw. Harnsäure (bei den Vögeln und Reptilien, die diese statt Harnstoff ausscheiden). Die Leber ist also eine wesentliche Bildungsstätte für den Harnstoff. Verbindet man die Pfortader direkt mit der unteren Hohlvene (Eck'sche Fistel) und schaltet so die Leber aus, so wird weniger Harnstoff ausgeschieden, und es treten infolge Überganges von Ammoniaksalzen in die Blutbahn schwere Vergiftungserscheinungen auf. Die Bildung des Harnstoffes in der Leber muß also „als ein Kunstgriff der Natur angesehen werden, Ammoniak unschädlich aus dem Körper zu entfernen". Übrigens wird doch eine geringe Menge Ammoniak als solches ausgeschieden. Auch stammt der ganze ausgeschiedene Harnstoff nicht aus der Leber (s. Harn).

4. Sie bereitet aus Zucker Glykogen und speichert dieses auf.

Die Glykogenbildung in der Leber.

Die Kohlehydrate der Nahrung gelangen als Monosaccharide zur Resorption in das Pfortaderblut. Würden diese direkt in die Zirkulation gelangen, so würden sie, wenn sie einen gewissen geringen Gehalt des Blutes daran überschreiten, durch die Nieren ausgeschieden werden, also dem Körper zum größten

Teil verloren gehen. In der Leber werden indessen die Monosaccharide in Glykogen übergeführt und zurückgehalten.

Das Glykogen ist in den Leberzellen in Form von Körnchen enthalten, die um den Kern liegen. Seine Menge ist sehr wechselnd; sie zeigt eine tägliche Periode; mehrere Stunden nach der Nahrungsaufnahme ist sie am größten. Beim Hungern schwindet das Glykogen fast völlig, bei reichlicher Zufuhr von Kohlehydraten steigt sein Gehalt außerordentlich und kann bis 10% des Lebergewichtes erreichen. Die glykogenfreie Leber ist klein und sieht dunkelbräunlich aus, die glykogenreiche Leber ist groß und hat Ockerfarbe. In der toten und absterbenden Leber wird das Glykogen wahrscheinlich durch Fermentwirkung schnell in Zucker verwandelt. Um Glykogen zu gewinnen, muß man die noch lebenswarme Leber in siedendes Wasser bringen, um die Wirkung jenes Fermentes zu verhindern.

Reines Glykogen ist eine weiße, amorphe Substanz, ist als Anhydrid des Traubenzuckers aufzufassen.

Wie die Leberzellen aus dem Zucker Glykogen bilden, so können sie auch wieder aus Glykogen Zucker (zuerst Maltose, dann Dextrose, wahrscheinlich unter Mitwirkung eines in der Leber und im Blut vorhandenen diastatischen Ferments) bilden und durch die V. hepatica dem Blut und damit den Geweben zuführen. Dies tritt ein, sobald eine ungenügende oder gar keine Zufuhr von Kohlehydraten statt hat, z. B. bei Inanition oder bei Mehrverbrauch von Kohlehydraten, z. B. bei großer Muskelanstrengung oder großer Wärmeabgabe.

Aus alledem geht hervor, daß die Glykogenbildung in der Leber die Bedeutung hat, Kohlehydrate in einer schwer löslichen Form zurückzuhalten und Vorräte davon aufzuspeichern, die im Bedarfsfalle wieder an die Gewebe abgegeben werden, um durch ihren Zerfall anderes Körpermaterial (Eiweiße und Fette) zu schonen. Findet eine noch reichere Zufuhr von Kohlehydraten statt, so wird aus dem Überschuß Fett gebildet und abgelagert.

Auch im Muskel findet sich Glykogen, das bei der Tätigkeit schwindet. Es hat offenbar für den Muskel dieselbe Bedeutung wie das Leberglykogen für den ganzen Organismus;

es stammt aber als solches wahrscheinlich nicht aus der Leber.

Der Hauptsache nach sind Glykogenbildner die Zucker (die gärungsfähigen Monosaccharide, die Disaccharide erst nach ihrer Spaltung in Monosaccharide), ferner das Glyzerin. Auch aus Eiweiß (aus seinem N-freien Anteil) kann vielleicht Glykogen entstehen. Auch vom Fett (wegen seiner Glyzerinkomponente) ist das behauptet worden.

Pathologisch kann eine Störung in der Regelung des Zucker-Stoffwechsels eintreten. Es kommt dann zu einer Ausscheidung von Traubenzucker durch den Harn, Diabetes mellitus. Bei der leichten Form desselben erscheint er nur, wenn die Kost Kohlehydrate enthält; bei der schweren Form auch, wenn dies nicht der Fall ist. In diesem Fall wird der Zucker aus Eiweiß gebildet. Man kann Zuckerharnruhr künstlich erzeugen:

1. durch Verletzung des Bodens im 4. Hirnventrikel, den sogenannten Zuckerstich (Piqûre);
2. durch gewisse Gifte: Phloridzin, Kurare;
3. durch Exstirpation des Pankreas.

Pankreas.

Eine Wirkung auf den inneren Stoffwechsel muß dem Pankreas zugeschrieben werden, weil seine totale Exstirpation bei Säugetieren zu schwerem Diabetes mellitus führt. Diese Störungen im Kohlehydratwechsel hat man mit den Langerhansschen Inseln in Verbindung gebracht; der Diabetes bleibt nämlich aus, wenn die ganze Drüse atrophiert und nur diese Inseln erhalten bleiben, was nach Unterbindungen des Ausführungsganges eintritt.

Die Milz.

Der Bau der Milz zeigt Ähnlichkeit mit dem einer Lymphdrüse. Sie besteht aus einem bindegewebigen, mit elastischen Fasern durchsetzten Gerüst, Trabekelsystem, welches eine Fortsetzung der Milz-Kapsel nach innen darstellt. In diesem liegt das eigentliche Milzparenchym, die Milzpulpa. Sie besteht aus einem feinfasrigen Reticulum, in dessen Maschen sich zahlreiche Zellen finden; besonders dichte Anhäufungen

der Zellen zu Knötchen stellen die Milzfollikel (die Malpighischen Körperchen) dar. Die Zellen sind teils Leukocyten, teils ihnen ähnliche, aber sehr viel größere Zellen, die eigentlichen Pulpazellen, teils Zellen, die rote Blutkörperchen einschließen. Das Blut tritt aus den kleinsten Arterien frei zwischen die Elemente der Pulpa und sammelt sich dann wieder in den Venen, wobei es viele lymphoïde Zellen mitführt. Es steigt daher das Zahlen-Verhältnis der weißen zu den roten Blutkörperchen im Milzvenenblut auf 1 : 60.

Daraus geht hervor, daß in der Milz weiße Blutkörperchen gebildet und an das Blut abgegeben werden. In der Milz werden auch weiße Blutkörperchen zerstört, wie man aus den Zersetzungsprodukten der Kernnukleïne erkennen kann.

Außerdem werden in der Milz auch rote Blutkörperchen zerstört, denn man findet in ihr Zellen, die ganze rote Körperchen oder auch nur Bruchstücke oder Reste von Eisenoxyd enthalten.

Endlich werden im embryonalen Zustand in der Milz auch rote Blutkörperchen neu gebildet.

Die Milz schwillt während der Verdauung an, ebenso bei gewissen fieberhaften Krankheiten.

Bei Reizung der Splanchnici zieht sie sich vermöge der reichlich in ihr enthaltenen glatten Muskelfasern zusammen. Dies tritt auch bei Erstickung, bei heftigen sensiblen Reizen und bei Einwirkung von Kälte ein.

Die Milz kann ohne Gefahr für das Leben exstirpiert werden, doch schwellen dann die Lymphdrüsen an, es tritt Wucherung im Knochenmark ein, und die Zahl der weißen Blutkörperchen im Blut wird dauernd erhöht.

Neben der Milz sind anzuführen:

die Lymphdrüsen, besser Lymphfollikel, aus denen weiße Blutkörperchen durch die Lymphbahn in das Blut gelangen.

Das Knochenmark, in dessen rotem Teil rote Blutkörperchen gebildet werden.

Die Thymus, im Mediastinum anticum gelegen, ist beim Fötus stark entwickelt, hält sich bis zum 10.—15. Jahre, also etwa bis zur Pubertät, und verschwindet dann allmählich vollständig. Sie ist ursprünglich ein epitheliales Organ und erfährt erst nach der Geburt allmählich eine Umwandlung in adenoides Gewebe. Die aus der Thymus abfließende Lymphe ergießt sich in die größeren Lymphgefäßstämme der Brusthöhle.

Während der späteren Stadien des Embryonallebens und in der ersten Zeit des Extrauterinlebens werden in der Thymus rote Blutkörperchen gebildet.

Als Drüsen mit innerer Sekretion sind zu nennen:

Die Schilddrüse.

Die Schilddrüse ist eine zusammengesetzte Drüse. Ihre einzelnen Follikel werden durch ein Gerüst und eine Hülle von Bindegewebe zusammengehalten. Jeder Follikel besteht aus einer einfachen Lage niedriger Zylinderzellen, die einen allseitig geschlossenen Raum voll zähflüssiger Masse, Colloïd, umgeben. Die Schilddrüse hat also keinen Ausführungsgang.

In der Schilddrüse wird ein jodhaltiges Nukleoalbumin, das Thyreojodin oder Jodothyrin, gefunden, das man als den wirksamen Bestandteil des Schilddrüsensekretes ansieht.

Die Bedeutung der Schilddrüse ist aus folgenden Beobachtungen zu erkennen: Tiere, denen die Schilddrüsen ausgeschnitten werden, gehen an einer mit Krampfanfällen, beschleunigter Herztätigkeit und Atmung verbundenen Krankheit (Tetanie) zugrunde. Bei Menschen, denen man die Schilddrüsen wegen krankhafter Vergrößerung, Kropf, entfernt hat, tritt Verblödung und allgemeiner Kräfteverfall (Cachexia strumipriva) auf.

Diese Erscheinungen bleiben aus, wenn Schilddrüsen oder Schilddrüsenpräparaten gereicht werden (Organ-Therapie).

Der Hypophysis sind ähnliche Wirkungen wie der Schilddrüse zugeschrieben worden.

Die Nebennieren.

Man unterscheidet an den Nebennieren Mark und Rinde. Die Rinde hat den Bau einer Drüse, die Marksubstanz dagegen ist der Neuroglia ähnlich und enthält mächtige Nervenzellen.

Aus der Rinde läßt sich eine Substanz, „Adrenalin", extrahieren, die, wenn sie in die Gefäße eines Versuchstieres eingespritzt wird, den Blutdruck steigen macht. Die Steigerung beruht auf der Zusammenziehung der Gefäßwände. Auch die glatten Muskeln der Iris werden durch Adrenalineinträufelung zur Zusammenziehung gebracht.

Es ist nachgewiesen, daß das Blut der Nebennierenvene auf die Iris des Froschauges verengend wirkt, man muß also annehmen, daß die Nebennieren im lebenden Tiere Adrenalin ins Blut absondern.

Auf Erkrankung der Nebennieren beruht die Addisonsche Krankheit beim Menschen, die sich durch allgemeinen Kräfteverfall und Braunfärbung der Haut äußert und zum Tode führt.

Tiere, denen die Nebennieren exstirpiert werden, gehen meist schnell zugrunde.

Geschlechtsdrüsen.

Eine besondere Stellung nehmen die Geschlechtsdrüsen, Hoden und Eierstock, ein, die

1. als Drüsen mit Ausführungsgang geformte Elemente (Samen und Ei) absondern, also den Follikeln zuzuzählen sind,

2. als Drüsen ohne Ausführungsgang durch innere Sekretion auf Wachstum und Stoffwechsel einwirken.

Dies zeigt sich vor allem daran, daß Entfernung der Geschlechtsdrüsen, Kastration, die Entwicklung der sekundären Geschlechtscharaktere verhindert.

Bei Tieren wird bekanntlich die Kastration häufig ausgeführt, teils um den Einfluß des Geschlechtstriebes auszuschalten, teils um eine Neigung zum Fleischansatz zu erzielen.

II. Exkretion.

Eine Stellung für sich hat die Absonderung der Milch beim weiblichen Tier, insofern wertvolle Nahrungsstoffe abgesondert werden, um den Körper zu verlassen. Man kann den Vorgang mit gleichem Recht als Sekretion und als Exkretion auffassen. Eigentliche Exkretionsorgane sind nur die Nieren und die Schweißdrüsen.

1. Die Milchsekretion.

Bau der Milchdrüse. Brust oder Euter enthalten mehrere einzelne Drüsen von acinösem Bau, deren jede mit einem sackförmig erweiterten Ausführungsgang auf der Warze oder Zitze mündet.

Jeder Drüsenkörper trägt auf der Membrana propria seiner Alveolen eine einfache Lage polygonaler Drüsenzellen, die im untätigen Zustände niedrig, flach und hell, im tätigen Zustand vergrößert hoch und getrübt erscheinen.

Die Sekretion. An dem dem Hohlraum zugewandten Ende der Zellen geht, wie bei der Speichel-Sekretion, Ansammlung

und Abscheidung des Sekretes vor sich. Die Milch entsteht also nicht durch Zerfall der umgewandelten Drüsenzellen, sie ist vielmehr ein chemisches Produkt der tätigen Zellen, die dabei als solche erhalten bleiben.

Gegen das Ende der Schwangerschaft oder Trächtigkeit beginnen die Milchdrüsen sich stark zu vergrößern. In den letzten Tagen beginnt auch schon die Sekretion, aber noch nicht die eigentliche Milchsekretion, sondern die Absonderung der Kolostrummilch.

In den ersten Tagen der Sekretion findet man in der Milch die sogenannten Kolostrumkörperchen, große, runde Körperchen mit Kernen und reichlich mit Fetttröpfchen erfüllt. Das Kolostrum, d. h. die Milch, die kurz vor und in den ersten Tagen nach der Entbindung abgeschieden wird, ist reicher an festen Stoffen und gerinnt wegen seines größeren Gehaltes an Globulin und Albumin beim Erhitzen, während frische, amphotere Milch beim Sieden nicht gerinnt.

Menge der Milch. Die täglich abgesonderte Menge an Milch wird bei der Frau auf 0,5—1,5 Liter geschätzt, bei Milchkühen beträgt sie durchschnittlich über 10 Liter, im Maximum über 24 Liter.

Die Dauer der Laktation ist schwankend. Beim Menschen kann sie mehrere Jahre währen, für die Milchkühe ist eine durchschnittliche Dauer von 300 Tagen anzunehmen, bei Schaf und Ziege von 15—18 Wochen, beim Schwein von 10 Wochen, bei Hunden und Katzen von 4—6 Wochen.

Einfluß der Nahrung auf die Milchsekretion.

Steigerung der Eiweißzufuhr wirkt günstig auf den Gehalt der Milch an ihren wesentlichen Bestandteilen, vor allem aber wird der Fettgehalt gesteigert.

Reicher Fettgehalt der Nahrung kann den Fettgehalt der Milch erhöhen.

Die Kohlehydrate haben keinen Einfluß auf die Menge des Milchzuckers.

Eingeführte Arzneimittel können in die Milch übergehen, so Jod, Eisen, Blei, Opium, Quecksilber, auch aromatische Körper.

Innervation.

Die Milchsekretion steht unter dem Einfluß des Nervensystems. Bestimmte Sekretionsnerven sind noch

nicht bekannt, doch hat man vom Sympathicus bei Tieren einen Einfluß auf die Qualität der Milch nachgewiesen.

Durch den Reiz des Saugens wird die Sekretion lange Zeit unterhalten. Findet eine Entleerung der Milch durch Säugen nicht statt, so hört die Absonderung allmählich auf. Während der Laktationsperiode bleibt gewöhnlich die Menstruation aus, sie tritt nach Beendigung derselben wieder ein.

Psychische Erregungen können die Sekretion versiegen lassen oder auch die Qualität der Milch ändern.

Die Nieren.

Bedeutung der Nieren.

Die Nieren dienen zur Ausscheidung

1. der überschüssigen Mengen des aufgenommenen Wassers und der Salze,

2. gewisser Stoffwechselprodukte des Organismus, vor allem der beim Abbau des Eiweiß auftretenden Körper,

3. schließlich von Stoffen, die gelegentlich dem Körper einverleibt werden und resorbiert werden, entweder unverändert oder nachdem sie Umsetzungen erfahren haben.

In der Bereitung und Ausscheidung des Harnes durch die Nieren besteht die Hauptregulation, die dem Blut eine konstante Zusammensetzung sichert.

Bau der Nieren und Mechanismus der Sekretion.

Das Blut strömt aus der Aorta direkt in die zur Größe der Nieren verhältnismäßig weiten Nierenarterien ein. Dadurch wird eine große Blutmenge fast unter dem vollen Herzdruck durch die Nieren getrieben. In den Glomeruli löst sich das Vas afferens in einen dichten Knäuel auf, infolge der daraus resultierenden Querschnittzunahme findet eine Verlangsamung des Blutstromes statt. Wegen des durch die Gefäßverästelung gesetzten außerordentlichen Widerstandes setzt sich fast der ganze Blutdruck in Seitendruck um. Das Vas efferens ist erheblich enger als das Vas afferens und wirkt dadurch ebenfalls stauend auf den Blutstrom in dem Glomerulus.

Durch alles dieses kommt in den Malpighi'schen Körperchen eine Filtration unter ziemlich hohem Druck aus dem Blut zustande; ihr Resultat ist der Durchtritt von Wasser und von im Blut gelösten Salzen, die einen Teil der Harnsalze (Kochsalze u. a.) ausmachen.

Der andere Teil der Harnsalze (Kochsalz, Sulfate, Phosphate und die spezifischen Harnbestandteile (Harnstoff, Harnsäure, Hippursäure) werden durch die besondere Tätigkeit des sezernierenden Epithels, der Harnkanälchenepithelien, besonders in den Tubuli contorti, abgeschieden. Und da diese Stoffe nur in gelöstem Zustand abgegeben werden können, muß zugleich von diesen Epithelien auch Wasser ausgeschieden werden.

Für die spezifische Tätigkeit der Epithelzellen spricht, daß beim Menschen, bei Karnivoren und bei hungernden Herbivoren der Harn sauer reagiert, das Blutplasma aber neutral, daß die spezifischen Harnbestandteile (Harnstoff, Harnsäure u. a.) im Blutplasma nur in Spuren, im Harn aber in 2—50 mal stärkerer Konzentration sich finden, und daß die Hippursäure im Blut gar nicht vorkommt, sondern erst synthetisch in der Niere gebildet wird. Außerdem gibt es Mittel, die, in den Körper eingeführt, die Harnsekretion steigern, Diuretica (Harnstoff, Kochsalz, Koffeïn, Traubenzucker), und daß die Wirkung dieser Mittel auch dann noch eintritt, wenn die Harnabsonderung wegen zu niedrigen Blutdruckes aufgehört hat. Ferner setzt das Atropin, wie auch bei anderen sezernierenden Drüsen, die Absonderung herab. Schließlich kann man auch einen direkten Beweis dadurch erbringen, daß man eine blaue Farblösung vom indigschwefelsaurem Natrium einem Hund ins Blut injiziert. Sobald der Harn blau erscheint, ist die Farblösung aus dem Blut in den Harn übergetreten. Untersucht man zu dieser Zeit die Niere, so findet sich der blaue Farbstoff weder in der Müller'schen Kapsel, noch in den Glomeruli, sondern erst in den gewundenen Kanälchen und weiter abwärts, und zwar kann der Austritt des Farbstoffs hier direkt an der Färbung der Epithelien erkannt werden.

Damit die Drüsenzellen, die Epithelien, ihre Funktion ausüben können, müssen sie einmal genügend mit Sauerstoff versehen werden, was nur möglich ist, wenn eine

genügende Menge Blut mit genügender Stromgeschwindigkeit durch die Nieren fließt. Daher werden durch sehr kurze Kompression der Nierenarterie die sezernierenden Zellen geschädigt und hört die Harnabsonderung für längere Zeit ganz auf. Ferner müssen die Zellen durch die „harnfähigen Stoffe" zu ihrer Tätigkeit angeregt werden, d. s. die Stoffe, die normalerweise durch den Harn ausgeschieden werden (Harnstoff, harnsaure Salze, Chloride u. a.).

Die meisten der im Harn ausgeschiedenen Körper werden wohl nicht erst in der Niere gebildet, vielmehr werden sie, wie Harnstoff, Harnsäure u. a., den Nieren schon durch das Blut zugeführt. Nur die Hippursäure (und vielleicht die Harnfarbstoffe) entstehen im Nierenparenchym selbst.

Wie auch bei anderen Drüsen erscheint bei sehr lebhafter Nierenabsonderung das Blut in den Venen hellrot. Das geschieht insbesondere nach Eingabe von harntreibenden Stoffen (Diuretica), welche die Geschwindigkeit der Blutströmung außerordentlich erhöhen. Die wesentliche Bedeutung der Diuretica liegt freilich in einer spezifischen Wirkung auf die Epithelien. Auch eine nicht unerhebliche Wärmebildung findet bei der Harnsekretion statt.

Auf dem weiteren Wege durch die Harnkanälchen wird dann wahrscheinlich das Sekret durch Wasserentziehung wieder eingedickt.

Von dem Einfluß des Nervensystems auf die Nierensekretion (abgesehen von den Gefäßnerven) ist nichts bekannt.

Harn-Entleerung.

Der aus den Harnkanälchen abfließende Harn sammelt sich in den Nierenbecken und gelangt durch rhytmische peristaltische Bewegungen des Ureters in die Blase. Die Ureterwellen, die beim Kaninchen 20—30 mm pro Sek. zurücklegen, scheinen sich durch reine Muskelleitung fortzupflanzen. Die Ureteren durchsetzen in schiefer Richtung die Blasenwand, so daß der Rücktritt von Harn verhindert wird.

Die Blase (Kapazität bis über 1.5 Ltr.) wird verschlossen durch den Tonus des Sphincter vesicae. Hat die Blase eine gewisse Füllung erreicht, so stellt sich durch Reizung der sensiblen Äste der Blasenwand Harndrang ein. Der Blasenverschluß wird

jetzt willkürlich unterstützt durch den quergestreiften Compressor urethrae und die Dammmuskulatur. Soll der Harn gelassen werden, so wird der Compressor urethrae nicht mehr innerviert und kontrahiert, und der Tonus des Sphincter vesicae wird gehemmt, der Muskel erschlafft. Nun tritt die Kontraktion des Detrusor vesicae ein, die anfänglich unterstützt wird durch die Bauchpresse. Die Harnentleerung wird also willkürlich eingeleitet, läuft aber reflektorisch ab.

Die Innervation dieser Blasenmuskeln geschieht durch die Nn. erigentes und hypogastrici. Das reflektorische Zentrum liegt im Lendenmark.

Zusammensetzung des Harns.

Der Harn, das Sekret der Nieren, ist beim Menschen eine klare, gelbe, je nach der Konzentration heller oder dunkler erscheinende Flüssigkeit. Ein konzentrierter Harn heißt „hochgestellt", erscheint rotbraun.

Das spez. Gewicht des Harns beträgt 1.005—1.030, im Mittel 1.015. Je konzentrierter, je dunkler der Harn ist, um so höher ist sein spezifisches Gewicht; nur beim Diabetes mellitus ist der Harn sehr hell und hat doch einen hohes spez. Gewicht: 1.030—1.050. Der osmotische Druck des Harnes ist grossen Schwankungen unterworfen; die Gefrierpunktsdepression beträgt 0.87—2.71°. Dreht schwach nach links, reduziert schwach infolge seines Gehaltes an reduzierenden Stoffen (Harnsäure, Kreatinin).

Der Harn hat bitterlich salzigen Geschmack, aromatischen Geruch und schwache, aber deutlich saure Reaktion durch die verschiedenen ausgeschiedenen Säuren.

Die Reaktion des Harnes hängt von der aufgenommenen Nahrung ab. Beim Menschen und Fleischfresser von saurer Reaktion, wird er nach vegetarischer Kost, nach alkalischen Mineralwässern alkalisch. Der alkalische Harn der Pflanzenfresser wird beim Hungern (wenn also die Tiere von ihrem eigenen Körper leben) sauer. Alkalisch kann ferner der normale Harn des Menschen auch während der Verdauung, wie beim starken Schwitzen werden.

Die durch Erdphosphate bedingte Trübung alkalischer Harne verschwindet beim Erwärmen nicht.

Die organischen Säuren der alkalischen Mineralwässer werden zu Kohlensäure und Wasser oxydiert; die Alkalien als Karbonate ausgeschieden. — Bei Einfuhr von Mineralsäuren oder schwer verbrennlichen organischen Säuren wird beim Fleischfresser der Säureüberschuß von dem aus dem Eiweiß stammenden Ammonaik gebunden und als Ammoniaksalz im Harn ausgeschieden.

In 24 Stunden werden vom Erwachsenen etwa 1½ Liter ausgeschieden.

Bei reichlicher Wasserzufuhr steigt, bei Wasserenthaltung sinkt die ausgeschiedene Menge. Verringert wird sie auch, wenn auf anderem Wege durch starkes Schwitzen oder durch flüssige Darmentleerungen (profuse Diarrhoen, Cholera) starke Wasserabgabe stattfindet.

Seine Temperatur ist die des kleinen Beckens, etwa 39°; sie steigt bei starker Muskeltätigkeit.

Der Harn enthält einige morphologische Bestandteile, welche sich beim Stehenlassen als Wölkchen (nubecula) niederschlagen; sie bestehen aus abgestoßenen Epithelzellen der Harnwege, Schleimkörperchen, auch Samenfäden und Schleim.

Seine Zusammensetzung ist abhängig von der Nahrung und von der Intensität des Stoffwechsels.

Der Harn besteht aus Wasser (etwa 96 pCt.) und festen Bestandteilen (etwa 4 pCt.), d. h. in der Tagesmenge ca. 60 g. Wir betrachten zunächst die normalen, physiologischen Bestandteile.

Physiologische Bestandteile des Harns.

Dieselben sind zu etwa $^2/_3$ organischer, zu etwa $^1/_3$ anorganischer Natur. Die Verteilung der stickstoffhaltigen Harnbestandteile ist in Prozenten des Gesamtstickstoffes:

	bei Erwachsenen	beim Neugeborenen
Harnstoff	84—91	73 —76
Ammoniak	2—5	7.8— 9.6
Harnsäure	1—3	3.0— 8.5
Übrige N haltige Stoffe	7—12	7.3— 14.7

Der wichtigste der organischen Bestandteile ist

der Harnstoff, Urea, U, Carbamid, ist das Di-amid der Kohlensäure $CO{<}^{NH_2}_{NH_2}$.

Man gewinnt ihn, indem man Harn eindampft und mit

Salpetersäure versetzt; es scheiden sich dann Kristalle von salpetersaurem Harnstoff aus.

Reiner Harnstoff kristallisiert in farblosen Nadeln oder Prismen, Schm. 130—132°, ist hygroskopisch, löst sich in Wasser, Alkohol, nicht in Äther, die Lösungen reagieren neutral.

Beim Erhitzen gibt der Harnstoff Ammoniak ab und es entsteht Biuret:

$$2CO(NH_2)_2 = \begin{matrix} CO<NH_2 \\ CO<NH \end{matrix} + NH_3.$$

Biuret gibt mit Kupfersulfat und Kalilauge rosarote bis purpurrote Färbung (Biuretreaktion).

Beim Erhitzen mit Mineralsäuren und Alkalien, ferner unter der Einwirkung gewisser Bakterien (bei der alkalischen Harngärung) wird der Harnstoff verwandelt in Ammoniumkarbonat $(NH_4)_2CO_3$, weiterhin in Kohlensäure und Ammoniak. Mit Säuren, Salzen, Metalloxyden bildet es schön kristallisierende Verbindungen. Der salpetersaure und der oxalsaure Harnstoff sind durch ihre Schwerlöslichkeit in Salpetersäure- oder Oxalsäurehaltigem Wasser ausgezeichnet.

α) Salpetersaurer Harnstoff, $CO(NH_2)_2HNO_3$ glänzende Plättchen.

β) Oxalsaurer Harnstoff, $2CO(NH_2)_2H_2C_2O_4$.

Von den Verbindungen mit Metalloxyden ist zu erwähnen:

Mercurinitratharnstoff, $2CO(NH_2)_2Hg(NO_3)_2 3(HgO)$ entsteht als weißer Niederschlag, wenn zu Harnstofflösung salpetersaures Quecksilberoxyd in Lösung zugesetzt wird.

Der Harnstoff hat insofern besonderes Interesse, als er der erste organische Körper war, der im Laboratorium synthetisch dargestellt worden ist. Wöhler (1828) zeigte, daß Ammoniumisocyanat durch einfaches Erhitzen in Harnstoff übergeht:

$$CO \cdot N \cdot NH_4 = CO(NH_2)_2.$$

Seitdem sind noch mehrere andere Methoden gefunden worden, ihn aus anorganischen Verbindungen darzustellen.

Die Bedeutung des Harnstoffs beruht darauf, daß er dasjenige Endprodukt darstellt, in welchem hauptsächlich der Stickstoff des zersetzen Eiweiß den Körper verläßt. Er ist diejenige organische Verbindung, der im Verhältnis zu ihrem N-Gehalt der geringste C-Gehalt zukommt. Andere stickstoff-

haltige Endprodukte werden nur in geringerer Menge ausgeschieden. Der Harnstoff wird mit dem Blute der Niere zugeführt und durch sie abgeschieden.

Der Harnstoff wird zum Teil durch synthetische Prozesse in der Leber (s. S. 000) aus den Produkten des Eiweißzerfalls im Darm, bes. den Endprodukten, Ammoniak und Kohlensäure gebildet; eine geringe Menge dieses Ammoniaks wird als solches (Ammonsalze) ausgeschieden; zum anderen (kleinen) Teil entsteht der Harnstoff durch einfache Spaltung des Eiweißes aus dem Arginin (s. d.). Ein Teil kann möglicherweise auch durch oxydative Synthese entstehen; bei dieser würde aus dem Eiweiß (resp. Aminosäuren) eine $CONH_2$-Gruppe gebildet werden, die im Momente ihrer Entstehung mit dem bei der Oxydation des NH_3 verbleibenden NH_2-Reste zu Harnstoff zusammentreten würde. — Die Leber ist nicht das einzige Organ, in welchem der Harnstoff gebildet wird.

Die Größe der Harnstoffausscheidung im Harn gibt im allgemeinen ein Maß für den Eiweißstoffwechsel im Körper ab. Diese Größe festzustellen, „für die quantitative Bestimmung des Harnstoffes" dienen folgende Methoden:

I. Liebig's Titriermethode: Man tropft in eine Harnstofflösung solange Mercurinitrat, bis sich kein weißer Niederschlag mehr bildet; dann ist aller $\overset{+}{U}$ gebunden.

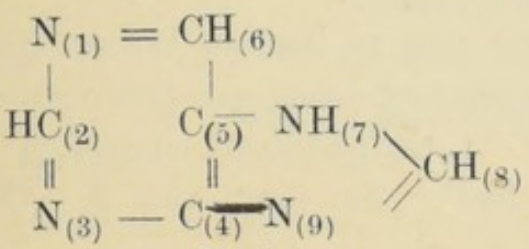
II. Hüfner's Methode: Unterbromigsaures Natron zersetzt Harnstoff in Stickstoff, Kohlensäure und Wasser. Die Menge des gebildeten Stickstoffs wird gemessen.

III. Methode von Mörner-Sjöquist: Man scheidet nach Zusatz von einer Lösung von Chlorbarium und Barythydrat die übrigen stickstoffhaltigen Harnbestandteile mit Ausnahme von Harnstoff (und NH_3, Hippursäure, Kreatinin) mit Alkohol-Äther aus und bestimmt im eingeengten Filtrat nach Austreiben des Ammoniaks den Harnstoff-N nach Kjeldahl.

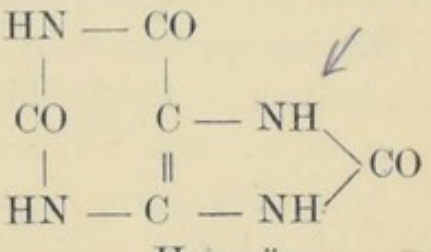
In 24 Stunden werden vom Erwachsenen etwa 35 g Harnstoff ausgeschieden.

Eiweißreiche Nahrung vermehrt, eiweißarme vermindert die Harnstoffausscheidung. Es zeigt sich auch hierbei eine tägliche Periode (wie Atem-, Pulsfrequenz usw.), die ihren höchsten Wert einige Zeit nach der Hauptmahlzeit erreicht (s. Anhang).

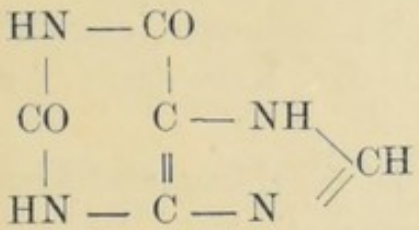
Purinkörper. Hierher gehören die Harnsäure und die Purin- (oder Xanthin-)basen: Xanthin, Hypoxanthin, Guanin, Adenin. Man kann sie durch Substitution des Wasserstoffatomes ihres Stammkörpers, des Purins, entstanden denken, wie dies die folgenden Formelbilder zeigen:



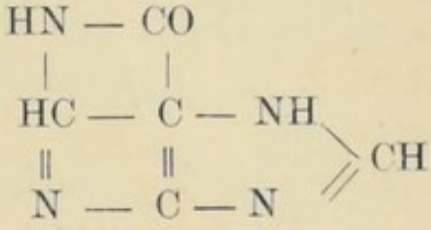
Purin



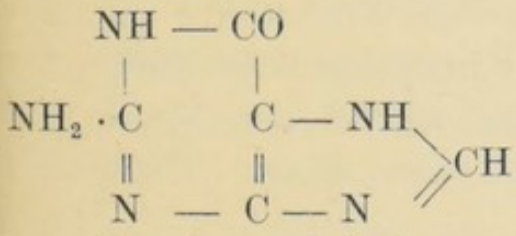
Harnsäure
= 2, 6, 8-Trioxypurin



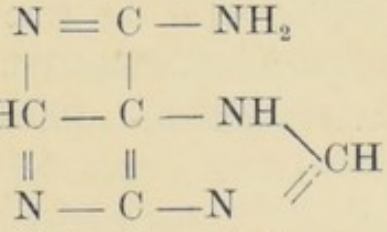
Xanthin
= 2,6-Dioxypurin.



Hypoxanthin
= 6-Oxypurin.



Guanin = 2 Amino-6-Oxypurin.



Adenin = 6-Aminopurin.

Die Harnsäure, Acidum uricum, $\overline{U}$, ist der wichtigste der Purinkörper.

Sie bildet ein weißes, kristallinisches Pulver und wird aus dem Harn ausgeschieden in Wetzstein-, Kamm-, Spieß-, Faßform; ist sehr schwer in kaltem, etwas leichter in warmem Wasser löslich, in Alkohol und Äther unlöslich. Sie bildet primäre (Mono-) und sekundäre (Dimetallurate) Salze, diese sind im Wasser löslicher als jene. Sie läßt sich selbst in Spuren nachweisen durch die Murexidprobe: Harnsäure mit Salpetersäure zur Trockne eingedampft gibt mit Ammoniak eine prachtvolle purpurrote Färbung, mit Kali- oder Natronlauge eine schöne tiefblaue Färbung, Ferner gibt die Harnsäure durch Oxydation

a) bei Gegenwart von Säuren: Alloxan und Harnstoff $C_5H_4N_4O_3 + H_2O + O = C_4H_2N_2O_4 + CH_4N_2O$; Alloxan gibt bei weiterer Oxydation Parabansäure $C_3H_2N_2O_3$ und Kohlensäure; b) bei Gegenwart von Alkalien: Allantoin $C_4H_6N_4O_3$ (kommt im fötalen und Säuglingsharn und in der Amnionflüssigkeit vor) und Kohlensäure.

Die harnsauren Salze lösen sich in heißem Wasser leichter als in kaltem; beim Abkühlen warmer Lösungen fallen sie daher aus, es bilden sich Sedimente. („Sedimentum lateritium", das sich beim Erwärmen wieder löst). Sie lösen sich in Säuren wenig, in Alkalien reichlich.

Die Harnsäure ist nicht ein Produkt der Eiweißzersetzung, sondern stammt aus den Nukleïnen her. Ihre Quellen bei den Säugetieren sind 1. die Nukleïne der Nahrung (exogene Harnsäure), 2. die Nukleïnsubstanzen der Körperzelle (endogene Harnsäure).

Beim Menschen und Säugetier ist die Harnsäurebildung nach neueren Untersuchungen ein enzymatischer Prozess, wobei Adenin und Guanin in Hypoxanthin bezw. Xanthin übergeführt, diese wiederum zu Harnsäure oxydiert werden. — Bei den Vögeln und Reptilien wird die Hauptmasse des Stickstoffes als Harnsäure ausgeschieden und bildet das hauptsächliche Endprodukt des N-Stoffwechsels. Ihre Bildung ist bei den Vögeln eine synthetische aus NH_3 und einer Säure (Milchsäure), die sich in der Leber vollzieht.

In 24 Stunden scheidet der erwachsene Mensch etwa ½ g Harnsäure aus. Die Menge ist jedoch kein Maß für die gebildete Säure, da ein Teil der gebildeten Säure weiter (zu Harnstoff, Allantoin, Glykokoll) zerstört wird.

Die Bestimmung der Harnsäure nach Salkowski-Ludwig besteht darin, daß man die Harnsäure aus dem mit Magnesiamixtur versetzten Harn mit Silbernitratlösung fällt und die in der Silberfällung freigemachte Harnsäure wägt.

Die übrigen Purinbasen rühren großenteils von der Zersetzung des Nukleïns im Körper her. Menge 44—87 mg täglich. Bei nukleïnhaltiger Nahrung vermehrt.

Kreatinin $NH : C<\begin{matrix}NH \cdot CO \\ N(CH_3)CH_2\end{matrix}$, das Anhydrid des im Muskel vorkommenden Kreatins, findet sich regelmäßig im Harn.

Im Mittel 1.0 g. Bei Fleischnahrung ist seine Menge etwas vermehrt, sonst ist seine Ausscheidung von der Nahrung unabhängig und geht mit der Harnstoffausscheidung nicht parallel.

Hippursäure, $C_6H_5 \cdot CO(NH)CH_2 \cdot COOH$, ebenfalls in geringer Menge (beim Menschen im Mittel ca. 0.7 g pro Tag).

Sie findet sich am reichlichsten im Pferdeharn, ist wesentlich von der Art der Nahrung abhängig, bei reiner Fleischkost ist sie nur wenig, bei reiner Pflanzenkost (beim Pferd bes. nach Gras, Heu) reichlich vorhanden.

Sie entsteht dadurch, daß sich im Körper die mit der Pflanzen-Nahrung aufgenommene Benzoesäure mit Glykokoll paart, und unter Abspaltung von Wasser Hippursäure bildet. Dies läßt sich direkt dadurch beweisen, daß, wenn man Nitrobenzoesäure in den Körper einführt, Nitrohippursäure im Harn erscheint. Das Glykokoll stammt aus den Eiweißkörpern, dessen Abbauprodukt es ist. Die Hippursäure bei den Karnivoren stammt daher, daß sich bei der Eiweißfäulnis Phenylpropionsäure bildet, sie wird resorbiert und zu Benzoesäure oxydiert, diese mit Glykokoll gepaart[1]). Der Ort der Hippursäuresynthese ist die Niere (bei Hunden); bei anderen Tieren auch in anderen Organen.

Oxalsäure, $C_2H_2O_4$, N-freier organischer Bestandteil.

Sie findet sich als Calciumoxalat, in Lösung gehalten durch die sauren Phosphate des Harns. Sobald der Harn neutral wird, fällt das Calciumoxalat aus und bildet kleine glänzende Kristalle in Briefumschlagform. Geschieht dies schon in den Nieren oder Harnwegen, so entstehen die gefährlichen Maulbeersteine[2]).

Aromatische Körper: Phenol, Kresol, Indol.

---

[1]) Solche Paarungen, d. h. Verbindungen eingeführter Substanzen mit intermediären Stoffwechselprodukten, (d. h. Stoffen, welche sonst noch weiter im Organismus umgewandelt werden) kommen mehrfach vor: so paaren sich die aromatischen Körper mit Schwefelsäure (s. o.); viele N-freie Substanzen mit Glukuronsäure z. B. Chloral, Kampfer, Menthol. Durch diese Paarungen werden schädliche Substanzen in unschädliche Verbindungen übergeführt und der Organismus „geschützt".

[2]) Wie Calciumoxalat geben auch harnsaure Salze Veranlassung zur Bildung von Konkrementen in den Harnwegen. Dabei ist wichtig, dass im sauer gemachten Harn Calciumoxalat sich löst, im alkalisch gemachten Harn die harnsauren Salze.

Sie entstehen bei der Eiweißfäulnis im Darm, gelangen bei der Resorption ins Blut und werden mit Schwefelsäure gepaart als Ätherschwefelsäuren ausgeschieden. Die Indoxylschwefelsäure (Harnindikan) ist die Muttersubstanz des Harnindigos. Stammt vom Indol ab, das zu Indoxyl oxydiert wird und dann sich mit Schwefelsäure paart. Normalerweise werden täglich etwa 5—20 mg ausgeschieden. Bei behinderter Dünndarmentleerung, infolge vermehrter Eiweißfäulnis, ist die ausgeschiedene Menge vermehrt. — Die Menge der Ätherschwefelsäuren im Menschenharn beträgt pro Tag 0.094—0.620 g.

Harnfarbstoffe, der wichtigste ist das gelbe Urochrom; daneben findet man das rote Haematoporphyrin und die Muttersubstanz des Urobilins, das Urobilinogen. Urobilin kommt im frisch entleerten Harn nicht vor, sondern bildet sich erst beim Stehen im Lichte. — Das Urobilin entsteht wahrscheinlich aus dem Bilirubin im Darme.

Anorganische Bestandteile, sie betragen etwa $^1/_3$ der gesamten festen Stoffe.

Ammoniak in 24 Stunden ca. 0.3—1.2 g als Ammonsalz ausgeschieden. Ein Teil davon entspricht dem Rest, der durch Neutralisation der bei der Verbrennung gebildeten überschüssigen Säuren nicht zur Synthese des Harnstoffes verwendet wurde.

Chlornatrium ist das wichtigste von allen, in 24 Stunden werden etwa 15 g ausgeschieden, die wieder ersetzt werden müssen (Salzhunger s. S. 60).

Chlorkalium in geringer Menge.

Phosphate, teils als MH_2PO_4 (zweifach saures), teils als M_2HPO_4 (einfach saures) Phosphat. Es werden im Mittel 2.5 g P_2O_5 im Tage ausgeschieden. Die Hauptmenge der Phosphate stammt aus der Nahrung, zum kleinen Teile von der Zersetzung von Nuklein, Protagon, Lecithin. — Enthält die Nahrung viel Ca und Mg, so werden reichliche Mengen Erdphosphate mit den Faeces ausgeschieden. Größtenteils an Kalium gebunden; daneben auch als Calcium- und Magnesiumsalz. Der Phosphor wurde überhaupt zuerst im Harn entdeckt (1669 durch Brand).

Schwefelsäure (täglich ca. 2.5 g H_2SO_4)), aus dem Schwefel des zerfallenen Eiweißes stammend, kommt zum Teil

an Alkali, Ammoniak, gebunden, zum Teil mit Benzolderivaten gepaart als gepaarte Schwefelsäure vor. Außerdem finden sich eine Reihe organischer, schwefelhaltiger Verbindungen in Form von Rhodanwasserstoff, Cystin, die Proteinsäuren, Merkaptan, Chondroitinschwefelsäure etc. vor. Der Schwefel dieser Verbindungen wird als „neutraler" zum Unterschiede von dem „sauren" der Sulfate und Ätherschwefelsäuren bezeichnet (s. o.).

Schließlich finden sich noch Spuren von Eisen (0.5 bis 11 mg.)

Die saure Reaktion des Harnes wird durch die verschiedenen Säuren bedingt.

Von **Gasen** finden sich hauptsächlich Kohlensäure, in Spuren Sauerstoff und Stickstoff.

Einfluß der Nahrung auf den Harn.

Der Harn der Omnivoren, zu denen der Mensch gehört, ist der eben beschriebene.

Der Harn der Karnivoren kommt dem des Menschen am nächsten. Er ist, frisch entleert, klar, stark sauer, gelb bis gelbbraun, enthält viel Harnstoff, wenig Harnsäure, wenig Hippursäure. Der Harn des Hundes enthält die Kynurensäure.

Der Harn der Herbivoren unterscheidet sich wesentlich davon. Er ist von den Karbonaten der alkalischen Erden trüb, schmutzig gelb, meist von alkalischer (gegen Lackmus, neutraler gegen Phenolphtalein) Reaktion und von unangenehmem Geruch. Er enthält wenig Harnstoff, viel Hippursäure, Harnsäure nur in Spuren, reichlich aromatische Körper, viel Alkali und Erdkarbonate (braust deswegen mit Säuren auf), wenig Phosphate.

Läßt man Herbivoren hungern, so zehren sie von ihren Geweben, man macht sie zu Karnivoren, daher zeigt auch ihr Harn die Eigenschaften der Karnivoren. Füttert man Omnivoren (Mensch) nur mit Obst, so zeigen sie einen den Herbivoren ähnlichen Harn.

Die wichtigsten Unterschiede der Zusammensetzung des Harnes bei den Menschen, den Karnivoren und den Herbivoren zeigt folgende Tabelle:

Tagesmenge der Ausscheidung in g bei

	Mensch	Hund	Pferd	Rind
Körpergewicht (kg)	70	30	400	500
Tagesharn ccm	1600	200	5000	10 000
Harnstoff	30	15	125	200
Harnsäure	3	wenig	wenig	wenig
Hippursäure	wenig	wenig	50	100
Phenol	0.05	wenig	2.5	0.5
Indigo (aus Indoxyl)	0.01	—	2	wenig
Phosphate	1	0.9	wenig	wenig
Carbonate	0	0	viel	viel
Reaktion	sauer	sauer	alkalisch	alkalisch

Bei **Reptilien, Vögeln** und **Insekten** ist der Harn breiartig, weiss. Er enthält hauptsächlich Harnsäure, die bei diesen Tieren die Stelle des Harnstoffs vertritt; der Vogelharn enthält daneben auch Harnstoff, Kreatin, Ammoniak.

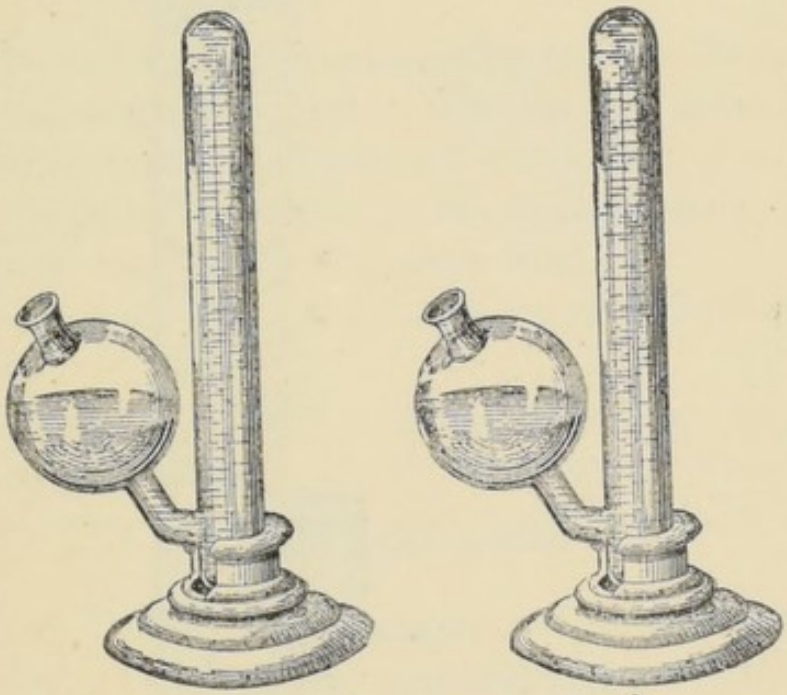
Zersetzungen des Harns.

Aus dem frischgelassenen Harn des Menschen setzen sich die schon erwähnte Nubecula ab. In dem Maße, wie der konzentrierte, stark saure Harn abkühlt, fällt aus ihm harnsaures Natrium (Mononatriumurat) aus, das in kaltem Wasser weniger löslich ist als in warmem. Es sind feine amorphe Körnchen von ziegelroter Farbe (Sedimentum lateritium). Daneben scheiden sich infolge der Abkühlung auch Harnsäurekristalle in „Wetzstein-" oder „Faßform" ab. Geschieht dies schon in den Harnwegen, so kommt es zur Bildung von Konkrementen, „Harngries".

Die Abscheidung von freier Harnsäure wird auch dadurch begünstigt, daß beim Abkühlen aus dem sauren Mononatriumphosphat (NaH_2PO_4) auf Kosten des Natriums des Natriumurates alkalisch reagierendes Dinatriumphosphat (Na_2HPO_4) entsteht

Weiterhin aber verschwindet die saure Reaktion des Harnes, er wird neutral, nach einigen Tagen sogar stark alkalisch. Es ist

die „alkalische Harngärung“ eingetreten; dabei wird der Harnstoff in Ammoniak und Kohlensäure zersetzt. Sie wird bewirkt durch den Micrococcus ureae, der aus der Luft hineingelangt. Denn, wird Harn steril aufgefangen



a b

Fig. 26 a und b.
Gärungsröhrchen zum qualitativen Zuckernachweis. a frisch gefüllt, b nach Ansammlung von Kohlensäure im oberen Teil.

und verwahrt, so tritt die alkalische Gärung nicht ein. Die vorher ausgefallenen Sedimente von Harnsäure und harnsauren Salzen lösen sich jetzt, dafür treten andere Sedimente auf: phosphorsaure Ammoniakmagnesia in „Sargdeckelform“, harnsaures Ammoniak in „Stechapfel- und Morgensternform“ und phosphorsaure Erden.

Pathologische Bestandteile des Harns.

1. Traubenzucker, daneben Aceton, Oxybuttersäure und Acetessigsäure, im Diabetes; nach sehr reichlicher Kohlehydratnahrung tritt auch bei Gesunden Traubenzucker (Glykosurie) auf. Der Nachweis des Traubenzuckers im Harn geschieht mittels der Gärungsprobe (s. Figur 3 a und b und 4), dann polarimetrisch, durch die verschiedenen Reduktionsproben (Trommer, Nylander), ferner durch die Osazonbildung;

2. Eiweiß (Albuminurie). Nachweis des Eiweißes im Harn erfolgt mit der Kochprobe, mittels Unterschichtung mit Salpetersäure, durch Zusatz von (wenigen Tropfen) Ferrocyankalium nach Ansäuerung mit Essigsäure;

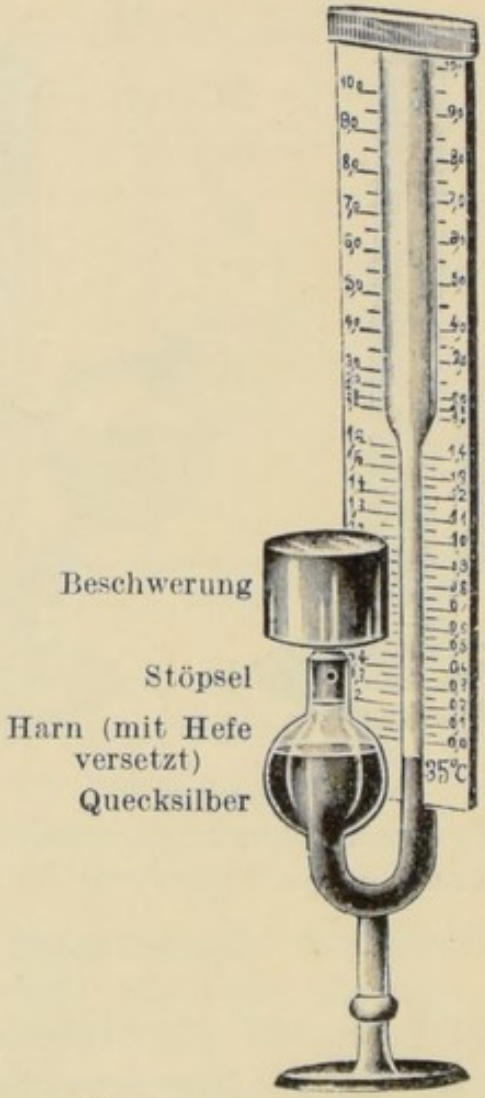


Fig. 27. Lohnsteins Gärungssacharometer zur quantitativen Zuckerbestimmung. Das Röhrchen enthält eine passend bemessene Menge Quecksilber. Der freie Schenkel der Röhre wird mit der zu prüfenden Lösung angefüllt, etwas Hefe zugesetzt, und die Öffnung mit einem beschwerten Stöpsel luftdicht geschlossen. Die Kohlensäureentwicklung treibt das Quecksilber im geschlossenen Schenkel empor. Nach beendigter Gärung ist der Zuckergehalt an der Teilung abzulesen.

3. Gallenbestandteile, bei Ikterus. Nachweis mit der Gmelinschen Probe. (Farbige Ringe nach Unterschichtung mit salpetrige Säure enthaltender Salpetersäure.)

4. Blut, d. h. rote Blutkörperchen, Hämaturie bei Blutungen in den ableitenden Harnwegen. Nachweis mikroskopisch, spektroskopisch, mit der Guajakprobe (Blaufärbung von Guajaktinktur und altem Terpentinöl), und mit der Heller'schen Probe. (Roter,

aus Haematin und Phosphaten bestehender Niederschlag beim Kochen des alkalischen Harnes.)

5. Hämoglobin, (Hämoglobinurie) und andere.

Gelegentliche Harnbestandteile.

Stoffe, die in den Körper gelegentlich mit der Nahrung oder als Arzneimittel eingeführt werden, scheiden bald schneller, bald langsamer wieder durch den Harn aus, meist nicht ohne wichtige Umsetzungen erfahren zu haben, wobei zugleich auch die Farbe und der Geruch des Harnes verändert wird.

Die löslichen Salze der Alkalien und Metalle scheiden als solche aus.

Organische Säuren dagegen werden als kohlensaure Salze ausgeschieden. Durch Einführung pflanzensaurer Alkalien kann man Karnivoren- und Omnivorenharn alkalisch machen.

Benzoesäure, wie erwähnt, und ihre Substitutionsprodukte, Nitro-, Oxybenzoesäure, ferner Chinasäure, Zimmtsäure erscheinen als Hippursäure.

Nach Aufnahme von Terpentin, sogar schon durch bloßes Einatmen, riecht der Harn veilchenartig; nach Genuß von Spargel widrig nach Methylmerkaptan CH_3—HS.

Ebenso erscheinen Farbstoffe (Krapp, Blauholz) und Riechstoffe (Baldrian, Knoblauch) im Harn wieder.

Der Schweiß.

Der Schweiß ist das Sekret der tubulösen Schweißdrüsen; sie sind beim Menschen über die ganze Haut verbreitet. Doch schwitzen gewisse Stellen des Körpers leichter, wie Gesicht (besonders Stirn), Vola und Planta des Fußes und Achselhöhle. Manche Tiere schwitzen gar nicht, wie Ziegen, Kaninchen, Mäuse; Hunde und Katzen nur an den unbehaarten Ballen der Fußsohlen.

Der Schweiß ist ein spezifisches Produkt der tätigen Drüsenzellen und nicht ein bloßes Filtrat aus dem Blut; denn auch noch mehrere Minuten nach Amputation kann durch Nervenerregung Schweißsekretion hervorgerufen werden. Er stellt eine klare, farblose Flüssigkeit von salzigem Geschmack, eigentüm-

lichem ranzigem Geruch dar. Reaktion meist sauer (wahrscheinlich von beigemischten Zersetzungsprodukten), bei längerem Schwitzen neutral oder alkalisch.

Er enthält nur etwa 1 pCt. feste Bestandteile, davon Salze, besonders Chlornatrium, organische Bestandteile, darunter Harnstoff und flüchtige Fettsäuren. Von den letzteren rührt die saure Reaktion und der eigentümliche Geruch her.

Die Menge des ausgeschiedenen Schweißes ist sehr verschieden; sie dient der Wärmeregulation (s. dort); dabei besteht ein Zusammenhang zwischen Schweiß und Harnsekretion; sie sind Antagonisten.

Die Schweißsekretion wird angeregt durch Hitze, Muskelanstrengung, viel heißes Getränk, Erstickung, Gifte (Pilokarpin); sie wird gehemmt durch Atropin. Sie hängt ab vom Zentralnervensystem. Psychische Affekte: Angst, Zorn rufen Schweißsekretion hervor. Es gibt besondere Schweißnerven, die, aus dem Rückenmark kommend, im Sympathicus verlaufen und von da in die Extremitätennerven übertreten. Reizung des Ischiadicus bei der Katze bewirkt Schweißsekretion an der Sohlenfläche, selbst noch am abgeschnittenen Glied.

Die Zentren für die Schweißsekretion liegen im Rückenmark, ein dominierendes allgemeines Schwitzzentrum in der Medulla oblongata.

8. Tierische Wärme.

Bedeutung der tierischen Wärme.

Alle Lebenserscheinungen, soweit sie Energieentfaltungen darstellen, sind mit Wärmeentwicklung verbunden. Die Wärmeerzeuugng stellt gewissermaßen ein Maß der Stoffwechselintensität dar.

Man teilt deshalb die Tiere ein

in Warmblüter

und Kaltblüter,

oder besser in Gleichwarme, Homoiotherme, und Wechselwarme, Poikilotherme. Die Temperatur der Wechselwarmen wechselt je nach den äußeren Bedingungen, sie ist in erster Linie abhängig von der Temperatur der Umgebung, in zweiter Linie von der Wärmeerzeugung im Körper und der Wärmeabgabe nach außen.

Ein Frosch zum Beispiel nimmt in Wasser von 10° bei Körperruhe die Temperatur von 10° an, bei Bewegung ist seine Temperatur etwas höher. Derselbe Frosch zeigt im Wasser von 30° eine Temperatur von 30°, in trockener Luft von 30° wegen des Wärmeverlustes durch Verdunstung 0,5—1° weniger.

Die Temperatur der Gleichwarmen ist dagegen fast vollkommen unabhängig von der der Umgebung und hängt fast ausschließlich von der Wärmeerzeugung und der Wärmeabgabe des Körpers ab, die so gegeneinander ausgeglichen werden, daß die Temperatur konstant bleibt.

Die Lehre von der tierischen Wärme zerfällt in zwei Teile, 1. die Temperaturbestimmung, Thermometrie, 2. die Messung der Wärmemengen, Kalorimetrie.

A. Thermometrie.

Man mißt die Temperatur des Körpers, indem man in eine Körperhöhle, die gegen die Einwirkung der Außentemperatur ge-

schützt ist (Achselhöhle, Rectum, Vagina), ein Thermometer, am zweckmäßigsten ein Maximum-Thermometer, einführt und solange liegen läßt, bis es die Temperatur des Körpers erreicht hat, was sich daran zu erkennen gibt, daß es seinen Stand nicht mehr ändert.

Die Temperatur des Menschen, in der Achselhöhle gemessen, beträgt im Mittel 37° (im Rectum findet man sie um 0.5° höher).

Die Körpertemperatur der Säugetiere unterscheidet sich nicht wesentlich von der des Menschen. Die Vögel haben eine um mehrere Grade höhere Temperatur.

Die Körpertemperatur ändert sich ein wenig mit dem Lebensalter. Neugeborene und Säuglinge haben etwas höhere Temperatur als Erwachsene.

Wichtig ist, daß die Temperatur sich auch mit der Tageszeit ändert. Die Temperaturkurve zeigt eine tägliche Schwankung, indem sie morgens ein Minimum, nachmittags oder abends ein Maximum hat. Die Schwankung beträgt etwa 0.5°, sie findet sich auch bei Tieren und beruht wahrscheinlich auf der Lebensweise, die am Tage Bewegung und Nahrungsaufnahme, nachts Körperruhe mit sich bringt.

Temperaturtopographie.

Die Temperatur der einzelnen Körperteile ist wesentlich verschieden, weil sich die Wärme trotz der schnellen Strömung des Blutes doch nicht im ganzen Körper gleichmäßig verteilen kann. Die großen Körpermassen zeigen im Innern sehr nahezu gleichmässige Temperatur, die Oberfläche dagegen findet man je nach der Außentemperatur mehr oder weniger stark abgekühlt. Der Einfluß der äußeren Temperatur erstreckt sich etwa 15 mm weit ins Innere. Man unterscheidet daher am Körper einen inneren, fast vollkommen gleichmäßig erwärmten Wärmekern und eine äußere Schale mit wechselnder Temperatur.

Die höchste Temperatur findet man im Lebervenenblut, nahezu 40°. Bei mittlerer Außentemperatur hat die Körperoberfläche des Menschen nur etwa 30°, besonders der Abkühlung ausgesetzte Teile, wie Ohren, Nasenspitze, Finger und Zehen, nur gegen 25°.

Winterschlaf. Bemerkenswert ist die Eigenschaft einiger Tierarten (Murmeltier, Siebenschläfer, Hamster, Igel, brauner Bär, Dachs, Ziesel,

Haselmaus, Fledermaus), in Winterschlaf zu verfallen. In diesem Zustand sinkt ihr ganzer Stoffwechsel auf ein Minimum, Herzschlag und Atmung sind äußerst langsam, und der Körper nimmt, wie der eines Kaltblüters, nahezu die Temperatur der Umgebung an.

B. Kalorimetrie.

Während mit dem Thermometer nur die Höhe einer Temperatur bestimmt werden kann, mißt das Kalorimeter die Wärmemengen, die eine Wärmequelle ausstrahlt. Die Temperatur eines Kohlenbeckens zum Beispiel kann sehr viel höher sein als die eines Warmwasserheizkörpers, der trotzdem viel größere Wärmemengen abgibt. Die Einheit, nach der Wärmemengen gemessen werden, ist die Kalorie, d. h. diejenige Wärmemenge, die 1 Liter Wasser von 0° auf 1° erwärmt.

Wenn sich ein Körper, wie der des Warmblüters, dauernd auf der gleichen Temperatur hält, während er Wärme an seine Umgebung abgibt, so kann dies nur darauf beruhen, daß er in gleichen Zeiträumen genau soviel Wärme erzeugt, wie er abgibt. Um die Wärmemenge zu messen, die im Körper des Warmblüters erzeugt wird, braucht man also nur die Wärmemengen zu bestimmen, die der Körper nach außen abgibt. Hierzu muß der Körper in das Kalorimeter eingeschlossen werden, das einen Raum darstellt, der gegen äußere Wärmeeinwirkung möglichst vollkommen geschützt ist und durch Kühlvorrichtungen (schmelzendes Eis, Kühlwasser) auf gleicher Temperatur gehalten wird. Die Erwärmung des Raumes wird dann bestimmt aus dem Maße, in dem die Kühlvorrichtung in Anspruch genommen wird (Menge des geschmolzenen Eises, Temperaturerhöhung und Menge des Kühlwassers).

Wärmeabgabe.

Der Körper gibt beständig Wärme ab an die Umgebung:

1. durch Strahlung, Leitung und Konvektion von der Körperoberfläche aus, solange die Umgebung niedriger temperiert ist;

2. durch Wasser-Verdunstung von der Haut aus bei Schweißsekretion; auf diesem Wege kann selbst bei höherer Umgebungstemperatur Wärme abgegeben werden;

3. durch Erwärmung der Inspirationsluft und durch Wasserverdunstung von den Luft-

wegen aus. (Die Exspirationsluft ist mit Wasserdampf gesättigt!)

4. durch Erwärmen der eingenommenen Speisen und Getränke.

Die ersten beiden Posten machen etwa 80 pCt. der gesamten Wärmeabgabe aus; 13 pCt. werden durch die Verdunstung von den Luftwegen aus abgegeben. Indessen wechselt das Verhältnis unter verschiedenen Bedingungen (s. Wärmeregulierung).

Die gesamte Wärmeabgabe beträgt beim erwachsenen, ruhenden Menschen in 24 Stunden etwa 2400 Kalorien[1]).

Je kleiner ein Tier ist, um so größer ist relativ seine Wärmeabgabe, weil seine Oberfläche im Verhältnis zum Inhalt größer ist. (Bei ähnlichen Körpern verschiedener Größe nimmt der Inhalt im Kubus, die Oberfläche aber nur im Quadrat ab.) Beim Sperling ist z. B. die relative Wärmeabgabe 22 mal so groß als beim Menschen. Dementsprechend ist der Stoffwechsel, die Quelle der tierischen Wärme, im Verhältnis zum Körpergewicht bei größeren Tieren geringer als bei kleineren, auf die Einheit der Oberfläche aber berechnet ungefähr gleich. Die tägliche Wärmeausgabe des ruhenden Pferdes beträgt etwa 15—20 000 Kalorien.

Wärmeerzeugung.

Die tierische Wärme ist Verbrennungswärme, die durch die Verbindung des eingeatmeten Sauerstoffes mit Bestandteilen des Körpers entsteht. Diese Bestandteile entstammen aber in letzter Linie den aufgenommenen Nahrungsstoffen: Eiweiß, Fett und Kohlehydrate. Aus den Fetten und Kohlehydraten werden durch die Oxydation Wasser und Kohlensäure gebildet, aus dem Eiweiß Harnstoff (s. S. 191); das Eiweiß wird also nicht vollständig im Körper verbrannt, denn dem Harnstoff kommt noch ein gewisser Brennwert zu.

Die aufgenommene chemische Spannkraft wird also in Wärme umgesetzt, im ruhenden Körper vollständig, im arbeitenden nur zum Teil, der andere Teil wird in äußere Arbeit verwandelt.

Diese Umsetzung findet in den Geweben statt, überall im Tierkörper wird also Wärme gebildet.

Die Menge der aus einer Substanz im Tierkörper umgesetzten Wärme ist ebenso groß, als ob die Substanz außerhalb des Tierkörpers verbrannt würde, wobei es gleichgültig ist, ob die Oxydation mit einem Male oder durch Zwischenstufen zum Endprodukt fortschreitet (s. S. 7). Daher kann man durch Verbrennungsversuche im Laboratorium feststellen, daß der Tierkörper gewinnt aus:

1 g Eiweiß (zu Harnstoff oxydiert) 4,1 Kal.,
1 g Fett 9,3 Kal.,
1 g Kohlehydrat 4,1 Kal.

Legt man diese Werte zugrunde, so läßt sich nachweisen, was schon aus dem Gesetz der Erhaltung der Energie folgt, daß die Produktion der tierischen Wärme vollständig gedeckt wird durch die chemische Umsetzung der zersetzten Nahrung.

Die chemische Spannkraft wird im ruhenden Körper zum weitaus größten Teil unmittelbar in Wärme, zu einem geringen Teil erst in Arbeit und dann in Wärme umgesetzt. Die ganze Arbeit des Herzens, die durch die Widerstände des Kreislaufs verbraucht wird, ebenso die Arbeit der Atemmuskeln geht im Tierkörper selbst in Wärme über.

Im arbeitenden Körper kommt hierzu noch die durch die Muskelkontraktion erzeugte Wärme. Denn nur ein Drittel von der im Muskel umgesetzten Spannkraft wird in äußere, mechanische Arbeit verwandelt, die übrigen zwei Dritteile dagegen in Wärme.

Nicht in Betracht kommt wegen ihres unbedeutenden Betrages die durch heiße Speisen und Getränke zugeführte Wärme.

Wärmeregulierung.

Die Eigenwärme des Menschen, wie der homoiothermen Tiere überhaupt, bleibt innerhalb gewisser Grenzen konstant, auch wenn die Außentemperatur sich ändert oder wenn, wie bei der Muskeltätigkeit, mehr Wärme im Körper erzeugt wird. Es findet also eine Regulierung der Wärme des Tierkörpers statt. Diese kann einmal zustande kommen durch Veränderung der Wärmebildung, zum anderen durch Veränderung der Wärmeabgabe.

Von einigen wird angenommen, daß die Regulation durch nervösen Einfluß geschieht. In den Zentralorganen sollen Zentren liegen, welche die verschiedenen wärmeregulierenden Apparate beherrschen. Sicher ist, daß Verletzung des Corpus striatum, „Wärmestich", Erhöhung der Temperatur (bis zu 2°) und Steigerung des Gesamtstoffwechsels macht.

Die Regulierung gegen Kälte besteht in Vermehrung der Wärmebildung und Verminderung der Wärmeabgabe.

Die Vermehrung der Wärmebildung kommt zustande durch vermehrte Nahrungsaufnahme, insbesondere durch vermehrte Aufnahme von Fett (1 g gibt fast 2½ mal soviel Verbrennungswärme wie 1 g Eiweiß oder Kohlehydrate)[1]) und durch Muskeltätigkeit. In der Kälte bewegen sich die Tiere lebhafter als in der Wärme; außerdem treten reflektorisch unwillkürliche Muskelkontraktionen auf (Zittern und Zähneklappern).

Die Verminderung der Wärmeabgabe erfolgt dadurch, daß die Blutzufuhr zur Haut durch Kontraktion der Hautgefäße und geringere Pulsfrequenz verringert und dadurch die wärmeabgebende Oberfläche des Blutes verkleinert wird. Durch Kontraktion der Mm. arrectores pili wird die Haut straffer und ihr Volumen verringert. Ferner stockt die Schweißabsonderung und damit die Wasserverdunstung von der Haut; dafür wird reichlicher, heller und wässriger Harn ausgeschieden. Die Atemzüge werden seltener und flacher, wodurch weniger Wärme an die Exspirationsluft abgegeben wird. Außerdem kann durch geeignete Haltung des Körpers (Zusammenrollen bei Hunden und Katzen) oder dadurch, daß mehrere Tiere sich aneinanderschmiegen, die wärmeabgebende Oberfläche überhaupt verkleinert werden. Hierzu kommt, daß die Tiere im Winter sich mit Winterpelz kleiden. Die Pelzbekleidung hat die Bedeutung, daß sie den Körper mit einer stehenden Luft-

---

[1]) Solche Mengen Nahrungstoffe von verschiedenen Brennwerten, die gleiche Energiemengen liefern, d. h. bei ihrer physiologischen Verbrennung die gleiche Wärmemenge, gemessen in Kalorien, erzeugen, nennt man isodynam. Es sind danach isodynam

2·3 gr Eiweiß = 1 gr Fett = 2·3 gr Kohlehydrate.

Doch können in Wirklichkeit die Nährstoffe einen der nur innerhalb gewisser Grenzen nach dieser Formel vertreten.

schicht umgibt, die ihn ebenso vor Abkühlung schützt, wie die Luft zwischen den Doppelfenstern unsere Wohnräume.

Regulierung gegen Wärme erfolgt durch Verminderung der Wärmebildung und Steigerung der Wärmeabgabe.

Die Verminderung der Wärmebildung wird bewirkt durch geringere Nahrungsaufnahme (in den Tropen nehmen die Menschen auch weniger Fett zu sich) und durch geringere Muskeltätigkeit.

Die Steigerung der Wärmeabgabe kommt zustande durch vermehrten Blutzufluß zur Haut infolge Erweiterung der Hautgefäße; ferner, und dies ist das bedeutsamste Moment, sezernieren die Schweißdrüsen, der gebildete Schweiß verdunstet; dementsprechend wird eine geringe Menge dunklen, hochgestellten Harnes ausgeschieden. Außerdem verlieren im Sommer die Tiere ihren Winterpelz, der Mensch legt leichtere helle Kleidung an. Bei manchen Tieren, zum Beispiel bei Hunden wird in der Wärme die Atmung beschleunigt (Wärme-Dyspnoe) und dadurch die Verdunstung vermehrt.

Grenzen der Wärmeregulierung.

Die Erhaltnng der Eigenwärme ist nur innerhalb gewisser Grenzen möglich. Wird die Temperatur der Umgebung zu hoch oder zu niedrig, so versagt die Regulierung. Die Veränderung der Wärmebildung und -Abgabe reicht dann nicht mehr aus, und der Körper nimmt die Temperatur der Umgebung an. Beträgt diese 40°, so kann nicht mehr durch Leitung und Strahlung, sondern nur noch durch Schweißverdunstung Wärme abgegeben werden. Daher wird eine Luft von 42° (vorübergehend selbst von noch viel höherer Temperatur), wenn sie trocken und bewegt ist, noch vertragen; ist sie dagegen mit Wasserdampf gesättigt, so macht sie gefahrdrohende Beschwerden, weil die im ersteren Falle noch eintretende Abkühlung durch Schweißverdunstnng nicht mehr möglich ist. Die Eigenwärme steigt dann ebenfalls auf 42°, nimmt sie weiter zu, so tritt unter sehr beschleunigter Atem- und Pulsfrequenz der Tod ein (Hitzschlag).

Sinkt die Eigenwärme unter 20°, so erfolgt ebenfalls der Tod.

Wird die Hautoberfläche mit Lack überzogen, gefirnist[1]), so erweitern sich die Hautgefäße sehr stark; in kalter Umgebung wird dann die Wärmeabgabe zu groß, die Tiere sterben. Dies geschieht nicht in körperwarmer Umgebung oder nach Einhüllen der Tiere in Watte.

Postmortale Temperatursteigerung.

Nach dem Tode mischt sich das im Innern des Körpers befindliche heiße Blut nicht mehr mit dem kalten der Peripherie, da die Zirkulation erloschen ist. Deshalb ist kurz nach dem Tode der Wärmeverlust des Körpers ein geringerer als während des Lebens. Bestand nun während der letzten Stunden vor dem Tode im Innern des Körpers eine sehr hohe Temperatur oder gingen sehr heftige Muskelbewegungen (z. B. bei Tetanus = Starrkrampf) dem Tode vorauf, so kann es geschehen, daß in der Agonie und in den nächsten Stunden nach dem Tode infolge des Aufhörens der Zirkulation und infolge der geringeren Wärmeausstrahlung der Körper eine Temperatursteigerung aufweist. Jedoch spätestens in der zweiten Stunde post mortem tritt die definitive und nun kontinuierlich zunehmende Abkühlung ein; dabei ist jedoch zu bemerken, daß ein Teil der im Körper enthaltenen Flüssigkeiten (Blut, Myosin) gerinnt, d. h. vom flüssigen in den festen Zustand übergeht, so daß Wärme dabei frei wird und sich die Abkühlung etwas verzögert.

---

[1]) Diese Tatsachen haben praktische Bedeutung, weil früher in Rom bei den großen Kirchenfesten Kinder, die als goldene Engel auftreten sollten, und, damit der Goldschaum auf der Haut haften bliebe, gefirnist wurden, in kurzer Zeit zugrunde gingen.

9. Allgemeine Physiologie der Muskeln und Nerven.

A. Allgemeine Muskelphysiologie.

Die Muskeln sind die Organe, durch die der Körper sich selbst und seine einzelnen Teile bewegt, die also die mechanische Arbeit des Körpers leisten. Sie haben meist die Gestalt spindelförmiger Stränge oder flächenförmiger Gebilde, Muskelhäute, die die Fähigkeit haben, sich zu verkürzen, zusammenzuziehen, indem sie sich gleichzeitig verdicken.

Man unterscheidet hauptsächlich zwei Arten von Muskeln: quergestreifte und glatte Muskeln.

Die quergestreiften Muskeln kommen nur bei Arthropoden und Wirbeltieren vor. Sie dienen hauptsächlich der Bewegung des Körpergerüsts, daher sie auch als Skelettmuskeln bezeichnet werden. Die glatten Muskeln kommen auch bei niederen Tieren vor, sie dienen bei den Wirbeltieren hauptsächlich der unwillkürlichen Bewegung von Organen.

Muskelfaser. Die Muskeln sind aus einzelnen Fasern zusammengesetzt. Die Fasern sind Zellen, die sich durch Längenwachstum, Teilung der Kerne und Umbildung des Protoplasmas für den einzigen Zweck der Bewegung durch Kontraktion umgestaltet haben. Die einzelnen Muskelfasern sind im Muskel neben- und hintereinandergereiht und durch Bindegewebe zu Bündeln vereinigt und von einem langmaschigen Kapillarnetz umsponnen.

Zu jeder Muskelfaser tritt mindestens eine Nervenfaser, deren Neurilemm in das Sarkolemm der Muskelfaser übergeht, während der Achsenzylinder sich in einem eigentümlichen Endorgan, Nervenendplatte, Nervenhügel, „motorische Endplatte", verzweigt.

Die einzelnen Muskelfasern sind zylindrische Fäden von bis zu 12 cm Länge und 10—100 μ[1]) Dicke. Starke

Muskeln enthalten dicke, zarte Muskeln dünne Fasern; größere Tiere haben dickere Muskelfasern als kleinere. Unter dem Mikroskop zeigt jede Faser, jedes Primitivbündel Querstreifung und Längsstreifung. Erstere kommt zustande dadurch, daß breite dunkle Querbänder von anisotroper (doppeltbrechender) Substanz abwechseln mit schmalen hellen Querbändern von isotroper (einfachbrechender) Substanz. Die Längsstreifung rührt her von Fibrillen. Diese sind das wesentliche, kontraktile Element der Muskelfasern.

Jede Fibrille innerhalb der Faser, der Zelle, besteht aus abwechselnd aufeinanderfolgenden Schichten von isotroper und anisotroper (doppeltbrechender) Substanz (cf. Fig. 28 i, a). Jede der Schichten läßt noch eine weitere Gliederung erkennen. In der schmalen isotropen (hellen) Querschicht findet sich in der Mitte ein dunkler Streifen, Zwischenscheibe; sie bildet die Grenze zwischen zwei benachbarten Muskelelementen, aus denen, als Einheiten, man sich die Fibrille aufgebaut denkt. Zu beiden Seiten der Zwischenschicht liegt in der isotropen Schicht ein dunkles Scheibchen, Nebenscheibe. In der breiten anisotropen (dunklen) Querschicht findet sich in der Mitte ein heller Streifen, die Mittelscheibe.

Mehrere Fibrillen, parallel nebeneinandergelegt, bilden ein Bündel, Muskelsäulchen; sie werden durch protoplasmatische Zwischensubstanz, das Sarkoplasma, zusammengehalten. Mehrere Muskelsäulchen (ihr Querschnittsbild gibt die Cohnheimschen Felder) werden wieder durch das Sarkoplasma zu einer Muskelfaser verbunden.

Bei demselben Tier unterscheidet man sarkoplasmaarme und sarkoplasmareiche Muskeln und in vielen Fällen innerhalb eines und desselben Muskels sarkoplasmaarme und sarkoplasmareiche Fasern. Die sarkoplasmareichen Fasern erscheinen in der Regel ziemlich trübe, in vielen Fällen zugleich intensiv rot; die sarkoplasmaarmen dagegen hell, mehr weißlich. Diesen histologischen Verschiedenheiten entsprechen auch physiologische (s. S. 227, 232).

Jede Muskelfaser, Muskelzelle, Primitivbündel, wird umschlossen von einem strukturlosen Häutchen, dem Sarkolemm.

Neben dem Zerfall in Fibrillen läßt sich bei manchen Tieren unter der Einwirkung gewisser Reagentien ein Zerfall in Querscheibchen, entsprechend den Querstreifen, beobachten, Bowmansdiscs, die, von der Fläche gesehen, eine dunkle Punk-

tierung, entsprechend den optischen Querschnitten der Fibrillen, zeigen. Man stellt sich danach vor, daß die Fibrillen aus Fleischprismen, Bowmans sarcous elements, Muskelelemente, bestehen, die in der Längsrichtung vereinigt die Fibrillen, in der Querrichtung vereinigt die Discs geben.

Chemische Zusammensetzung.

Der Muskel besteht zum größten Teil aus Wasser, etwa 75 pCt., und aus festen Bestandteilen, etwa 25 pCt.

Unter den letzteren sind organische:

a) Eiweißstoffe, etwa 20 pCt., am reichlichsten ein bei 52° gerinnender, das Myosinogen.

Läßt man einen vom Blut befreiten Muskel gefrieren, zerreibt ihn dann zu Pulver und preßt die wieder aufgetaute Masse durch ein Tuch, so erhält man eine trübe, gelbliche, syrupartige Flüssigkeit, Muskelplasma; Reaktion neutral oder schwach alkalisch. Diese Flüssigkeit gerinnt spontan (wahrscheinlich infolge eines Enzyms). Das sich ausscheidende flockige Gerinnsel besteht zum größten Teil aus Myosin, das sich aus dem löslichen Myosinogen gebildet hat. Das klare Muskelserum bleibt zurück; Reaktion sauer.

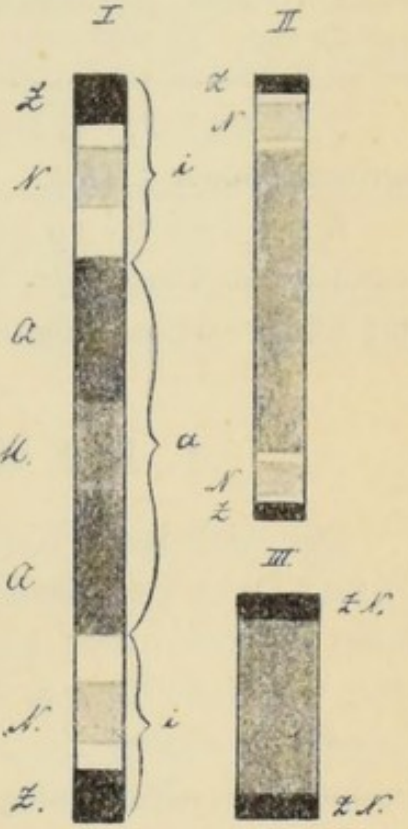


Fig. 28. Muskelelement.
I im Ruhezustand,
II im Übergang,
III in der Zusammenziehung.
Z = Zwischen
N = Neben
Q = Quer
M = Mittel
} Scheibe
a = anisotrope, i = isotrope (einfachbrechende) Schicht.

Neben dem Myosin kommt noch ein roter Farbstoff vor, der mit dem Hämoglobin identisch ist; außerdem einige andere, bis jetzt wenig bekannte Eiweißkörper.

b) Stoffe der regressiven Metamorphose der Eiweißkörper, etwa 1 pCt., hauptsächlich Kreatin, Xanthinbasen, in geringer Menge auch Kreatinin und Harnstoff; außerdem Fleischmilchsäure im lebenden ermüdeten und im totenstarren Muskel, bildet sich wahrscheinlich aus dem Glykogen (möglicherweise auch aus dem Eiweiß) und verbindet sich mit dem Kaliumphosphat zu milchsaurem Kalium, daneben bildet

sich Monokaliumphosphat (KH_2PO_4), von dem die saure Reaktion herrührt.

c) Kohlehydrate, etwa 1 pCt., hauptsächlich Glykogen, ferner Dextrose und Inosit (Muskelzucker).

Letzterer findet sich von allen tierischen Geweben nur im Muskel; er ist löslich in Wasser, reduziert nicht, ist optisch inaktiv, unterliegt nur der Milchsäuregärung. Er schmeckt süß, ist aber kein Zucker, sondern ein Alkohol der aromatischen Reihe.

d) Fette, Cholesterin und Lecithin, zusammen etwa 1 pCt.

Anorganische Bestandteile, etwa 1,5 pCt., vorwiegend Phosphor- und Kaliumsalze, weniger Natriumsalze und Chlorverbindungen.

1. Der Muskel im Ruhezustand.

Die wichtigste Eigenschaft des ruhenden Muskels ist seine Elastizität. Darunter versteht man in der Physik die in einem Körper unter einem Zwange wachgerufene innere Kraft oder, was dasselbe ist, die äußere Kraft, die nötig ist, um einen Körper in einem Zwangszustande zu erhalten. Sie ist beim Muskel eine sehr mäßige, da er schon durch ein sehr geringes Gewicht gedehnt wird.

Der Muskel zeigt innerhalb eines sehr weiten Bereiches elastische Vollkommenheit, d. h. selbst nach Einwirkung großer Gewichte kehrt er nach der Entlastung vollständig zu seiner früheren Länge zurück. Dauernde Verlängerungen treten merkbar nur bei Zerreißungen innerhalb der Muskelsubstanz ein.

Der Elastizitätskoeffizient (d. h. der Betrag, um den ein Körper von der Längen- und Querschnittseinheit durch die Belastungseinheit gedehnt wird) des ruhenden Muskels ist nicht konstant wie bei anorganischen Körpern, wo die Dehnung proportional dem angehängten Gewichte wächst, sondern er nimmt mit steigender Belastung zu, d. h. die Längenzunahme des Muskels bei gleich großem Zuwachs der Belastung ist um so kleiner, je größer die Belastung ist.

Trägt man daher die gleichmäßig wachsende Belastung in gleichen Abständen auf eine Abszissenachse auf und errichtet darauf nach unten Ordinaten, welche die den betreffenden Gewichten entsprechende Dehnung

darstellen, so erhält man eine nach oben konkave Kurve, die Dehnungskurve. (Bei anorganischen Körpern ist sie eine gerade Linie!)

Der Muskel zeigt ferner, wie alle organischen Gewebe, sekundäre elastische Erscheinungen. Im Augenblick der Belastung erfährt er eine primäre Dehnung, die weiterhin immer noch zunimmt, wenn auch mit abnehmender Stärke: Nachdehnung. Ebenso folgt bei der Entlastung auf die primäre Schrumpfung weiterhin eine Nachschrumpfung.

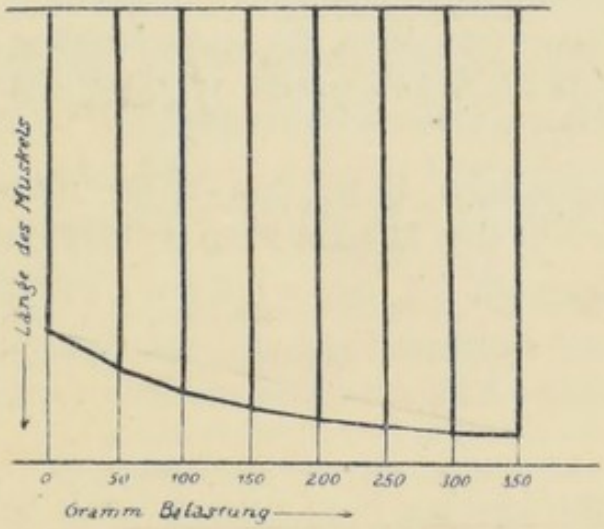


Fig. 29. Dehnungskurve eines Muskels bei zunehmender Belastung.

Im Körper finden sich die Muskeln alle in einem gewissen Grad von Dehnung; schneidet man einen Muskel durch, so ziehen sich seine Schnittenden zurück.

2. Die Tätigkeit des Muskels.

Reizbarkeit.

Begriff des Reizes. Der Muskel hat die Fähigkeit, sich zusammenzuziehen. Unter natürlichen Verhältnissen wird er zur Zusammenziehung nur durch die Tätigkeit des zugehörigen motorischen Nerven veranlaßt.

Alle Bedingungen, die einen Muskel oder ein anderes Organ zur Tätigkeit veranlassen, nennt man Reize, die Eigenschaft, durch Reize tätig zu werden, Reizbarkeit, Irritabilität.

Sofern es sich bei der Reizung um innere Vorgänge in dem betreffenden Organ handelt, sagt man für Reizung auch „Erregung", für „Reizbarkeit"

„Erregbarkeit". Die Reizbarkeit als eine allgemeine Eigenschaft besteht entweder oder sie besteht nicht, die Erregbarkeit dagegen kann in ganz verschiedener Stärke vorhanden sein.

Eigene Irritabilität des Muskels. Besitzt der Muskel eigene Reizbarkeit (Haller), oder wird er nur vermittelst der in ihm enthaltenen Nerven und Nervenendigungen, also indirekt, mittelbar gereizt? Daß ersteres der Fall ist, beweisen folgende Tatsachen:

1. Ammoniak bringt die Nerven ohne Erregung zum Absterben, reizt aber den Muskel; umgekehrt reizen konzentriertes Glyzerin oder Milchsäure den Nerven, aber nicht den Muskel.
2. Das obere Drittel des M. sartorius vom Frosch ist frei von Nervenendigungen, und doch reagiert es auf alle Reize.
3. Kuraré, amerikanisches Pfeilgift, ein braunes Harz aus dem Safte von Strychnosarten, lähmt die intramuskulären Nervenendigungen. Ein so vergifteter Muskel reagiert selbst auf alle Reize, ist aber von seinem Nerven aus nicht mehr erregbar.

Der physiologische Reiz, den unter natürlichen Verhältnissen der Nerv auf den Muskel ausübt, heißt, weil er der Natur des Muskels angepaßt ist, der adäquate Reiz.

Im Gegensatz dazu sind alle anderen Reize inadäquate Reize.

Jeder beliebige Eingriff kann als Reiz wirken. Man unterscheidet:

1. Mechanische Reizung durch Schlagen, Kneifen, Schneiden u. a. m.

2. Chemische Reizung durch Säuren oder Alkalien, ätzende Salze, Ammoniakdämpfe u. a. m. Auch das bloße Austrocknen wirkt als chemischer Reiz, ebenso Wasserentziehung durch Glyzerin, starke Zuckerlösung u. a. m.

3. Thermische Reizung. Erhitzung auf etwa 50° wirkt als Reiz.

4. Elektrische Reizung. Die elektrische Reizung hat vor allen anderen den Vorzug, daß sie bequem abgestuft werden kann, so daß sie den Muskel nicht schädigt. Sie nähert sich hierin der adäquaten Reizung.

Die Elektrizität kann in verschiedener Form als Reiz angewendet werden:

1. Am längsten bekannt ist die Reizung mit Reibungselektrizität durch den Schlag der Leydener Flasche.

2. Durch Galvani und Volta wurde die Reizung mit konstantem Strom eingeführt.

3. Heutzutage bedient man sich gewöhnlich der Induktionsschläge und Induktionsströme (faradischer Strom).

4. In neuerer Zeit ist auch die Reizung durch Elektrizitätswellen untersucht worden.

Reizschwelle.

Jeder Reiz muß, um wirksam zu sein, eine gewisse Minimalstärke erreichen, die als „Schwelle" bezeichnet wird.

Wächst die Reizstärke über die Schwelle hinaus an, so findet Erregung statt, die bis zu einer Maximalstärke zunimmt. Bei weiter wachsender Reizstärke nimmt die Erregung nicht mehr zu. Reize von dieser Stärke bezeichnet man als übermaximale Reize.

Erregungsgesetz.

Das sogenannte „allgemeine Gesetz der Erregung von Nerv und Muskel" besagt: Ein Reiz wirkt um so stärker, je stärker und je plötzlicher der Zustand des Organs durch den Reiz verändert wird.

Dies Gesetz läßt sich exakt formulieren, indem man die absolute Stärke des Reizes, zum Beispiel die Größe eines mechanischen Druckes, die Erhöhung der Temperatur u. s. w., als Ordinaten einer Kurve darstellt, deren Abszisse die Zeit bedeutet. Die Steilheit der Kurve drückt dann die Größe der Zustandsänderung in der Zeiteinheit aus und gibt das Maß der erregenden Wirkung. Die Steilheit der Kurve läßt sich auch durch eine Formel ausdrücken, die die Abhängigkeit der Erregungsstärke von der Reizstärke und dem zeitlichen Verlauf des Reizes angibt.

Diese exakte Formulierung hat aber nur insofern Sinn, als dadurch die Bedingungen, die dem Gesetz zugrunde liegen, klarer ausgedrückt werden. Wollte man die Erregungsstärke für eine beliebige Form des Reizes nach der mathematischen Formel berechnen, so würde man in gewissen Fällen Ergebnisse bekommen, die mit der Wirklichkeit im Widerspruch stehen.

Man hat versucht, Formeln aufzustellen, die diese Berechnung zulassen, doch ist dies noch nicht einwandsfrei gelungen.

Das Erregungsgesetz erstreckt sich auf alle Arten Reize.

So zum Beispiel wirkt ein ganz schwacher Druck, der plötzlich den Muskel trifft, stärker erregend als ein viel stärkerer Druck, der ganz langsam anwächst. Ein verhältnismäßig starker elektrischer Strom bringt keine Erregung hervor, wenn er sehr allmählich seine volle Stärke erlangt. Man nennt dies „Einschleichen" des Reizes.

Da nach dem Erregungsgesetz die Erregung von der Zustandsänderung im Muskel abhängt, wirkt auch das Aufhören irgend einer auf den Muskel einwirkenden Bedingung als Reiz, zum Beispiel plötzliche Entlastung von bestehendem Druck oder Zug.

Ebenso, nur in geringerem Grade, wie das Eintreten und Aufhören, wirkt jede Verstärkung und Abschwächung einer auf den Muskel einwirkenden Bedingung.

Methodisches über die elektrische Reizung.

Als Stromquelle dient ein „galvanisches Element", „galvanische Kette" oder ein Akkumulator.

In beiden Fällen wird chemische Spannkraft in elektrische Energie umgesetzt, nur mit dem Unterschied, daß dem Akkumulator die Energie vorher in Form elektrischer „Ladung" zugeführt worden ist. Man unterscheidet den positiven (Kupfer-) (+) und negativen (Zink-) (—) Pol und pflegt die Strombahn einer beliebigen Anordnung in der Richtung vom positiven zum negativen Pol anzugeben.

Strom besteht nur bei geschlossenem Kreis. Bei offenem Kreis herrscht an den Polen infolge der elektromotorischen Kraft der Stromquelle „Spannung".

Nach dem Ohmschen Gesetz $i = \frac{e}{w}$, d. h. „Intensität $= \frac{\text{elektromotorische Kraft}}{\text{Widerstand}}$" ist der Strom um so stärker, je größer die elektromotorische Kraft (von der die Spannung herrührt) und je kleiner der gesamte Widerstand der Leitung, in dem also der Widerstand innerhalb des Elementes oder Akkumulators einbegriffen ist.

Die elektromotorische Kraft (E. K.) wird gemessen in Volt. 1 Volt ist diejenige E. K., die bei 1 Ohm Widerstand eine Stromstärke von 1 Ampère erzeugt. 1 Ampere ist die Stromstärke, bei der 0,33 mg Kupfer in der Sekunde oder die äquivalente Menge eines anderen Metalls aus einer Lösung niedergeschlagen wird. 1 Ohm ist der Widerstand einer Quecksilberleitung von 1 mm Querschnitt und 106 mm Länge bei 0°.

1 m Kupferdraht von 1 mm Durchmesser hat 0,017 Ohm Widerstand.
1 m Platindraht von 1 mm Durchmesser hat 0,14 Ohm Widerstand.
Wässerige Lösungen und tierische Gewebe haben etwa 100 000 mal mehr Widerstand als Metalle.

Der Widerstand einer Leitung hängt ab von ihrer Länge, vom Leitungsvermögen der Stoffe, aus denen sie besteht, und ist umgekehrt proportional ihrem Querschnitt.

In einem Leitungssystem, das dem Strom mehrere Wege darbietet, verteilt sich der Strom auf sämtlichen Wegen im umgekehrten Verhältnis ihres Widerstandes.

Rheochord. Von diesem Satz kann man Gebrauch machen, um von einer Stromquelle von gegebener elektromotorischer Kraft Ströme von geringerer elektromotorischer Kraft abzuzweigen.

Hierzu dient das Rheochord, das aus einem auf einem Maßstab ausgespannten Draht mit einem darauf verschieblichen metallischen Kontakt besteht. Der gegebene Strom wird durch den Rheochorddraht geleitet, indem man je einen Pol der Stromquelle an eine Klemmschraube an jedem Ende des Rheochorddrahtes anschließt. Nun stellt man eine Abzweigung vom Stromkreis her, indem man von der zweiten Klemmschraube am Anfang des Rheochorddrahtes eine Leitung zu dem beweglichen Kontakt legt. Der Strom verteilt sich dann auf der Strecke zwischen Anfang des Rheochorddrahtes und beweglichem Kontakt auf den Rheochorddraht und die Nebenleitung im umgekehrten Verhältnis ihrer Widerstände. Verschiebt man den Kontakt, so ändert man damit die Länge und folglich auch den Widerstand der Rheochorddrahtstrecke. Mithin wird mit der Verschiebung auch der Anteil des Stroms, der durch die Nebenleitung geht, geändert.

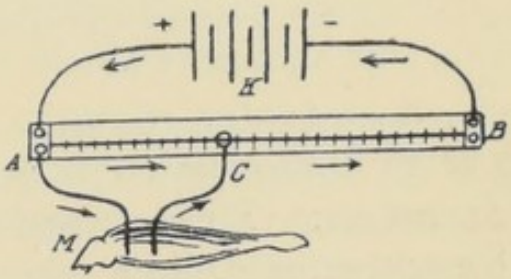


Fig. 30. K = Kette oder Akkumulator, AB = Rheochorddraht, C = beweglicher Kontakt, M = Muskel.

Die Änderung des Stromes in der Nebenleitung ist direkt proportional der Größe der Kontaktverschiebung.

Statt des Rheochords kann man sich der eigentlich zu anderen Zwecken bestimmten, aber genau wie das Rheochord eingerichteten „Messbrücke“ bedienen.

Elektroden. Zum Zweck der elektrischen Reizung führt man den Strom durch zwei Drähte dem tierischen Gewebe zu, so daß er durch einen Draht eintritt, das Gewebe durchströmt und durch den anderen Draht austritt.

Die Teile der Leitung, die mit dem Gewebe in Berührung kommen, heißen die Elektroden, der zuführende die Anode, der abführende die Kathode.

Wo es auf genaue Messungen ankommt, muß man die chemischen Wirkungen, die zwischen metallischer Leitung und tierischem Gewebe auftreten, die sogenannte elektrische Polarisation, auf ein möglichst geringes Maß herabsetzen. Dies geschieht durch die sogenannten „unpolarisierbaren Elektroden“.

Die Drahtleitung wird zunächst mit amalgamiertem Zink verbunden, das in gesättigte Zinksulfatlösung taucht. Aus der Lösung geht der Strom

in einen Klumpen Töpferton über, der von derselben Lösung durchtränkt ist. An diesen Tonklumpen ist ein zweiter geklebt, der mit physiologischer Kochsalzlösung getränkt ist. Von hier geht der Strom in das Gewebe über.

Durch diese allmähliche Überleitung wird die Polarisation unmerklich gering.

Induktionsströme. In vielen Fällen bedient man sich zur elektrischen Reizung nicht des konstanten Stromes, sondern induzierter, sogenannter faradischer Ströme.

Hierbei wirkt die elektromotorische Kraft der Stromquelle nicht unmittelbar, sondern indem sie in einer vom primären Stromkreise völlig getrennten, sonst stromfreien Leitung Ströme induziert.

Induktion. Wenn in einem Leiter ein Strom entsteht, ruft er in benachbarten Leitern einen kurzdauernden Gegenstrom hervor. Ebenso entsteht beim Öffnen eines Stromes in benachbarten Leitern ein dem primären gleichgerichteter kurzdauernder Strom.

Die Induktion ist dem Beharrungsvermögen an die Seite zu stellen. Ebenso wie eine Bewegung durch das Beharrungsvermögen beim Entstehen zurückgehalten wird, beim Aufhören fortzubestehen strebt, so tritt beim Schließen des Stromes Gegenwirkung auf, beim Öffnen des Stromes besteht seine Wirkung fort. Ebenso wie das Beharrungsvermögen nur bei Veränderungen der Bewegung, äußert sich die Induktion nur bei Änderungen des primären Stromes.

Die Wirkung der Induktion ist um so stärker,
je stärker der primäre Strom,
je öfter und je näher er an dem sekundären Leiter vorübergeführt wird.
je größer die Veränderung des primären Stromes in der Zeiteinheit ist[1]).

Der Induktionsapparat. Zum Zwecke der elektrischen Reizung bedient man sich meist des du Bois-Reymondschen Schlitteninduktoriums. An diesem sind zu unterscheiden die primäre und die sekundäre Spule, Rollen aus isoliertem Draht, die den primären und sekundären Stromkreis bilden. Die sekundäre Rolle ist auf dem Bodenbrett in einer Schlittenführung beweglich, ihre Höhlung ist so weit, daß sie über die primäre hinaufgeschoben werden kann. Bei dieser Stellung ist die Induktionswirkung am stärksten, weil der primäre Strom in jeder einzelnen Windung der primären

[1]) In dieser Beziehung besteht eine äußerliche Ähnlichkeit zwischen der Stärke der Induktionswirkung und der Stärke der Reizwirkung eines Stromes nach dem allgemeinen Erregungsgesetz.

Rolle immer wieder sehr nahe an den gleichgerichteten Windungen der sekundären Rolle entlang geführt wird.

Indem man die sekundäre Rolle auf der Schlittenführung von der primären entfernt, nimmt die Induktionswirkung ungefähr im Verhältnis des Quadrates der Entfernung ab.

Die elektromotorische Kraft des Induktionsstromes hängt von der Zahl der Windungszahl der Rollen ab. Beim Schlitteninduktorium ist die Windungszahl der sekundären Rolle gegenüber der der primären groß, daher auch die Spannung des Induktionsstromes beträchtlich höher als die des primären Stromes.

Schließungs- und Öffnungsschlag. Beim Schließen und Öffnen des primären Stromes entsteht im sekundären Stromkreis je ein plötzlich ansteigender und sehr schnell absinkender Induktionsstrom. Wegen ihrer sehr kurzen Dauer bezeichnet man diese Stromstöße auch als Induktionsschläge.

Schließungs- und Öffnungsschlag haben entgegengesetzte Richtung.

Außerdem unterscheiden sie sich sehr merklich durch ihre Stärke: der Öffnungsschlag ist sehr viel stärker als der Schließungsschlag.

Dies erklärt sich daraus, daß die Induktion beim Schließen des primären Stromes nicht etwa ausschließlich auf die sekundäre Rolle wirkt, sondern als sogenannte „Selbstinduktion" auch auf die primäre Rolle selbst und folglich einen Gegenstrom in der primären Rolle hervorruft, der das Entstehen des primären Stromes hemmt. Daher ist dann die Wirkung des primären Stromes auf die sekundäre Rolle abgeschwächt.

Bei der Öffnung hingegen ist der primäre Stromkreis unterbrochen, die Induktion wirkt unvermindert auf die sekundäre Rolle ein.

Quecksilberschlüssel und Vorreiberschlüssel. Für Reizung mit einzelnen Induktionsschlägen pflegt man die primäre Rolle unmittelbar mit einer Stromquelle zu verbinden und in die Leitung einen Quecksilberschlüssel einzufügen, mit dem man den primären Strom öffnet oder schließt.

Hierbei kann man natürlich immer nur abwechselnd Schließung und Öffnung vornehmen. Will man etwa ausschließlich Schließungsschläge haben, so muß man die Wirkung der dazwischen stattfindenden Öffnung ausschalten. Wegen der hohen Spannung der Öffnungsschläge würde es nicht genügen,

den sekundären Stromkreis zu unterbrechen, weil bei hoher Spannung auch im offenen Stromkreis „unipolare Abgleichung" stattfindet.

Um die Wirkung der Induktionsschläge auszuschalten, bedient man sich vielmehr des Mittels, ihnen einen kürzeren und leichteren Weg als den durch das tierische Gewebe darzubieten. Man stellt zwischen den Polen des sekundären Stromkreises einen „Kurzschluß" durch den sogenannten du Bois-Reymondschen Schlüssel oder Vorreiberschlüssel her.

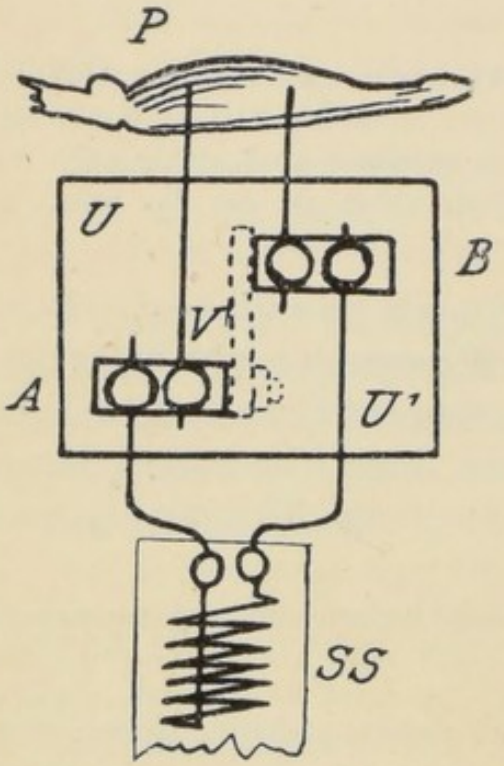


Fig. 31. Schema der Anwendung des Vorreiberschlüssels. UU^1 = Isolierende Unterlage; A, B = Messingklötze mit je zwei Klemmen; V = Vorreiber; SS = Sekundäre Spirale des Induktoriums; P = Muskelpräparat. Ist die Verbindung zwischen A und B durch den Vorreiber V hergestellt, so ist die sekundäre Spirale kurz geschlossen, ist V offen, so muß der sekundäre Strom durch P gehen.

Dieser Schlüssel ist eigentlich kein Schlüssel, denn wenn er offen ist, sind die Ströme wirksam, wenn er geschlossen ist, unwirksam.

Er besteht aus einer isolierenden Unterlage, auf der zwei Klötze mit je zwei Klemmschrauben befestigt sind. Diese werden in die sekundäre Leitung so eingeschaltet, daß ein Draht von der sekundären Spule zum Klotz A, von da zum Präparat, vom Präparat zurück zum Klotz B und von da wieder zum anderen Pol der sekundären Spule geführt wird. Zwischen den Klötzen befindet sich eine bewegliche Metallzunge, der „Vorreiber". Wenn diese beide Klötze berührt, so kann der Strom durch sie hindurch von A nach B. Freilich wird auch ein Teil des Stromes trotzdem den längeren Weg durch das Präparat nehmen, da aber der Strom sich nach dem umgekehrten Verhältnis des Widerstandes teilt und das tierische Gewebe 100 000 mal schlechter leitet als Metall, wird dies ein verschwindend kleiner Teil des Stromes sein.

Pohlsche Wippe. Um einen Strom umzukehren oder ihn nach Belieben an eine oder eine andere Stelle leiten zu können, dient der Stromwender oder die Pohlsche Wippe. Sie besteht aus einem Brett mit 6 Quecksilbernäpfchen. In zwei, denen die beiden Drähte von der Stromquelle aus zugeführt werden, taucht ein Gestell aus Glas und Draht, das zwei Leitungen darstellt, die nach Belieben in ein oder das andere Paar der übrigen Näpfchen versenkt werden können. Auf diese Weise dient der Apparat als Stromwähler, wenn jedes der beiden Paare mit einer besonderen Leitung in Verbindung gesetzt ist.

Um die Stromrichtung umzukehren, müssen die beiden Näpfchenpaare übers Kreuz durch isolierte Leitung verbunden sein und eines der Paare mit der weiteren Stromleitung verbunden sein. Taucht dann das Gestell in dieses Paar, so geht der Strom unmittelbar aus den ersten Näpfchen in die letzten über; taucht es aber in das andere, so geht der Strom erst in dieses und wird erst von da aus durch die gekreuzte Verbindung in die letzten Näpfchen geführt. Vermöge der Kreuzung gelangt nun der früher positive Teil der Leitung in das früher negative Näpfchen, d. h. der Strom ist umgekehrt.

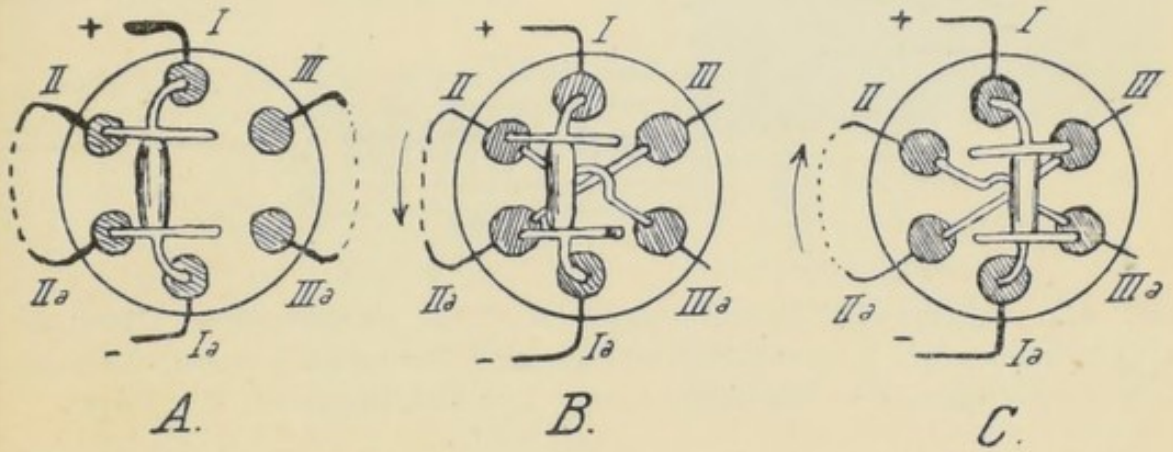


Fig. 32. Pohlsche Wippe, A. als Stromwähler. Der Strom wird durch die Klemme bei I zu-, bei Ia abgeleitet. Je nach der Stellung der Wippe geht er durch die punktierte Leitung II, IIa oder III, IIIa. B., C. als Stromwender. Der Strom wird durch die Klemme bei I zu- bei Ia abgeleitet. Bei der Stellung, die die Wippe in B. hat, durchströmt er die punktierte Leitung von II nach IIa, bei der Stellung in C. dagegen durchströmt er die gekreuzten Drähte von III nach IIa, und fließt also in der punktierten Leitung von IIa nach II.

Wagnerscher Hammer. Da die Induktion nur während einer Änderung des primären Stromes wirksam ist, muß man, wenn man eine dauernde Reizwirkung durch Induktions-Ströme erreichen will, dafür sorgen, daß der primäre Strom sich fortwährend ändert. Dies geschieht, indem man in den primären Stromkreis eine Vorrichtung einschaltet, durch die sich der Strom selbsttätig immerfort unterbricht und wieder schließt, nämlich den Wagnerschen Hammer.

Der Wagnersche Hammer ist am Schlitteninduktorium so angebracht, daß er eingeschaltet wird, wenn man die stromzuführende Leitung an die beiden Klemmschrauben an den Ecken des Bodenbrettes anschließt. Der Strom durchfließt zunächst die Wicklung eines Elektromagneten, über dem, an einer wagerechten stählernen Feder, ein Eisenstück befestigt ist. Der Strom geht ferner durch die primäre Rolle, von da in eine Schraube, die die stählerne Feder von oben berührt, und vom Fuß des Säulchens, an dem die Feder befestigt ist, zur Leitung zurück. Im Augenblick, wo der Strom

diesen Weg macht, wird der Elektromagnet wirksam, zieht die Feder an, löst ihren Kontakt mit der Schraube und unterbricht dadurch den Strom. Dadurch hört der Elektromagnetismus auf, die Feder schnellt an die Schraube zurück, und das Spiel beginnt von neuem. So folgen Schließung und Öffnung einander gegen 50 mal in der Sekunde.

Jeder Schließung entspricht ein Induktionsschlag und jeder Öffnung ein entgegengesetzter Induktionsschlag. Der entstehende, fast ununterbrochene Strom ist also ein Wechselstrom.

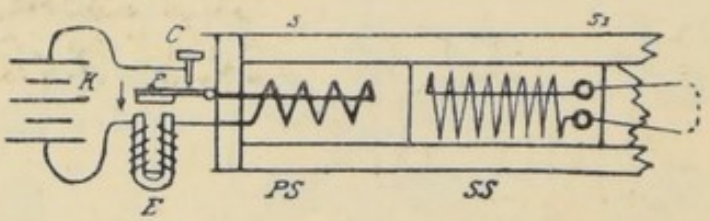


Fig. 33. Schema des Induktionsapparates mit Wagnerschem Hammer. K = Akkumulator, $S\,S_2$ = Schlittenführung, PS = primäre Spule, SS = sekundäre Spule, C = Kontaktschraube, E = Elektromagnet, F = Feder.

Helmholtz hat am Wagnerschen Hammer einen Kontakt unterhalb der Feder so eingeschaltet, daß durch das Spiel des Hammers der primäre Strom nicht unterbrochen, sondern nur durch Herstellung einer Nebenleitung geschwächt wird. Dadurch wird die Verschiedenheit von Schließungs- und Öffnungsschlag fast ganz ausgeglichen, so daß ein gleichförmiger Wechselstrom entsteht.

Gesetze der Erregung durch den elektrischen Strom.

1. Das allgemeine Erregungsgesetz läßt sich am deutlichsten bei der Reizung durch den elektrischen Strom nachweisen, weil hier die Reizstärke am sichersten abgestuft werden kann.

Läßt man einen konstanten Strom auf den Muskel wirken, so erhält man

eine Schließungserregung des Muskels im Augenblick, wenn der Strom geschlossen wird,

der Muskel bleibt in Ruhe, während der Strom ihn mit konstanter Stärke durchfließt[1]),

der Muskel zuckt von neuem im Augenblick, wenn der Strom aufhört, „Öffnungserregung".

[1]) Bei starken Strömen dauert in manchen Fällen die Erregung nach der Schliessung eine Zeitlang an.

2. Bei gleicher Stromstärke wirkt die Schließung des konstanten Stromes stärker erregend als die Öffnung.

3. Gesetz der polaren Erregung durch den konstanten Strom: Bei der Schließung findet die Erregung an der Kathode, bei der Öffnung an der Anode statt. Die Erregung pflanzt sich wellenartig von der erregten Stelle aus über den ganzen Muskel fort.

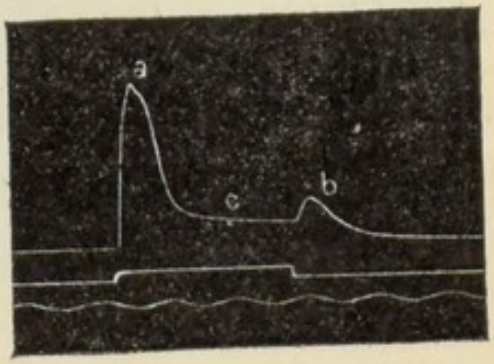


Fig. 34. Reizung des Muskels mit konstantem Strom. Bei a Schließungserregung, die bei c noch andauert, bei b Öffnungserregung. Die untere gebrochene Linie zeigt die Dauer des reizenden Stromes an, die unterste Wellenlinie bedeutet Stimmgabelschwingungen von 0,5 Sekunden.

Alle diese Erscheinungen sind als die Folge davon anzusehen, daß der konstante Strom im Muskel eine gewisse Veränderung hervorbringt, die man als „Elektrotonus" bezeichnet. Der Elektrotonus tritt in gleicher Weise viel deutlicher beim Nerven auf und wird deshalb im Abschnitt über Allgemeine Nervenphysiologie behandelt.

4. Bei der Reizung mit Induktionsschlägen ist die Wirkung des Öffnungsschlages ungleich stärker als die des Schließungsschlages, weil (siehe oben unter „Induktion") der Öffnungsschlag an sich stärker ist.

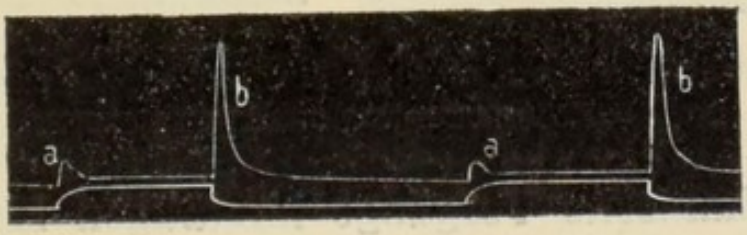


Fig. 35. Reizung des Muskels mit Induktionsschlägen. Die untere gebrochene Linie zeigt den Verlauf des primären Stromes an, der bei a geschlossen, bei b geöffnet wird. Die Schließungszuckungen sind viel schwächer als die Öffnungszuckungen.

5. Alle physiologischen Wirkungen des elektrischen Stromes sind abhängig von der Stärke des Stromes in der Querschnittseinheit, also von der Stromdichte, nicht von der absoluten Stromstärke.

Summation.

Folgen zwei Reize aufeinander, so schnell, daß eine Erschlaffung des Muskels zwischen ihnen nicht eintreten kann,

so summieren sich die Wirkungen der beiden Reize, und man erhält jetzt eine höhere Zuckung als unter gewöhnlichen Umständen durch einen einzelnen Reiz. Folgen mehrere Reize in hinreichender Frequenz auf einander, so entsteht eine anhaltende Zusammenziehung, Tetanus.

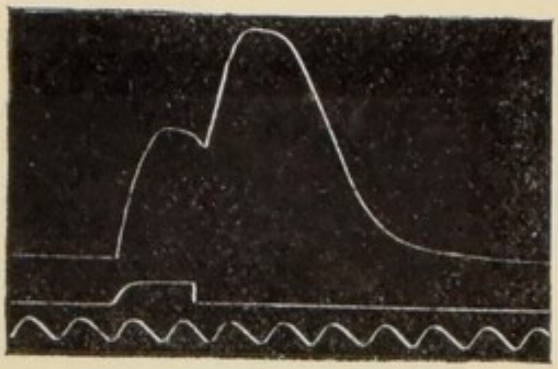


Fig. 36. Summation zweier Reize (Schließungsreiz und Öffnungsreiz eines konstanten Stromes.

Die Zahl der dazu nötigen Reize in der Zeiteinheit ist um so größer, je schneller die Einzelzuckung abläuft. Bei frischen Froschmuskeln rufen etwa 12 Reize in der Sekunde Tetanus hervor, bei frischen Säugetiermuskeln etwa 20. Alles, was den Zuckungsverlauf träger macht (z. B. Ermüdung, Abkühlung), setzt auch die für den Tetanus erforderliche Reizzahl herab. Die natürliche Kontraktion der Muskeln im Körper ist ebenfalls ein Tetanus; nur die Herzsystole stellt eine Einzelkontraktion dar.

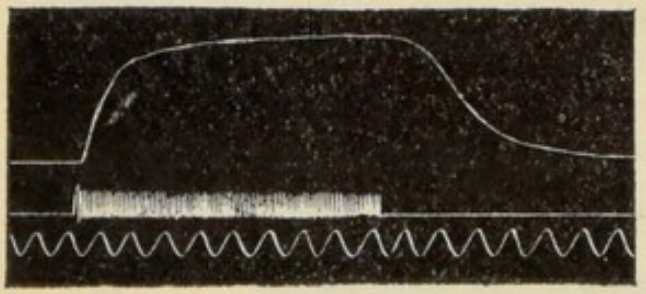


Fig. 37. Unvollkommener Tetanus. Eine Stimmgabelschwingung = 0,5 Sekunden.

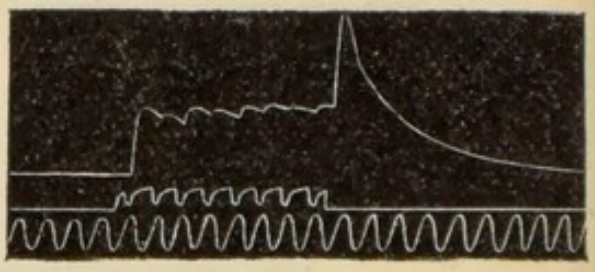


Fig. 38. Vollkommener Tetanus. Eine Stimmgabelschwingung = 0,1 Sekunden.

Mechanische Vorgänge im tätigen Muskel.

Gestaltveränderung. Kontrahiert sich der Muskel, so wird er kürzer und dicker. Unter dem Mikroskop zeigt sich, daß dies für jede Primitivfaser gilt.

Verhalten des Volumens. Bei der Zusammenziehung findet eine ganz geringfügige Verminderung des Volumens statt.

Größe der Verkürzung. Ein ausgeschnittener Muskel kann sich unter den günstigsten Bedingungen bis auf den sechsten Teil seiner Ruhelänge verkürzen.

Im Tierkörper sind die Muskeln so befestigt, daß sie sich höchstens bis auf die Hälfte ihrer Länge verkürzen.

Dehnbarkeit. Der ruhende Muskel wird durch Belastung bis zu einer gewissen Maximallänge gedehnt. Erhöht man die Last weiter, so dehnt er sich nicht merklich mehr. Nun kann die Last so schwer geworden sein, daß der Muskel sie durch Kontraktion nicht oder kaum mehr hebt. Dies kann man so auffassen, daß man sagt, der tätige und untätige Muskel sind bei dieser Last auf gleicher Länge gedehnt. Da nun ohne Last der tätige Muskel viel kürzer ist als der untätige, so folgt, daß der tätige Muskel dehnbarer ist.

Zeitlicher Verlauf der Muskelzuckung.

Er wird am besten mit Hülfe des Myographions (Helmholtz) studiert. Dabei greift der Muskel an einen Schreibhebel an und verzeichnet seine Verkürzung in vergrößertem

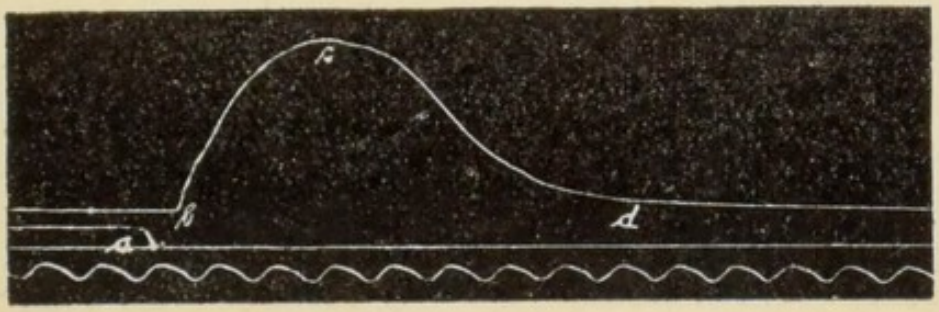


Fig. 39. Zuckungskurve. Bei a Öffnungsreiz. a b = Latenzperiode. Stimmgabelschwingung = 0,01 Sekunden.

Maßstabe auf einer schnell umlaufenden berußten Trommel. Man erhält dann eine Zuckungskurve, „Myogramm".

Man ersieht, daß die Verkürzung nicht im Moment des Reizes (a) beginnt, sondern erst später (b). Die Zeit a b heißt das Stadium der latenten Reizung. b c ist das Stadium der steigenden, c d der sinkenden Energie. Die Dauer der ganzen Zuckung beträgt beim Frosch bei Zimmertemperatur 0,1 bis 0,3 Sek., das Latenzstadium etwa 0,01 Sek., unter besonders günstigen Versuchsbedingungen 0,004 Sek., beim blutdurchströmten, im Körper belassenen Muskel 0,0025 Sek. Abkühlung, Ermüdung, zunehmende Belastung verlängern das Latenzstadium. Bei schwachen Reizen ist das Stadium der latenten Reizung länger, die Zuckungshöhe kleiner, die Zuckungsdauer kürzer.

Es hat sich ferner gezeigt, daß die roten sarkoplasmareichen Muskeln ein längeres Latenzstadium, eine kürzere Zuckungshöhe und eine längere Zuckungsdauer haben als die blassen. Man hat daher die roten auch träge, die blassen auch flinke Muskeln genannt.

Noch schärfer als auf graphischem Wege kann man die zeitliche Entwicklung der Verkürzungskraft des Muskels nach Helmholtz mit der Methode der elektrischen Zeitmessung von Pouillet (s. S. 243) durch den Froschunterbrecher von du Bois-Reymond bestimmen. Dieser besteht aus einem Gestell, an dem ein Muskel in verstellbarer Höhe befestigt werden kann, so daß er einen mit einer Wageschale belasteten Hebel, der auf einem Messingtischchen ruht, anhebt, wenn er sich zusammenzieht. Solange der Muskel untätig ist, ruht die Last auf dem Tischchen, ohne ihn zu dehnen. Die geringste Hebung wird dadurch angezeigt, daß ein durch eine Kontaktvorrichtung zwischen Tisch und Hebel geleiteter Strom unterbrochen wird.

Kontraktionswelle.

Wird eine beschränkte Stelle des Muskels gereizt, so pflanzt sich die Kontraktion wellenförmig nach beiden Seiten über den ganzen Muskel fort. Dies geschieht aber nur in den unmittelbar vom Reiz getroffenen Fasern, (isolierte Reizung). Beim Herzen und bei den glatten Muskeln pflanzt sich die dagegen die Kontraktion von Faser zu Faser fort. Die Geschwindigkeit der Kontraktionswelle beträgt beim Frosch etwa 3 m, beim Menschen etwa 10 m p. Sek. (in der Herzmuskulatur etwa 0,1 m).

Einfluß der Belastung.

Man kann in sehr verschiedener Weise die Belastung auf den tätigen Muskel wirken lassen:

1. Isotonie: Die Belastung und die dadurch hervorgebrachte Spannung des Muskels bleibt während der ganzen Kontraktion konstant. Die isotonische Kurve gibt also die Längenvariationen des tätigen Muskels bei gleicher Spannung an.

Wird die Last direkt an das untere Muskelende angebracht, so erhält sie bei der Schnelligkeit des Kontraktionsablaufes eine Beschleunigung, die die Last auch dann noch weiter führt, wenn sie vom Muskel nach Erreichung des Maximums seiner Verkürzung keinen Bewegungsantrieb mehr erfährt. Die so erhaltene Kurve ist durch Schleuderung der trägen Masse, wozu auch ein schwerer Schreibhebel gehört, entstellt. Dies zu vermeiden, macht man den Hebel möglichst leicht und bringt das die Spannung erteilende Gewicht, um seinen Weg möglichst klein zu machen, nahe der Achse des Schreibhebels an, während der Muskel selbst in größerer Entfernung von dieser Achse angreift.

2. Auxotonie: Die Belastung und die Spannung nimmt entsprechend der sich entwickelnden Kraft zu, so daß der Muskel sich nicht in erheblichem Maße verkürzen kann (daher auch Isometrie genannt). Zu dem Zweck läßt man den Muskel gegen eine starke Feder arbeiten, deren sehr kleine Bewegung stark vergrößert aufgezeichnet wird. Die auxotonische Kurve gibt die Spannungsvariationen des tätigen Muskels an.

3. Überlastung: Man unterstützt den Muskel auf seiner Ruhelänge und hängt dann ein Gewicht an. Jetzt muß er bei seiner Kontraktion erst eine dem Gewicht entsprechende Spannung entwickeln, ehe er es zu heben, sich also zu verkürzen vermag.

Einfluß der Reizstärke.

Verstärkt man bei konstanter Belastung vom Schwellenwert an den Reiz mehr und mehr, so nimmt bei direkter Reizung des Muskels die Hubhöhe zuerst schnell, dann langsamer bis zu einem Maximum zu; bei indirekter Reizung (d. h. vom Nerven aus) wächst die Zuckungshöhe mit der Verstärkung des Reizes vom Schwellenwert an nur innerhalb eines sehr engen Bereiches. Es wird sehr schnell eine Reizstärke erreicht (maximaler Reiz), über die hinaus die weitere Verstärkung des Reizes (übermaximaler Reiz) keinen Zuwachs der Hubhöhe zur Folge hat.

Einfluß der Temperatur.

Innerhalb der Temperaturen von -5^0 bis $+42^0$ C. nimmt die Zuckungsdauer und die Latenzzeit mit der zunehmenden Temperatur ab; die Zuckungshöhe nimmt von -5^0 an zu bis 0^0, nimmt dann wieder mit der weiteren Zunahme der Temperatur ab, steigt von etwa 19^0 wieder aufs neue bis zum Maximum bei 30^0, um dann wieder abzunehmen.

Einfluß der Ermüdung.

Wird ein Muskel in bestimmten Intervallen mit einzelnen maximalen Reizen gereizt, so nehmen die Höhen der ersten Zuckungen zu (Phänomen der Treppe), bleiben dann eine gewisse Zeit lang konstant und nehmen schließlich allmählich ab. Die Arbeitsleistung des Muskels läßt nach, es tritt Ermüdung ein.

Der ermüdete Muskel zeigt ein längeres Stadium der latenten Reizung, eine geringere Hubhöhe, einen gedehnteren Verlauf der ganzen Kurve.

Die Ermüdung beruht im wesentlichen darauf, daß sich die Produkte des Stoffumsatzes bei der Tätigkeit (Ermüdungsstoffe) Kohlensäure, Milchsäure u. a. m. im Muskel anhäufen. Durch Abdunsten der Kohlensäure und fortschreitende Umwandlung der anderen Stoffe tritt Erholung ein. Während des Lebens beseitigt der Blutkreislauf die Ermüdungsstoffe.

Am lebenden Menschen werden die Ermüdungserscheinungen mit Hilfe des Ergographen studiert.

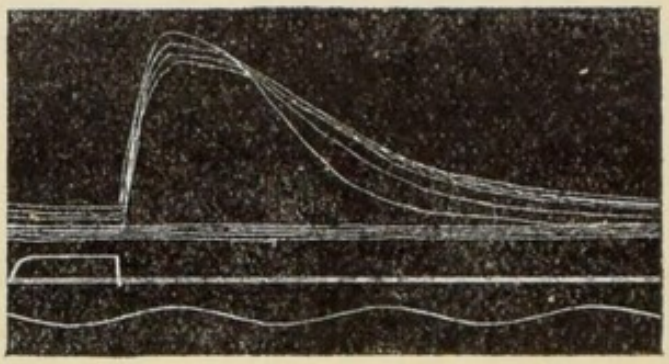


Fig. 40. Einfluß der Ermüdung auf die Zuckungskurve. Reizung mit Öffnungsschlägen. 1 Stimmgabelschwingung = 0,2 Sekunden.

Muskelton.

Im tätigen Muskel entsteht durch den fortwährenden Wechsel zwischen Erregung und Erschlaffung ein Geräusch, der Muskelton, den man mit dem Hörrohr wahrnehmen kann.

Der Muskelton entspricht der Tonhöhe von etwa 32 Schwingungen pr. Sek.; es ist das der erste Oberton des wirklichen Muskeltones von 16 Schwingungen in der Sekunde. Dieser Ton liefert den Beweis, daß der Tetanus ein diskontinuierlicher Vorgang ist und daß auch bei den willkürlichen Bewegungen eine Anzahl von Reizen, Impulsen (16—20) vom Zentralnervensystem zum Muskel geschickt werden. Auch jede einzelne Zuckung ist mit einem Geräusch verbunden, das selbst dann noch eintritt, wenn der Muskel an jeder Formänderung gehindert wird. Auch die Systole des Herzens liefert ein Muskelgeräusch (s. dort).

Arbeitsleistung des tätigen Muskels.

Die Arbeit des Muskels im mechanischen Sinne (äußere Arbeit) setzt sich zusammen aus Kraft und Hub und ist gleich dem gehobenen Gewicht mal der Hubhöhe.

Hub ist die Höhe, zu welcher der Muskel ein bestimmtes Gewicht hebt.

Kraft wird bestimmt durch das maximale Gewicht, das der Muskel eben noch zu heben vermag.

Der Hub ist unter sonst gleichen Umständen proportional der Länge der Muskelfasern, die Kraft dem physiologischen (d. h. senkrecht auf die Muskelfasern geführten) Querschnitt des Muskels. Der dünne und langfaserige M. sartorius entwickelt daher großen Hub, aber kleine Kraft; der ebenso lange, aber kurzfaserige und dicke M. peroneus longus große Kraft, aber kleinen Hub. Um die Kraft verschiedener Muskeln vergleichen zu können, rechnet man ihre Kraft auf die Einheit des Querschnitts (1 qcm) um und bezeichnet diese Größe als das absolute Maß der Kraft. Im Tetanus ist die Kraft 1—3 mal größer als bei der Einzelzuckung; sie beträgt bei Froschmuskeln 3 kg, beim Menschen 6—10 kg auf 1 qcm Querschnitt.

Die Hubhöhe nimmt bei steigender Belastung ab, aber langsamer, als die Last zunimmt. Es gibt daher eine bestimmte mittlere Belastung, für welche das Produkt von Gewicht und Hubhöhe, also die Arbeitsleistung des Muskels am größten ist.

Im Tetanus wird, da das Gewicht dauernd auf der Höhe bleibt, keine Arbeit im mechanischen Sinne geleistet, ebensowenig, wenn die Hubhöhe = 0 oder die Belastung = 0 ist.

Die Größe der Arbeitsleistung wird begünstigt innerhalb gewisser Grenzen, wenn der Muskel vorher schon gespannt war. Auch ein blutdurchströmter Muskel leistet mehr Arbeit als ein aus dem Körper herausgeschnittener.

Die Erhebung eines gegebenen Gewichtes um den Betrag der Verkürzung stellt nicht die größtmögliche Arbeit dar, die der Muskel zu leisten vermag. Seine Arbeitsleistung ist größer:

a) bei der Wurfbewegung (s. S. 228); das Gewicht steigt dann infolge der erhaltenen Beschleunigung über diejenige Höhe hinaus, welche der Muskel bei seiner Verkürzung erreicht;

b) wenn die ursprünglich gehobene Last in dem Maße, wie der Muskel sich verkürzt, vermindert wird. Dann kann sich der Muskel noch weiter verkürzen und durch Heben der verminderten Last neue Arbeit leisten. Nach diesem

günstigen Prinzip arbeiten in der Tat vermöge der Gelenkeinrichtung manche Muskeln im Körper.

Die roten Muskeln zeigen größere Kraft und Ausdauer als die blassen.

Quelle der Muskelkraft.

Schon der ruhende Muskel zeigt einen geringen Stoffwechsel (chemischer Tonus), er nimmt Sauerstoff auf, gibt Kohlensäure ab, und verbraucht Glykogen. Dabei besteht ein gewisser Grad von Kontraktion, der von der Nerventätigkeit abhängt (Reflextonus).

Bei der Tätigkeit sind die chemischen Prozesse erheblich gesteigert; die dabei freiwerdenden chemischen Spannkräfte setzen sich in lebendige Kräfte um, zum geringeren Teil in Massenbewegung (Arbeitsleistung des Muskels), zum größten Teil in Molekularbewegung (Wärme).

Im Tetanus nehmen die wasserlöslichen Bestandteile ab, die alkohollöslichen zu. Während der ruhende Muskel neutral oder schwach alkalisch reagiert, ist der tätige gegen Lackmus sauer infolge gebildeter Fleischmilchsäure; sie entsteht wahrscheinlich aus Zucker, dieser aus dem Glykogen durch fermentative Spaltung. Ferner verbraucht der tätige Muskel mehr Sauerstoff und bildet mehr Kohlensäure als der ruhende (bis zum 5 fachen Betrage). Die Verbrennungsprozesse sind also außerordentlich gesteigert. Sie betreffen aber zum kleinsten Teil die Eiweißkörper. Der geringe Eiweißverbrauch, der nachweisbar ist, rührt von der Abnutzung der Muskelsubstanz selbst her (wie die Teile einer Maschine bei der Arbeit abgenutzt werden). Die Quelle der Muskelkraft ist in erster Linie nicht die Zersetzung N-haltiger, sondern die Oxydation N-freier, aber C-reicher Stoffe (Kohlehydrate) im Muskel.

Dabei werden 30 pCt. (im günstigsten Falle 40 pCt.) der Verbrennungswärme in Arbeit umgesetzt. Da unsere Dampfmaschinen nur wenig über 10 pCt. von der Verbrennungswärme des Brennmaterials in Arbeit umsetzen, so kann man ihnen gegenüber den Muskel als eine sehr vollkommene Arbeitsmaschine bezeichnen.

Der Teil der chemischen Spannkraft, der nicht zur Arbeitsleistung verwandt wird, setzt sich in Wärme um. Diese tritt

besonders im Tetanus, ebenso bei isometrischen Zuckungen hervor. Hat der Muskel das Gewicht gehoben, sich verkürzt, so ist seine äußere Arbeit, d. h. Arbeit im mechanischen Sinne, zu Ende. Er leistet jetzt nur noch innere Arbeit, d. h. Wärmebildung.

Es steht aber die geleistete mechanische Energie nicht ohne weiteres in einem konstanten Verhältnis zur Wärmebildung, so daß etwa, je mehr mechanische Energie, um so weniger Wärme gebildet wird und umgekehrt. Es nimmt vielmehr bei gleichem (maximalem) Reiz und steigender Belastung die Wärme gerade so, wie die mechanische Arbeit, bis zu einem gewissen Maximum zu. Ebenso wird die Wärmebildung erhöht, wenn die Verkürzung des Muskels gehemmt wird, so daß er mehr Spannung erhält. Es paßt sich also der Umsatz der chemischen Spannkraft in lebendige Kraft (mechanische Arbeit + Wärme) innerhalb gewisser Grenzen den geleisteten Anforderungen an, er nimmt mit diesen zu.

Der tetanisierte Froschmuskel ergibt (die Messung geschieht auf thermoelektrischem Wege) eine Temperaturzunahme von 0,14—0,18°; auch bei der isotonischen Einzelzuckung wird Wärme entwickelt, die Zunahme beträgt hier 0,001—0,005° C.

Elektromotorische Wirkung des Muskels.

Ruhestrom. Durchschneidet man einen Muskel und legt an die Schnittfläche (Querschnitt) und an die natürliche Oberfläche (Längsschnitt) Elektroden an, die mit einem Galvanometer verbunden sind, so zeigt der Galvanometer einen Strom in der Richtung vom Längsschnitt des Muskels zum Querschnitt. Daraus folgt, daß im Innern des Muskels ein Strom vom Querschnitt zum Längsschnitt gehen muß.

Dieser Strom hat bis zu 0,08 Volt Spannung. Er pflegt allmählich an Stärke abzunehmen und verschwindet mit dem Absterben ganz. Völlig unversehrte Muskeln zeigen keinen Ruhestrom, er tritt aber sogleich auf, wenn an der Anlagerungsstelle der einen Elektrode die Muskelfasern verletzt werden. Daher bezeichnet man ihn auch als „Verletzungsstrom" (Demarkationsstrom).

Negative Schwankung (Aktionsstrom). Wird der Muskel wie oben mit dem Galvanometer verbunden und dann gereizt, so zeigt der Galvanometer eine Abnahme, eine negative Schwankung der Stärke des Ruhestromes an.

Beim unverletzten Muskel, der keinen Ruhestrom zeigt, tritt während der Tätigkeit ebenfalls eine elektrische Wirkung auf, in dem Sinne, daß sich der tätige Teil des Muskels gegenüber dem untätigen so verhält, wie Querschnitt gegen Längsschnitt.

Man bezeichnet dies Verhalten mit Rücksicht auf die Richtung des abgeleiteten Stromes im Galvanometer als Negativität.

Die elektrischen Erscheinungen am Muskel lassen sich also in dem Satz zusammenfassen: Erregte oder verletzte Muskelfaser ist elektronegativ gegen unerregte oder unverletzte.

Die Negative Schwankung des Ruhestroms ist demnach so zu erklären, daß, während sich in der Ruhe der Querschnitt gegen den Längsschnitt negativ verhält, durch die Tätigkeit der Längsschnitt ebenfalls negativ wird, so daß sich der Spannungsunterschied vermindert.

Die ganze Dauer der Negativen Schwankung ist so kurz, daß sie in das Latenzstadium der Muskeltätigkeit fällt.

Wegen dieses schnellen Verlaufes kann ein gewöhnliches Spiegelgalvanometer die Negative Schwankung bei einer einzelnen Zuckung des Muskels nicht anzeigen. Erst durch die wiederholten Stromstöße bei tetanischer Reizung erfährt das Galvanometer eine dauernde Ablenkung. Mit dem Saitengalvanometer und dem Kapillarelektrometer kann man den Verlauf der Einzelschwankung aufnehmen.

Man sieht dann am unversehrten Muskel, daß der Einzelzuckung ein „doppelsinniger Aktionsstrom" (diphasische Schwankung) entspricht. Indem die Erregungswelle, welche die betroffene Muskelstelle negativ macht, fortschreitet, gelangt sie erst an die eine, dann an die andere Elektrode. Es verhält sich also anfangs die erste Elektrode negativ gegen die zweite, dann umgekehrt die zweite negativ gegen die erste. Liegt die eine Elektrode einem künstlichen Querschnitt an, so geht der doppelsinnige Aktionsstrom in die oben beschriebene Negative Schwankung über.

Durch den Aktionsstrom kann, wenn auf einen Muskel der Nerv eines Nervmuskelpräparates gelegt wird, eine „sekundäre Zuckung" oder, wenn der erste Muskel in Tetanus versetzt wird, ein „sekundärer Tetanus" des zweiten Muskels erzeugt werden.

Überleben des Muskels.

Vom Organismus getrennte Muskeln bleiben noch eine Zeit lang erregbar, sie „überleben"; Säugetiermuskeln etwa ½ Stunde, Kaltblütermuskeln viele Stunden bis Tage. Niedrige Temperaturen begünstigen das Überleben, hohe (über 40°) heben es sehr schnell auf. Dann wird der Muskel unerregbar und einige Zeit darauf totenstarr. Dies betrifft die Muskeln an der Leiche in bestimmter Reihenfolge: Kopf, Hals, Rumpf, obere, untere Extremität. Die Leiche wird starr und steif; daher Totenstarre (Rigor mortis), besser Muskelstarre. Sie be-

ginnt 10 Minuten bis 7 Stunden nach dem Tode und löst sich wieder (in der Wärme schneller) nachdem sie 10—18 Stunden bestanden, in derselben Reihenfolge. Muskeln, deren Nerven durchschnitten sind, erstarren später. Als Ursache der Starre hat man die Gerinnung des Muskelplasmas in der Primitivfaser bezeichnet. Der starre Muskel ist weißlich, undurchscheinend, wenig dehnbar, leicht zerreißlich. Er reagiert sauer; dies rührt her von der Bildung von Fleischmilchsäure, daneben bildet sich CO_2, auch findet eine Abnahme des Glykogens (besonders rasch im Herzmuskel) statt.

Auch Erwärmen auf 40°—50° C., Säuren, Chloroform, destilliertes Wasser machen den Muskel starr (wärmestarr, säurestarr, chloroformstarr, wasserstarr).

Glatte Muskeln.

Bestehen ebenfalls aus Fibrillen, die aber keine Differenzierung weiter zeigen, man hat sie daher auch „längsgestreifte Muskeln" genannt. Sie haben kein Sarkolemm.

Sie finden sich hauptsächlich in der Wand von röhrenförmigen Hohlorganen (Darm, Ureter, Tuben, Uterus). Findet hier eine Kontraktion an einer Stelle statt, so pflanzt sie sich wellenförmig, peristaltisch, über das ganze Hohlorgan fort. Alle Vorgänge bei der Kontraktion laufen an glatten Muskeln viel (fast 100 mal) langsamer ab als an den quergestreiften. Die glatten Muskeln zeigen auch in der Ruhe einen gewissen Grad von Verkürzung, Tonus. Auch aus dem Körper herausgeschnittene Stücke zeigen automatische rhythmische Kontraktionen, die auf Nerveneinfluß beruhen sollen; Atropin hebt sie auf. Für die glatten Muskeln gelten bei der Reizung mit dem elektrischen Strom im allgemeinen dieselben Gesetze wie für die quergestreiften Muskeln. Sie reagieren aber weder bei der Tätigkeit, noch beim Absterben merklich sauer.

B. Allgemeine Nervensphysiologie.

Die allgemeine Nervenphysiologie ist die Lehre von den Verrichtungen der Nervenstämme im allgemeinen.

Die Nervenstämme dienen als Leitungen, durch die Erregungen vom Zentralnervensystem nach peripherischen

Organen oder von peripherischen Organen nach dem Zentralnervensystem übertragen werden.

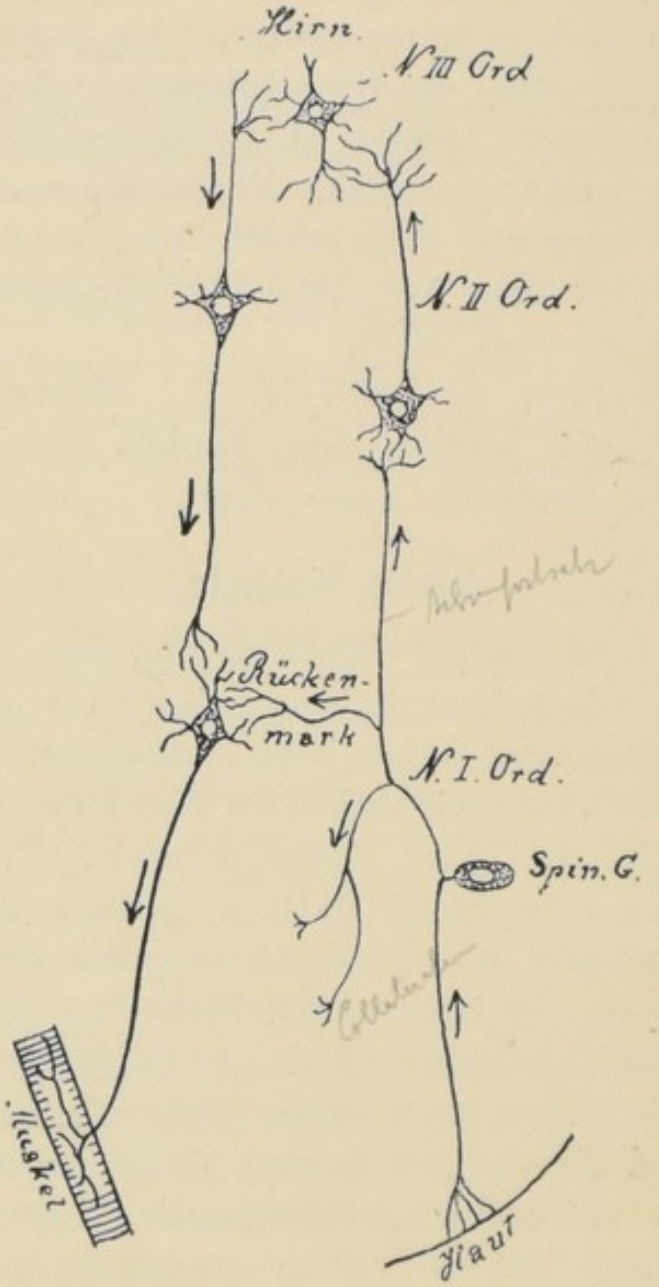


Fig. 41. Schematische Darstellung von Neuronen, die teils im Zentralnervensystem gelegen sind, teils mit ihren Axonen peripherische Nervenstämme bilden. Der Neuron erster Ordnung bildet einen sensiblen Nerven mit seinem Spinalganglion, durch den Erregungen von der Haut zum Rückenmark gelangen, der Neuron zweiter und dritter Ordnung bildet die Leitung zum Gehirn. Ähnlich ist die motorische Bahn beschaffen.

Die Neurone. Das Nervensystem der höher entwickelten Tiere besteht nach neueren Forschungen, die allerdings nicht unbestritten sind, aus den Neuronen[1]) als seinen wesent-

[1]) Der Neuron, die Neuronen (ὁ νευρών die Nerveneinheit von τὸ νεῦρον wie ὁ ἀμπελών der Weinberg von ἡ ἄμπελος der Weinstock).

lichen Elementen. Jeder Neuron ist als eine besonders ausgebildete Zelle anzusehen. Die Neurone sind also anatomische und physiologische Einheiten, die unter einander nicht unmittelbar verbunden sind, nicht in Kontinuität stehen, sondern durch Kontiguität oder Kontakt aufeinander wirken.

Jeder Neuron besteht

1. aus der Nervenzelle mit ihren Protoplasma- (Deiters-schen) Fortsätzen, Dendriten, und

2. aus dem Axenzylinderfortsatz oder Neuraxon (Axon) mit seinen Endbäumchen.

Axenzylinderfortsätze, in Bündeln zusammen verlaufend, bilden die makroskopischen Nervenstämme.

Die Axenzylinder können sich im Zentralnervensystem verzweigen, indem sie Collateralen abgeben. Auch in den peripherischen Organen findet mitunter Teilung des Axenzylinders in mehrere Endigungen statt.

Die Neuronen können sich zu längeren Bahnen aneinander schließen, indem das Endbäumchen des ersten in Kontakt tritt mit den Dendriten eines zweien usw. Man spricht dann von Neuronen I., II., III. usw. Ordnung.

Die Nervenzelle oder Ganglienzelle findet sich im Gehirn, Rückenmark, peripherischen Ganglien (Spinal-, symphatischen G. oder in peripherischen Organen, Sinnesorganen, Haut).

Ihre Gestalt ist sehr wechselnd (kugel-, birn-, spindelförmig, vieleckig), ebenso ihre Größe von 5 μ—150 μ Durchmesser. Sie haben meist keine Zellenmembran, ihr Protoplasma besteht aus einer leicht gelblichen oder farblosen Grundmasse und enthält feine Körnchen (Flemming-Nissl'sche Körner) und besonders in alternden Zellen Pigment. In den multipolaren Zellen des Rückenmarks ist eine Faserung (Fibrillen) in paralleler oder konzentrischer Anordnung nachgewiesen. Die Kerne sind verhältnismäßig große runde oder ovale, sehr deutlich hervortretende Bläschen mit einfachen Kernkörperchen.

Die Nervenzellen sind das trophische Zentrum der zugehörigen Nervenfaser. Von der Zelle getrennt stirbt die Nervenfaser, in einigen Fällen sogar das dazugehörige Endorgan (Muskel, Drüse) ab. Ausgeschnittene Nerven ver-

lieren daher schnell ihre Erregbarkeit. Auch im Körper durchschnitten verlieren sie sie bei Säugetiern nach etwa 2 Tagen, bei Kaltblütern später.

Die Nervenzellen sind reizbar

a) indirekt, durch Reize, die ihnen die Dendriten zuleiten und die sie an die Neuraxone weitergeben,

b) direkt, durch an Ort und Stelle wirkende (autochthone) Reize. So werden die Zellen des Atmungszentrums durch den Kohlensäure-Gehalt des normalen Blutes gereizt; man hat es deswegen automatisches Zentrum genannt. Die Reizung wird verstärkt durch Anhäufung von Kohlensäure und Mangel an Sauerstoff. Pathologisch durch Krampfgifte (Strychnin, Tetanus-Ptomaïn). Andere Gifte (Morphium) wirken dagegen lähmend.

Die Nervenzellen haben Einfluss auf die Fortleitung der Erregung. Sie wirken auf

a) die Richtung der Erregung. Sie leiten sie auf andere Bahnen über; von sensiblen Nerven auf motorische oder innerhalb desselben Systems von einer Nervenfasergruppe auf eine andere;

b) die Intensität der Erregung. Sie speichern Erregungen in sich auf, „Summation". Sie verstärken schwache Erregungen (wirken als „Relais") oder dämpfen zu starke Erregungen;

c) die Geschwindigkeit der Erregung. Sie halten eine Erregung auf (Hemmung), oder geben sie sofort weiter (Bahnung)[1]).

Von einem Neuron auf einen anderen wird die Erregung nur in einer Richtung fortgepflanzt. So leitet das Rückenmark die Erregungen nur von der hinteren (sensiblen) Wurzel zur vorderen (motorischen), niemals umgekehrt.

Die Nervenzellen haben einen sehr lebhaften Stoffwechsel. Wo sie in größerer Menge vorkommen, wie in der

[1]) Dasselbe kann auch innerhalb des ganzen Neuronen-Systems eintreten. Je kürzer, je direkter der Weg einer Erregung ist, um so mehr Bahnung ist vorhanden; je mehr übergeordnete oder nebengeordnete Neuronen sie zu durchlaufen hat, um so mehr Hemmung.

grauen Substanz der Zentralorgane, findet sich ein dicht verzweigtes Blutgefäßnetz. Aufhebung ihres Kreislaufs hebt schnell ihre Funktion auf.

Die Nervenfaser.

Feinerer Bau.

Jeder anatomische Nerv besteht aus einem Bündel von Nervenprimitivfasern, Neuraxonen. Diese sind nicht straff ausgespannt, sondern durch loses Bindegewebe in Schlangenwindungen aneinander geheftet. Dadurch erhält der ganze Nervenstamm das Aussehen, als sei er quer gestreift, Fontanasche Bänderung. Jede Nervenfaser besteht aus:

a) Achsenzylinder als wichtigstem und wesentlichem Bestandteil; er läßt bisweilen feine Längsstreifung erkennen als Ausdruck seiner Zusammensetzung aus Fibrillen.

b) Markscheide, Henlesche Scheide, Nervenmark.

c) Neurilemm, Schwannsche Scheide; diese enthält zahlreiche längliche Kerne, je einen in der Mitte zwischen zwei Ranvierschen Einschnürungen. Die Scheide fehlt den markhaltigen Nerven im Zentralnervensystem.

Die Nervenfasern mit Markscheide nennt man weiße oder markhaltige oder doppeltkonturierte Nervenfasern im Gegensatz zu grauen, marklosen, einfachkonturierten oder, da sie zumeist im sympathischen Nervensystem vorkommen, sympathische (Remaksche) Nervenfasern. An markhaltigen Nervenfasern finden sich in gewissen Abständen die Ranvierschen Einschnürungen, an denen das Mark fehlt. Durch Behandlung mit Höllensteinlösungen entstehen hier braune Kreuze, „Ranviersche Kreuze". Außerdem sieht man am Mark selbst von Strecke zu Strecke die Schmidt-Lantermannschen Einkerbungen (wahrscheinlich Kunstprodukte).

Chemische Zusammensetzung.

Die Nerven bestehen zu etwa 70 pCt. aus Wasser. Feste Bestandteile sind vornehmlich Eiweißstoffe; die Markscheide enthält Myelin, das aus Lecithin, Chlolestearin und Protagon besteht; das Neurilemm ist elastische Substanz. Ferner finden sich Fette und in geringer Menge organische Salze. Die Nervenfasern reagieren neutral oder schwach alkalisch; es lässt sich an

ihnen kein Unterschied der Reaktion wahrnehmen, ob sie ruhend, tätig oder abgestorben sind.

Reizbarkeit.

Die Erregung einer Nervenfaser ist an sich nicht von außen zu erkennen. Sie äußert sich nur durch elektrische Wirkungen (Negative Schwankung) und, wenn der Nerv mit einem Organ in Verbindung ist, durch die Tätigkeit dieses Organs.

Zu Versuchen am Nerven dient zumeist das Nervmuskel-Präparat, N. ischiadicus und M. gastrocnemius vom Frosch, an dem man die Erregung des Nerven aus der Kontraktion des Muskels ersehen kann.

Den Nerven kommt ebenso wie den Muskeln die Eigenschaft der Reizbarkeit zu, d. h. sie können durch äussere Einflüsse in den Zustand der Erregung oder Tätigkeit versetzt werden.

1. Während des Lebens wird die Nervenfaser nur durch die Tätigkeit der zugehörigen Nervenzelle erregt. Dies ist also der physiologische oder adäquate Reiz.

2. Außerdem ist aber die Nervenfaser an allen Stellen ihres Verlaufes für allerhand verschiedene Reize erregbar, nämlich:

a) mechanische Reizung durch Schlag, Schnitt, Quetschung;

b) chemische: Wasserentziehung durch Austrocknen, oder durch konzentrierte Salzlösungen, Betupfen mit konzentrierten Alkalien, Glyzerin, Milchsäure.

c) thermische: plötzliche Temperaturänderung;

d) elektrische: hierbei gelten dieselben allgemeinen Gesetze, die oben beim Muskel angeführt sind. Über Besonderheiten s. u. Am wirksamsten ist der elektrische Strom, wenn er den Nerven parallel seiner Längsachse durchfließt, senkrecht dazu ist er unwirksam. Innerhalb gewisser Grenzen wächst die erregende Wirkung mit der Länge der durchflossenen Strecke.

Alle Reize wirken nur, wenn sie eine Änderung des Zustandes im Nerven mit hinreichender Geschwindigkeit herbeiführen.

Erregbarkeit.

1. Die Erregbarkeit des Nerven, d. h. seine Fähigkeit, auf Reiz tätig zu werden, wird gemessen durch die Reizstärke, die eben hinreicht, am Endorgane des Nerven eine

wahrnehmbare Wirkung hervorzurufen, im Falle faradischer Reizung des Nervenmuskelpräparates also durch die grösste Entfernung der Induktionsrollen, bei der noch eine minimale Zuckung auftritt.

2. Die Erregbarkeit ist normalerweise an allen Stellen des Nerven dieselbe.

3. Sie ist größer als die des Muskels, der Nerv wird also schon von Stromstärken erregt, bei denen ein Muskel noch in Ruhe bleiben würde. Die Reizschwelle des Nerven liegt tiefer als die des Muskels.

4. Bei einem ausgeschnittenen Nerven nimmt die Erregbarkeit allmählich ab, bis schliesslich selbst der stärkste Reiz erfolglos bleibt: der Nerv ist „abgestorben".

Das Absterben schreitet von der Schnittstelle nach dem Muskel zu fort.

Dieses Fortschreiten des Absterbens am Nervmuskelpräparat vom Zentrum nach der Peripherie, das man das Valli-Ritter sche Gesetz genannt hat, erklärt sich ganz einfach aus der Neuronenlehre, da ja die Zelle das trophische Zentrum des Neurons ist. Der Abnahme der Erregbarkeit geht beim Absterben eine Erhöhung voraus, und man kann diese an jeder Stelle des Nerven hervorbringen, indem man oberhalb einen neuen Querschnitt anlegt.

Morphologische Veränderungen sind am unerregbar gewordenen Nerven nicht nachweisbar.

Erregungsleitung.

Der Erregungsvorgang des Nerven wird, namentlich wo es sich um die Fortleitung handelt, als „das Nervenprinzip" bezeichnet, womit angedeutet werden soll, daß es sich um einen Vorgang unbekannter Art handelt.

Die Haupteigenschaft der Nervenfaser ist die, die Erregung, die durch einen Reiz an einer Stelle hervorgerufen worden ist, fortzupflanzen. Die Fähigkeit zur Erregungsleitung ist von der der einfachen Erregbarkeit zu trennen, denn sie können unter Umständen von derselben Ursache verschieden beeinflußt werden.

Bringt man eine Stelle des Nerven in Kohlensäure, so wird sie unerregbar, bleibt aber leitungsfähig. Ebenso verhalten sich regenerierte Nervenfasern. Auch unter der Einwirkung des konstanten Stromes zeigt sich ähnliches.

Leitungsvermögen. Die Erregung pflanzt sich im Nerven wellenartig fort, d. h., indem die Erregung von der

gereizten Stelle auf die nächstliegenden Stellen übergeht, erlischt sie an der Reizstelle und so fort.

Zur Leitung der Erregung bedarf es unbedingt vollkommener Kontinuität der Faser. Ist diese an irgend einer Stelle ihres Verlaufes durchschnitten, gequetscht, unterbunden, so geht die Erregung über diese Stelle nicht hinaus. Wohl aber kann durch einen Reiz jenseits der beschädigten Stelle eine neue Erregungswelle hervorgerufen werden, die bis zum Ende des Nerven weiterläuft.

Isolierte Leitung. Die Erregungswelle läuft in einem Nervenstamme nur in denjenigen Fasern ab, welche direkt gereizt werden; sie breitet sich nicht in querer Richtung auf benachbarte Fasern aus.

Doppelsinnige Leitung. Während im Leben das Nervenprinzip in den Neuronen nur nach einer Richtung hin abläuft (bei den motorischen und sekretorischen Neuronen vom Zentrum nach der Peripherie, zentrifugal; bei den sensiblen und sensorischen von der Peripherie zum Zentrum, zentripetal), zeigt sich im Versuch bei Anwendung künstlicher Reize, daß die Erregung in der Nervenfaser sich nach beiden Seiten ausbreiten kann; die Nerven haben „doppelsinniges Leitungsvermögen".

Zum Beweis dient der sogenannte „Zwei-Zipfelversuch" von Kühne: Im M. gracilis des Frosches teilt sich der motorische (zentrifugale) Nerv gabelförmig in zwei Äste für den oberen und unteren Teil des Muskels, derart, daß jeder Achsenzylinder sowohl zu dem oberen als zu dem unteren Teil der es Muskels einen Ast abgibt. Durchschneidet man den Muskel quer in der Mitte und trennt so die beiden Teile, ohne die Nervengabel zu schädigen, so erhält man bei Reizung des einen Astes der Gabel doch Zuckung in beiden Muskelhälften. Es hat sich also der Reiz in dem zum gereizten Muskelstück gehörigen Nervenast zentripetal ausgebreitet und ist so zum anderen Ast übergetreten. Vergl. auch S. 245.

Geschwindigkeit der Nervenleitung. Während man früher annahm, daß die Geschwindigkeit der Leitung unmeßbar groß sei, gelang es 1856 Helmholtz, zu zeigen, dass sie verhältnismäßig gering ist. Sie beträgt für den Froschnerven etwa 26 m in der Sekunde. Sie wird ermittelt, indem man den Nerven an einer dem Muskel möglichst nahen und an einer möglichst davon entfernten Stelle reizt und jedesmal die Zeit bis zum Beginn der Zuckung mißt. Die Differenz der

beiden Zeiten gibt die Zeit an, welche das Nervenprinzip gebraucht hat, um das zwischen den beiden Reizstellen gelegene Nervenstück zu durchlaufen.

Um die Zeit zwischen Reizmoment und Zuckungsbeginn messen zu können, sind zwei Methoden angewendet worden:

1. die elektrische Zeitmessung von Pouillet. Im Augenblick des Reizes wird ein Strom geschlossen, den die Muskelzuckung wieder unterbricht. Der Strom ist durch ein Spiegelgalvanometer geleitet, der dadurch in Bewegung gesetzt wird und während eines viel größeren Zeitraums weiterschwingt. Die Größe des Ausschlages ist unter geeigneten Bedingungen der Dauer des Stromes proportional. 2. Die graphische Methode: Eine sehr schnell bewegte Schreibtrommel oder Schreibtafel stößt an einer bestimmten Stelle ihrer Bahn an einen Kontakt und öffnet dadurch den primären Strom eines Induktoriums, dessen Öffnungsschlag den Nerven reizt. Der Muskel schreibt seine Kurve auf die Schreibfläche. Aus dem Abstand zwischen Reizpunkt und Beginn der Zuckung ergibt sich, wenn die Geschwindigkeit bekannt ist, mit der sich die Schreibfläche bewegt, die Zeit, die zwischen Reiz und Zuckung verstrichen ist.

1. Die Geschwindigkeit der Erregungsleitung ist gleichförmig, an allen Stellen des Nerven dieselbe.

2. Die Leitungsgeschwindigkeit ist abhängig von der Temperatur, sie wird durch Abkühlung stark herabgesetzt.

3. Sie ist bei Warmblütern größer als bei Kaltblütern, beim Menschen ungefähr 40 m, beim Frosch nur etwa 25 m.

Der Erregungsvorgang.

Worin die Tätigkeit des Nerven bei der Erregung besteht, ist unbekannt. Folgende Beobachtungen lassen gewisse Schlüsse auf die Art des Vorganges zu:

1. Die Energiemenge, die für die Leitung in Betracht kommt, ist sehr klein, viel kleiner als die mechanische oder chemische Wirkung, die der Nerv in einem Muskel oder in einer Drüse hervorruft.

Der Vorgang der Reizung eines Organs vom Nerven aus ist also ein „Auslösungsvorgang".

Das Wort „Auslösung" ist hier im Sinne der Maschinentechnik gebraucht und bezeichnet einen Vorgang, wie den, wenn eine gespannte Feder durch Wegziehen eines Sperrstiftes losgelassen wird.

Der Nerv überträgt nicht einmal einen merklichen Teil der Bewegungsenergie auf den Muskel, sondern er gibt nur den Anstoß, der die im Muskel vorrätige Energiemenge „auslöst".

2. Der Nerv erweist sich als unermüdbar.

Als Beweis dient die Beobachtung, daß Schmerzen, z. B. Zahnschmerzen tagelang durch die gleichen Nervenfasern mit unverminderter Stärke geleitet werden.

Wird ein Nervmuskelpräparat mit Curare behandelt, so kann man den Nerven stundenlang tetanisch reizen, ohne daß der Muskel tätig ist, weil das Curare die Übertragung der Erregung von Nerv auf Muskel aufhebt. Wenn nach Stunden die Curarewirkung nachläßt, zeigt der Tetanus des Muskels an, daß der Nerv noch nicht ermüdet ist.

3. Stoffwechsel ist im Nerven nur mittelbar nachzuweisen. Ein ausgeschnittener Nerv verliert in sauerstoffleerem Raum nach einiger Zeit seine Erregbarkeit und erhält sie bei der Zufuhr von Sauerstoff wieder. Andauernde Reizung wirkt auf ausgeschnittene Nerven gerade so, wie Zufuhr von Kohlensäure, so daß man annehmen kann, bei der Erregung entstehe Kohlensäure.

4. Wärmebildung läßt sich in Nerven nicht nachweisen, selbst mit Vorrichtungen, die tausendstel Grade angeben.

Da jeder Stoffumsatz mit Temperaturänderung verknüpft ist, ist dies ein Zeichen, wie gering der Stoffwechsel im Nerven sein muß.

5. Der tätige Nerv ist wie der tätige Muskel elektromotorisch wirksam.

Die elektrischen Erscheinungen sind dieselben wie beim Muskel: Ruhestrom des verletzten Nerven, Negative Schwankung des tätigen Nerven. Näheres s. unten.

6. Durchströmung mit konstantem Strom ruft im Nerven Veränderungen hervor, die als Elektrotonus bezeichnet werden. s. unten.

Elektromotorische Wirkungen der Nerven.

Ruhestrom. An einem ausgeschnittenen Stück Nervenstamm verhält sich jede Stelle des Querschnittes negativ gegen den Längsschnitt (die natürliche Oberfläche), oder genauer, jede Stelle, die der Mitte des Querschnittes näher liegt, negativ gegen jede Stelle, die der Mitte des Längsschnittes näher liegt.

Der Ruhestrom des Nerven erreicht etwa 0,02 bis 0,03 Volt

Spannung, er nimmt vom Augenblick der Durchschneidung an in der Regel langsam, aber stetig ab.

Negative Schwankung oder Aktionsstrom. Ebenso verhält sich beim gereizten Nerven die erregte Stelle negativ gegen die unerregten.

Da die Erregung wellenförmig fortschreitet, so zeigt sich, wenn man zwei Stellen des Nerven durch Elektroden mit dem Galvanometer verbunden hat, indem die Erregung erst an einer, dann an der anderen Elektrode vorbeiläuft, eine diphasische oder doppelsinnige Schwankung.

Die Negative Schwankung des Nervenstroms ist das einzige Zeichen, durch das man äußerlich an einem Nervenstamm nachweisen kann, ob er erregt worden ist oder nicht.

Daß die Erregung im Nerven von der Reizstelle aus nach beiden Seiten fortgeleitet wird, schließt man daraus, daß die Negative Schwankung an beiden Seiten zu beobachten ist.

Die Funktionen mancher einzelnen Nerven, z. B. die Tätigkeit des Vagus bei der Selbststeuerung der Atmung, läßt sich durch Beobachtung der Negativen Schwankung am Vagusstamm nachweisen.

Die Wirkungen des konstanten Stromes auf den Nerven.

a) Änderungen der Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit.

Durchleitung des konstanten Stromes bewirkt eine Änderung der Erregbarkeit des Nerven, Elektrotonus. Und zwar tritt während der Stromdauer zu beiden Seiten der Anode eine Verminderung der Erregbarkeit, Anelektrotonus, zu beiden Seiten der Kathode eine Erhöhung der Erregbarkeit, Katelektrotonus, ein. Die Veränderungen sind je näher der betreffenden Elektrode, desto stärker; in der intrapolaren Strecke[1]) gehen sie durch einen Indifferenzpunkt ineinander über. Je stärker der konstante Strom (auch der polari-

[1]) Man bezeichnet am Nerven als intrapolare Strecke die, welche sich zwischen den Elektroden befindet, und als extrapolare die, welche außen von jeder Elektrode liegt; diese heißt myopolare, wenn sie nach dem Muskel, und zentropolare, wenn sie nach dem Rückenmark zu liegt. Aufsteigend ↑ heißt der Strom, wenn er vom Muskel zum zentralen Ende des Nerven geht, wenn umgekehrt, absteigend ↓.

sierende oder elektrotonisierende genannt) ist, um so mehr breiten sich die Wirkungen in den extrapolaren Strecken aus- und um so mehr rückt in der intrapolaren Strecke der Indifferenzpunkt an die Kathode heran.

Auch unmittelbar nach der Öffnung zeigen sich für kurze Zeit Erregbarkeitsänderungen, die derjenigen während der Stromdauer gerade entgegengesetzt sind, also: an der Kathode herabgesetzte, an der Anode erhöhte Erregbarkeit.

Ist der durch den Nerven geleitete konstante Strom sehr stark, so kann es während seiner Dauer an der Anode außer der

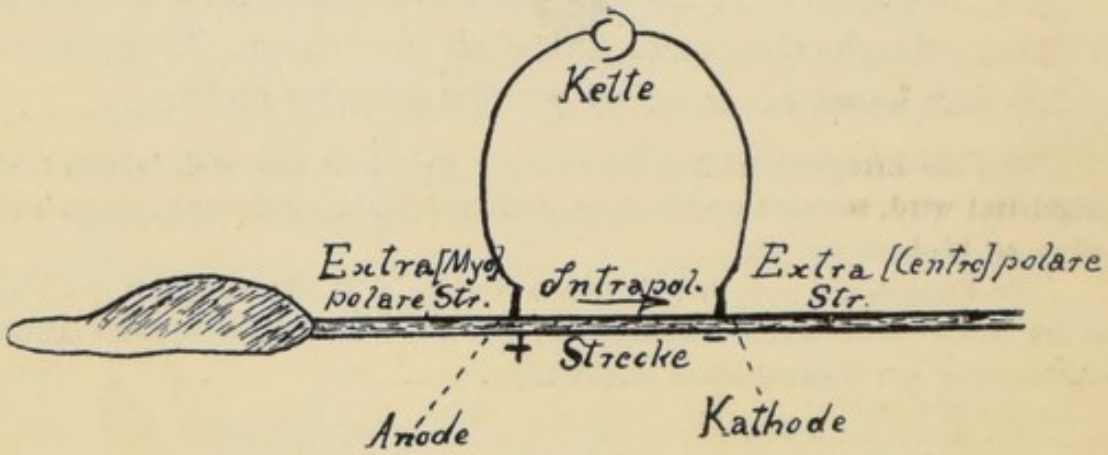


Fig. 42. Schema des Versuchs über Elektrotonus am Nervmuskelpräparat.

Verminderung der Erregbarkeit auch zu einer Herabsetzung, ja sogar zu völliger Aufhebung der Leistungsfähigkeit kommen. Dasselbe kann nach der Öffnung des Stromes für kurze Zeit an der Kathode eintreten.

Diese Änderungen der Erregbarkeit und Leitung kommen in Betracht bei der

b) Reizung des Nerven mit dem konstanten Strom.

Das allgemeine Gesetz ist schon beim Muskel angegeben: Stromschließung an der Kathode, Stromöffnung an der Anode rufen Erregung hervor, Stromdauer beim Nerven nur unter besonderen Umständen.

Bei den Nerven zeigt sich weiterhin, daß auch die Richtung und die Stärke des Stromes von Einfluß ist. Dies läßt sich allgemein dahin ausdrücken, daß als Reiz nur das Entstehen des Katelektronus und das Verschwinden des Anelektrotonus wirkt, ersteres in stärkerem Grade als letzteres. Es ergibt sich daraus

folgendes Zuckungsgesetz (S = Schließung, O = Öffnung des Stromes; Z = Zuckung, R = Ruhe des Muskels):

Stromrichtung	Schwacher Strom	Mittelstarker Strom	Starker Strom
↓	S. Z. O. R.	S. Z. O. Z.	S. Z. O. R.
↑	S. Z. O. R.	S. Z. O. Z.	S. R. O. Z.

Schwache Ströme geben nur Schließungszuckung, weil das Entstehen des Katelektrotonus eben noch als Reiz wirkt.

Bei mittelstarken Strömen kommt zu dieser Schließungszuckung auch das jetzt als Reiz hinreichend stark wirkende Verschwinden des Anelektrotonus, also auch Öffnungszuckung.

Bei starkem aufsteigendem Strom wird die nach dem Muskel zugelegene Strecke durch den Anelektrotonus leitungsunfähig gemacht, sodaß der Reiz des entstehenden Katelektrotonus nicht weitergeleitet wird, daher bei der Schließung Ruhe. Bei der Öffnung aber wirkt der vorgehende Anelektrotonus.

Bei starkem absteigenden Strom wirkt der entstehende Katelektrotonus bei der Schließung als Reiz, daher Zuckung. Dagegen kann bei der Öffnung der verschwindende Anelektrotonus nicht wirken, da gleichzeitig an der Kathode die Leitungsfähigkeit aufgehoben ist.

Auch für den unversehrten Nerven des Menschen gelten dieselben Gesetze der Erregbarkeitsänderung durch den konstanten Strom. Nur muß man sich hier der monopolaren Reizmethode bedienen, d. h. eine kleine Elektrode (der differente Pol) wird auf den zu untersuchenden Nerven da, wo er möglichst dicht unter der Haut verläuft (motorischer Punkt), die andere größere Elektrode (der indifferente Pol) weit davon entfernt auf die Brust oder den Rücken aufgesetzt. Abweichungen von dem oben geschilderten Verhalten in der Erregbarkeit werden als Entartungsreaktionen bezeichnet.

Fassen wir die Wirkungen des konstanten

Stromes auf den Nerven zusammen, so ergibt sich, daß sie bestehen in:

1. einer Änderung der Erregbarkeit des Nerven,
2. einer Änderung der Leitungsfähigkeit des Nerven,
3. einer Reizung des Nerven.

Und zwar bewirkt:

1. die Schließung Erregung und Erregbarkeitserhöhung an der Kathode,
   Herabsetzung der Erregbarkeit und der Leitungsfähigkeit an der Anode;
2. die Öffnung Erregung und schnell vorübergehende Erhöhung der Erregbarkeit an der Anode,
   schnell vorübergehende Herabsetzung der Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit an der Kathode;
3. die Stromdauer Erhöhung der Erregbarkeit an der Kathode und Herabsetzung der Erregbarkeit an der Anode.

Außerdem bewirkt der konstante Strom, wenn er einen Nerven durchfließt, Veränderungen in seinem elektromotorischen Verhalten, die man als „physikalischen Elektrotonus" bezeichnet hat.

Degeneration und Regeneration.

Im lebenden Körper verfällt ein von seiner Zelle, seinem trophischen Zentrum, getrennter Nerv im ganzen peripherischen Teil der Degeneration, es tritt fettige Metamorphose ein, beginnend mit Zerklüftung der Markscheide und des Achsenzylinders (paralytische Degeneration). Auch am zentralen Stumpf tritt Zerfall (traumatische Degeneration) ein, aber nur bis zum nächsten Schnürring. Ein zerschnittener Nerv kann sich unter günstigen Bedingungen vollständig wieder herstellen. Die Restitution geht vom zentralen Stumpf allein aus, doch kann der peripherische Stumpf dem neuwachsenden Nerven gewissermaßen als Leitseil dienen (daher die Nervennaht der Chirurgen nicht überflüssig). Zuerst wachsen aus dem zentralen Stumpf marklose Achsenzylinder mit Schwannscher Scheide heraus; zu dieser Zeit ist die Leitungsfähigkeit vorhanden, aber noch nicht

die Erregbarkeit. Erst dann tritt die Markscheide auf. Auch verschiedene Nerven können miteinander verheilen, wobei dann der zentrale Teil die Funktionen des peripherischen übernimmt. In Bezug hierauf kann man die Nerven einteilen in 1. zentrifugale Nerven vom Gehirn und Rückenmark, 2. zentrifugale Nerven von sympathischen Ganglienzellen, 3. zentripetale Nerven. Innerhalb jeder Klasse ist zwischen verschiedenen Nerven Vereinigung möglich, zwischen verschiedenen Klassen nicht.

10. Spezielle Muskelphysiologie oder Bewegungslehre.

Die spezielle Muskelphysiologie ist die Lehre von den Verrichtungen der einzelnen Muskeln des Körpers. Da alle Körperbewegungen durch die Muskeln hervorgebracht werden und um die Verrichtungen der einzelnen Muskeln zu beschreiben, alle mechanischen Bedingungen bekannt sein müssen, umfaßt die spezielle Muskelphysiologie die ganze Mechanik der Bewegungen. Da der Körper seine Gestalt durch das Knochengerüst erhält, sind die Bewegungen im wesentlichen auf Einwirkung der Muskeln auf das Knochengerüst zurückzuführen.

Die Knochen zeigen in ihrem inneren Bau und in der äußeren Form eine vollkommene Anpassung an ihre Funktion, indem die Knochensubstanz an den Stellen und in den Richtungen am dichtesten ist, wo die größte Widerstandskraft gegen Zug- oder Druckwirkungen erfordert wird. (Trajektorielle Struktur der Spongiosa.)

Die Verbindungen der Knochen sind teils feste, die für die Bewegungslehre nicht in Betracht kommen, teils bewegliche Gelenkverbindungen. Die Beweglichkeit der Gelenke hängt ab teils von der Form der Flächen, mit denen die Knochen aneinandergefügt sind, teils von der Verbindung durch Bänder.

An den menschlichen Gelenken unterscheidet man folgende Typen:

Kugelgelenke oder Arthrodien. Die Flächen sind Stücke einer Kugelfläche, das Segment einer Vollkugel (der Gelenkkopf) ruht auf dem Segment einer Hohlkugel (der Pfanne). Sie sind die beweglichsten Gelenke, denn sie lassen

Bewegungen in drei zu einander senkrechten Achsen ausführen, die durch den Kugelmittelpunkt gehen: Schultergelenk.

Greift die vertiefte Hohlkugel sehr weit über die Vollkugel, so entsteht das Nußgelenk: Hüftgelenk.

Ein modifiziertes Kugelgelenk ist das Eigelenk zwischen Vorderarm und Handwurzel.

Sattelgelenk. Die Flächen gleichen denen eines Sattels, sie sind in einer Richtung konvex und in der darauf senkrechten konkav. Gelenk zwischen Os multangulum majus und Os metacarpi primum. Es kann Beugung und Streckung, Abduktion und Adduktion, auch beschränkte Rotation stattfinden.

Scharnier- (Ginglymus) oder Walzengelenk. Gegen einen Vollzylinder, meist mit einer „Leitfurche", bewegt sich ein Hohlzylinder. Die Bewegung findet infolge der hier stets vorhandenen Seitenbänder nur in einer Ebene um die Achse des Vollzylinders statt: Gelenke zwischen den Phalangen, zwischen Ulna und Trochlea des Humerus, das Kiefergelenk der Raubtiere.

Modifikationen des Scharniergelenks sind das Schrauben- und das Spiralgelenk.

Beim Schraubengelenk dreht sich der bewegliche Knochen um eine durch den festen Knochen gehende Achse, Dreh-Achse, und verschiebt sich zugleich dagegen: Ellenbogengelenk und Sprunggelenk (Gelenk zwischen Unterschenkel und Talus).

Das Spiralgelenk ist eine weitere Abart des Scharniergelenks. Die Fläche ist nicht rein zylindrisch, sondern stellt einen Zylinder dar, dessen Radien nach einer Seite der Fläche zunehmen. Der Querschnitt der Fläche ist eine Spirallinie. Diese Form hat das Kniegelenk beim Menschen. Daher werden die Seitenbänder bei der Streckung des Knies angespannt, sind aber bei gebeugtem Knie lose, so dass in dieser Stellung Drehung des Unterschenkels im Kniegelenk möglich ist.

Das Drehgelenk (Trochoïdes) findet sich in Form des „Zapfengelenkes" nur zwischen Atlas und Epistropheus. In anderer Form im Radio-Ulnargelenk, in dem Pronation und Supination des Unterarms zustande kommt. Das Radiusköpfchen dreht sich dabei innerhalb des Lig. annulare, das seinen

Hals ringförmig umfaßt. Dabei beschreibt der Radius um das untere Ende der Ulna ein Stück eines Kegelmantels.

Amphiarthrose oder Wackelgelenk, stellt den Übergang von den Synarthrosen zu den Diarthrosen dar. Die Gelenkflächen sind fast eben oder nur wenig ausgehöhlt, die Knochen durch straffe Bänder verbunden: Gelenke zwischen den kleinen Knochen der Handwurzel und der Mittelhand, zwischen Tarsus und Metatarsus.

Das Wechselgelenk ist eine Gelenkform, die beim Pferde am Ellenbogen- und Fußgelenk und beim Atlanto-epistrophealgelenk ausgebildet ist. Hier sind die beweglichen Knochen durch elastische Bänder so verbunden, daß sie nur in Winkelstellung in Ruhe verharren und, sobald sie grade gestellt sind, die Neigung haben, in die Ruhestellung zurückzufedern.

Wirkung der Muskeln auf die Knochen.

Im allgemeinen ist die Verbindung der Knochen durch die Gelenke so lose, daß sie durch den Zug der Muskeln verstärkt werden muß, damit das Knochengerüst dem Körper als feste Stütze dienen können. Vollkommene Erschlaffung der Muskeln kommt daher fast nie vor, im allgemeinen üben sie dauernd einen starken Zug an den Knochen aus, der die Gelenkenden gegeneinander preßt.

Die Körperbewegungen kommen dadurch zu stande, daß dieser Zug der gesamten Muskulatur an einer oder der anderen Stelle zunimmt.

Dabei arbeiten die Muskeln nicht einzeln, sondern in Gruppen. Diese Gruppen umfassen nicht etwa eine bestimmte Zahl anatomisch abgegrenzter und benannter einzelner Muskeln, sondern alle Muskelfasern, die der gewollten Bewegung förderlich sein können, ohne Rücksicht auf die anatomische Einteilung der Gesamtmuskulatur.

Die Zusammensetzung der Muskelgruppen ändert sich mit der Körperstellung.

Zur Beugung des Ellenbogens, etwa beim Ziehen an einem Seil, dienen nicht allein die Armmuskeln, die über das Ellenbogengelenk hinwegziehen,

sondern auch die Rumpfmuskeln, die die Stellung des Oberarmes so ändern, daß die Beugung des Ellenbogens gefördert wird. Zu diesen gehört bei gestrecktem Arm der Pectoralis major, bei gebeugtem würde er die entgegengesetzte Wirkung haben und gehört also der Beugergruppe nicht mehr an.

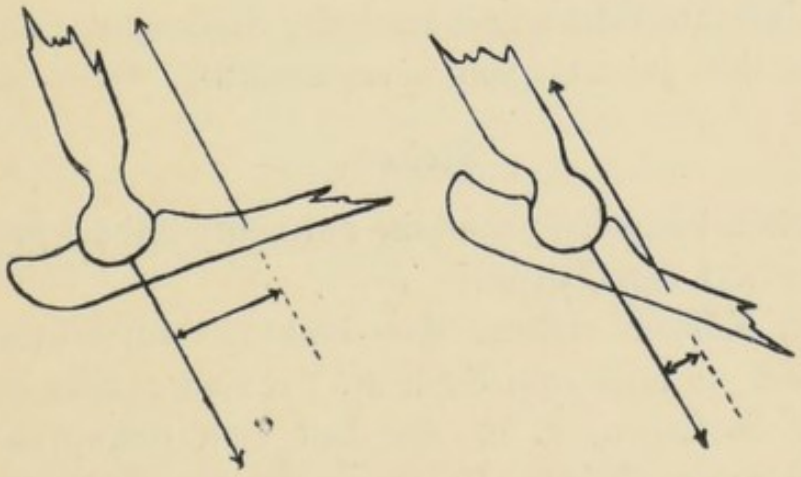
Ähnliches gilt für alle anderen Bewegungen. Die Bezeichnungen Synergisten und Antagonisten, mit denen man die Muskelgruppen zusammenfaßt, die eine bestimmte Bewegung und die in ihr entgegengesetzte Bewegung ausführen, dürfen daher immer nur für den Fall ganz bestimmter Stellungen des Körpers gebraucht werden.

Im allgemeinen kann man sich die Wirkung der Muskeln unter dem Bilde einzelner Zugstränge veranschaulichen. Es gelten dann für die Wirkung der Muskeln auf die Knochen die allgemeinen mechanischen Lehrsätze, die die Wirkung von Zugkräften auf starre Massen beschreiben.

Der Muskelzug wirkt stets an beiden Enden des Muskels genau gleich stark, in entgegengesetzter Richtung.

Die in der Anatomie übliche Unterscheidung zwischen „Ursprung" und „Ansatz" ist eine bloße sprachliche Form, ohne jede sachliche Bedeutung.

Indem der Muskelzug auf einen Knochen wirkt, ruft er an den Verbindungsstellen des Knochens mit den benachbarten entgegengesetzte Druckkräfte hervor, die mit dem Muskelzug Kräftepaare bilden, die den Knochen in Drehung versetzen. Die bewegende Wirkung ist um so stärker, je größer die Muskel-



A B

Fig. 43. Schema der Wirkung des Brachialis auf das Ellenbogengelenk. Bei rechtwinkliger Beugung, A, ist der Abstand zwischen der Zugrichtung des Muskels und der parallelen, entgegengesetzten Druckkraft im Gelenk größer, und daher auch das Drehungsmoment, das gemessen wird durch das Produkt der Zugkraft in den Abstand, größer als bei nahezu gestreckter Stellung, B.

kraft und je weiter der Abstand zwischen der Linie, in der der Muskelzug wirkt, und der Linie, in der die Gegenkraft wirkt. (Drehungsmoment). S. Fig. 43.

In Wirklichkeit ist das Drehungsmoment, mit dem ein Muskel auf einen Knochen einwirkt, von einer ganzen Reihe verschiedener Umstände abhängig. Die Fasern des Muskels und seiner Sehne haben nämlich nicht alle gleiche Richtung, daher wirkt bald dieser, bald jener Teil des Muskels stärker. Ferner ist die Richtung, in der der Muskelzug wirkt, in vielen Fällen dadurch beeinflußt, daß die Sehne über Knochenvorsprünge gleitet, die nach Art einer Leitrolle für einen Seilzug die Richtung ändern. Endlich nimmt auch die Muskelkraft mit der Verkürzung ab.

Während nach dem Schema das Drehungsmoment des Biceps bei völlig gestrecktem Arm gleich Null, bei rechtwinkliger Beugung maximal, bei völliger Beugung wieder gleich Null und dazwischen im Verhältnis des Cosinus abgestuft sein müßte, ist das wirkliche Drehungsmoment bei völliger Streckung schon mehr als halb so groß wie bei rechtwinkliger Beugung, verändert sich also mit der Stellung nur sehr wenig.

Die Muskelwirkung auf die Knochen kann auch nach den Hebelgesetzen dargestellt werden, indem man bei schrägem Ansatz die Zugkraft nach dem Satz vom Kräfteparallelogramm in zwei Kräfte zerlegt, deren eine senkrecht auf den Knochen, rein drehend, die andere, parallel der Länge des Knochens, rein auf das Gelenk drückend wirkt.

Für jede wirkliche Bewegung kommen die Kräfte vieler einzelner Muskeln oder Muskelteile in Rechnung. Dabei ist noch zu beachten, daß viele Muskeln über mehr als ein Gelenk hinwegziehen, so daß ihre Wirkung je nach der Stellung der Gliedmaßen sehr verschieden, ja entgegengesetzt ausfällt.

Stehen.

Als Stehen bezeichnet man die aufrechte unbewegte Haltung des Körpers auf den Füßen.

Soll ein Körper stehen, das heißt in aufrechter Lage in Ruhe bleiben, so muß sein Schwerpunkt über der Unterstützungsfläche liegen, d. h. das Lot vom Schwerpunkt muß innerhalb der gradlinigen Umgrenzung der äußersten Stützpunkte fallen.

Der Schwerpunkt des menschlichen Körpers liegt bei „natürlicher Haltung“[1]) im Stehen etwa 4 cm über und 0,8 cm

[1]) Unter „natürlicher Haltung“ ist eine symmetrische ungezwungene Stellung mit herabhängenden Armen und geschlossenen Fersen zu verstehen.

hinter der Linie, die die Hüftgelenkmittelpunkte verbindet, also etwas vor und unter dem Promontorium des Kreuzbeins im kleinen Becken. Das Lot vom Schwerpunkt fällt etwa 4 cm vor der Linie, die die Mitte der Fußgelenke verbindet.

Da der Körper ein Gerüst aus untereinander beweglichen Teilen darstellt, müssen beim Stehen alle diese Teile einzeln aufeinander im Gleichgewicht gehalten werden. Hierzu ist Muskeltätigkeit erforderlich, die durch Nerveneinfluß so geregelt werden muß, daß sie die fortwährend entstehenden zufälligen Schwankungen aufhebt.

Die Muskeltätigkeit im Stehen wird reflektorisch reguliert. Sensible Organe sind: Drucksinn der Fußsohlen, der Gelenke, Muskelsinn, daneben auch in merklichem Grade die Augen, die zur Wahrnehmung der Lage im Raum dienen, und der „sechste Sinn" des Ohrlabyrinths. Als Zentrum dient ein großer Teil der sensiblen und motorischen Zellen des Rückenmarks.

Der Kopf hat die Neigung, nach vorn zu kippen, und wird durch die Nackenmuskulatur aufrecht gehalten. Die Wirbelsäule wird durch die Rückenmuskeln und die Spannung der Bauchmuskeln auf dem Becken starr gehalten. Das Becken ruht beweglich auf den Oberschenkel-Köpfen und würde, da der Schwerpunkt von Kopf, Rumpf und Armen hinter den Oberschenkelköpfen liegt, nach hinten überkippen, wenn nicht Oberschenkelmuskeln, vor allem der Ileopsoas, dies verhinderten. Die Oberschenkel sind bei der natürlichen Haltung soweit nach vorn übergeneigt, daß die Hüftgelenkmitten etwa 1 cm vor den Kniegelenkmitten liegen.

Somit fällt auch der Schwerpunkt des ganzen Rumpfes bis zu den Knieen v o r die Knie, und die Oberschenkel streben, nicht nach hinten, sondern nach vorn im Knie einzuknicken. Daher braucht das Knie, selbst wenn es leicht gebeugt ist, nicht durch den Quadriceps cruris gestreckt gehalten zu werden. Der Quadriceps cruris ist beim Stehen in bequemer Haltung untätig. Dagegen müssen die Unterschenkel, die ebenfalls schräg vornüber geneigt sind, durch die Wadenmuskeln davor geschützt werden, mit dem ganzen Körper in den Fußgelenken nach vorn zu kippen. Die Wadenmuskeln sind beim Stehen stark angespannt.

Bei der militärischen Grundstellung wird gefordert, daß der Körper noch weiter vorn übergelegt werde wie bei der natürlichen Haltung, daß die Wirbelsäule emporgereckt, die Knie „durchgedrückt" und die Glutaei ange-

spannt werden. Diese Vorschriften haben zur Physiologie des Stehens keine Beziehung, sie bezwecken, wie H. Virchow treffend sagt, „subjektiven und objektiven Ausdruck von Energie".

Sitzen.

Hierbei ruht die Last des Oberkörpers auf den Sitzknorren des Beckens und auf dem hinteren, dem Sitz aufliegenden Teil der Oberschenkel. Beim Sitzen ohne Rückenlehne muß die Tätigkeit der Rückenspanner die labile Gleichgewichtslage erhalten.

Gehen.

Beim Gehen wird der Schwerpunkt des Körpers durch die abwechselnde Tätigkeit beider Beine in horizontaler Richtung vorwärts bewegt. Dabei wechselt ein Zeitraum, in dem beide Beine aufstehen, ab mit einem Zeitraum, in dem das eine aufsteht, das andere nach vorn schwingt. Der Körper ruht zeitweise nur auf einem Bein, welches ihn zuletzt vorwärts stößt, dasselbe Bein ist also erst „Stützbein" und dann „Stoßbein" (inzwischen schwingt das andere pendelartig vorbei), dann selbst „Hang- oder Schwungbein".

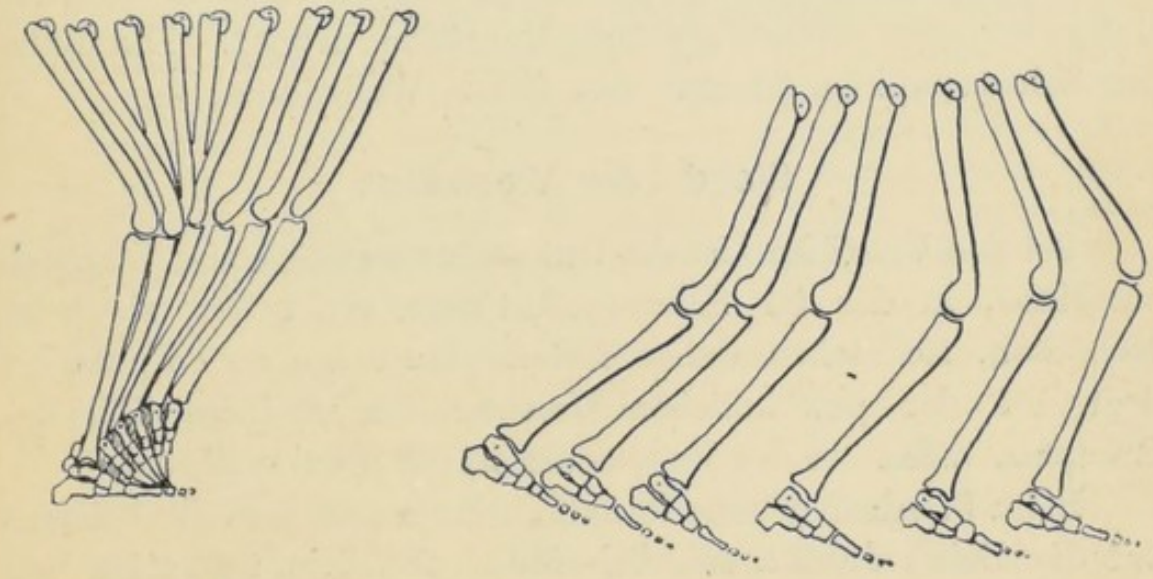
Das Schwungbein kommt in leicht gebogener Lage mit der Ferse zuerst auf den Boden an und wird zum Stützbein. Durch die dem Rumpf infolge der Stemmwirkung des anderen Beines schon erteilte Schwungkraft wird es um den jeweiligen Stützpunkt des Fußes als Drehpunkt nach vorn gedreht, bis der Oberschenkelkopf, der dabei eine kleine Senkung erfährt, vor dem Fußgelenk liegt.

Das Stützbein wird nun zum Stoßbein, indem es in zunehmendem Maße gestreckt wird, so daß der Oberschenkelkopf mit einer kleinen Hebung nach vorn bewegt wird. Die Fußsohle wickelt sich dabei von der Ferse nach den Zehen zu vom Boden ab. Durch die vollständige Streckung des Beines kommt der Stoß zustande, der den Schwerpunkt des Körpers nach vorn treibt. Jetzt erfolgt eine kleine Beugung im Fuß- und Kniegelenk, das Bein wird für die fernere Unterstützung zu kurz, es wird zum Schwungbein.

Das Schwungbein, losgelöst vom Boden, hängt am Rumpfe und schwingt nach Art eines Pendels durch aktive Muskelwirkung nach vorn, wobei es, um nicht am Boden zu

schleifen, noch weiter im Knie- und Fußgelenk gebeugt wird. Ist das Schwungbein vorn angelangt, so wird es durch die Streckmuskeln gestreckt, kommt aber noch in leicht gebogener Haltung auf den Boden; es wird wieder Stützbein und fängt den infolge der Beugung des anderen Stützbeins nicht mehr unterstützten Körper auf. Der Mensch fällt demnach gewissermaßen bei jedem Schritt auf das vorgestellte Bein.

Den Zeitraum vom Niederkommen des Beines bis zu seiner Ablösung vom Boden nennt man die aktive Phase,



A B

Fig. 44. Stellungen, die das Bein beim Gehen einnimmt. A als Stützbein, B als Schwungbein.

den der Schwingung die passive Phase. Die Dauer eines Schrittes umfaßt den Zeitraum zwischen dem Aufsetzen des einen und des anderen Beines.

Da der Stoß des Stoßbeines seitlich vom Schwerpunkt angreift, so kommen seitliche Schwankungen des Körpers zustande, die durch die isochronen entgegengesetzt pendelnden Bewegungen der Arme ausgeglichen werden.

Die Geschwindigkeit des Gehens kann erhöht werden, indem die Länge der Schritte oder die Zahl der Schritte in der Zeiteinheit oder beides zugleich erhöht wird. Dabei wächst die Anstrengung sehr schnell, weil für die größere Beschleunigung, die der Körper erfährt, eine größere Arbeit geleistet werden muß, und zugleich wegen der Schnelle, mit der die Schritte aufeinander folgen, weniger Zeit dafür verwendet werden kann.

Laufen.

Der grundlegende Unterschied zwischen Gehen und Laufen besteht darin, daß selbst beim schnellsten Gehen der Fuß den Boden immer erst verlässt, nachdem der andere Fuß den Boden erreicht hat, während beim Laufen, wenn der Fuß vom Boden abstößt, der ganze Körper eine Zeitlang in der Luft schwebend bleibt, bis der andere Fuß wieder auf den Boden gesetzt wird. Der Lauf kann daher auch als eine ununterbrochene Reihe von Sprüngen von einem Bein auf das andere aufgefaßt werden.

Bei schnellem Lauf ist die Länge und die Zahl der Schritte gegenüber dem Gehen auf das Mehrfache erhöht. Die Bahn des Schwerpunktes ist eine sehr flache Wellenlinie.

Stehen der Vierfüßler.

Bei den Vierfüßern ist die Unterstützungsfläche im Vergleich zur Höhe, in der der Schwerpunkt liegt, viel größer als beim Menschen, sie stehen daher fester. Der Schwerpunkt liegt bei der gewöhnlichen Haltung im vorderen Teil des Rumpfes, näher an der Bauch- als an der Rückenfläche.

Beim Pferde liegen die Punkte, in denen die Last des Körpers auf die Beine drückt, nämlich Mitte des Schulterblattes und Hüftgelenk, bei der gewöhnlichen Haltung senkrecht über den Fesselgelenken. Die Fesselgelenke bilden nach vorn offene Winkel, und die Last strebt daher, die Fesselgelenke dorsal zu flektieren. Dadurch wird der lange Zehenbeuger angespannt und übt, da er längs der ganzen Hinterfläche des Beines bis zum Ellenbogen oder Knie hinaufreicht, einen Zug aus, der den unteren Teil des Beines zu einer steifen Stütze macht. Der nach hinten offene Winkel am Schulter- und Kniegelenk muß durch Muskeltätigkeit starr gehalten werden. Die Muskeln sind durch eingelagerte Sehnenstränge verstärkt, so daß die eigentliche Muskeltätigkeit auf ein sehr geringes Maß beschränkt ist. Viele Pferde legen sich niemals nieder.

Die Gangarten der Vierfüßler.

Die Art, wie die Vierfüßer gehen und laufen, ist im allgemeinen dieselbe wie beim Menschen. Der Körper wird durch abwechselnde Tätigkeit der Extremitäten gestützt und vorwärts geschoben.

Die Tätigkeit der 4 Beine kann aber auf verschiedene Weise ineinandergreifen, woraus mannigfache Gangarten entstehen.

Für Paß, Schritt und Trab gilt annähernd, daß sich die beiden Vorderbeine und die beiden Hinterbeine so verhalten, wie die beiden Beine eines Zweifüßers, d. h. daß sie untereinander regelmäßig abwechseln.

Diese Gangarten können also so beschrieben werden, wie der Gang zweier Menschen, die hinter einander herkommen.

Der Paßgang ist dann dadurch gekennzeichnet, daß die beiden Menschen im Schritt sind, d. h. Vorder- und Hinterbein derselben Seite bewegen sich gleichzeitig.

Bei Paß ist der Körper also abwechselnd von beiden rechten und beiden linken Beinen unterstützt, wodurch er gezwungen ist, starke seitliche Schwankungen zu machen. Gute Paßgänger gehen von der langsamsten Bewegung in den schnellsten Lauf über, ohne die Gangart zu ändern, da an Stelle des Paßschrittes bis zu 6 m weite Sprünge von den Beinen der einen auf die Beine der anderen Seite treten können.

Beim Schritt ist jedes Hinterbein dem Vorderbein derselben Seite um eine halbe Schrittdauer voraus.

Dabei ist der Körper abwechselnd von je zwei Beinen derselben Seite und je zwei diagonal stehenden Beinen gestützt.

Beim Trab bewegen sich die diagonal stehenden Beine gleichzeitig.

Beim Galopp hebt sich zuerst das eine Hinterbein, dann gleichzeitig das andere Hinterbein und das Vorderbein der entgegengesetzten Seite, zuletzt das andere Vorderbein, dann schwebt der ganze Körper, und in derselben Reihenfolge kommen die Hufe wieder zur Erde, zuerst also die Hinterbeine.

Beim „Rechtsgalopp" ist das gleichzeitig arbeitende Beinpaar rechtes Hinterbein und linkes Vorderbein, beim „Linksgalopp" das andere Diagonalpaar.

Nur beim Sprung über ein Hindernis kommt das Pferd mit den Vorderbeinen zuerst auf den Boden und auch dann nur, wenn die Hinterbeine nicht schnell genug vorgebracht werden können.

Dagegen galoppieren Hunde, Katzen, Rehe so, daß sie eine Reihe von Sprüngen von den Hinterbeinen auf die Vorderbeine ausführen.

Die Funktionen des Kehlkopfes.

Der menschliche Kehlkopf ist beteiligt bei der Atmung und dient zum Sprechen, d. h. zur Erzeugung artikulierter

Laute. Um die Funktionen des Stimmorgans verstehen zu können, muß man zunächst seinen Bau kennen lernen.

1. Bau des Kehlkopfes.

Schleimhaut. Der Kehlkopf ist eingefügt zwischen Luftröhre und Zungenbein; seine Schleimhaut ist die Fortsetzung der Schleimhaut des Rachens. Ihr Epithel ist größtenteils Flimmerepithel. Geschichtetes Pflasterepithel haben die oberen und unteren Flächen der Epiglottis und die Ränder der aryepiglottischen Falten, von denen es über den medialen Teil der Gießbeckenknorpel auf die Stimmlippen übergeht.

Oberhalb der wahren Stimmlippen und durch eine seitliche Einbuchtung, den Ventriculus Morgagni von ihnen getrennt, liegen die elastischen Ligamenta thyreo-arytaenoidea superiora in einer Schleimhautfalte, der Plica ventricularis.

Knorpel. Die Knorpel (Fig. 1) bilden das Skelettgerüst des Kehlkopfes; sie sind gelenkig miteinander verbunden. Der Hauptknorpel ist der Schildknorpel, Cart. thyreoidea; er bildet die vorderen und seitlichen Wände des Kehlkopfes und besteht aus zwei großen, vierseitigen, vorn zusammenstoßenden Platten. In dem Winkel, unter dem die beiden großen Platten vorn zusammenstoßen, befindet sich ein pyramidenartig in das Kehlkopflumen vorspringender, funktionell wichtiger, elastischer Knorpel, der Processus vocalis anterior, an dem die Stimmlippen ventral inserieren.

Der Ringknorpel, Cart. cricoidea, besteht aus einem vorderen niedrigen und einem hinteren hohen Teil, hat sonach die Form eines Siegelrings, dessen Siegel nach hinten, dorsalwärts, gelegen ist. Auf dem hinteren oberen Rande des Ringknorpels sind zwei elliptische, schräg abfallende Gelenkflächen zur Gelenkverbindung mit dem Gießbeckenknorpel (Facies articularis arytaenoidea). An der vorderen seitlichen Fläche des Ringknorpelbogens befindet sich jederseits eine runde Gelenkfläche zur Gelenkverbindung mit dem unteren Horne des Schildknorpels (Facies articularis thyreoidea).

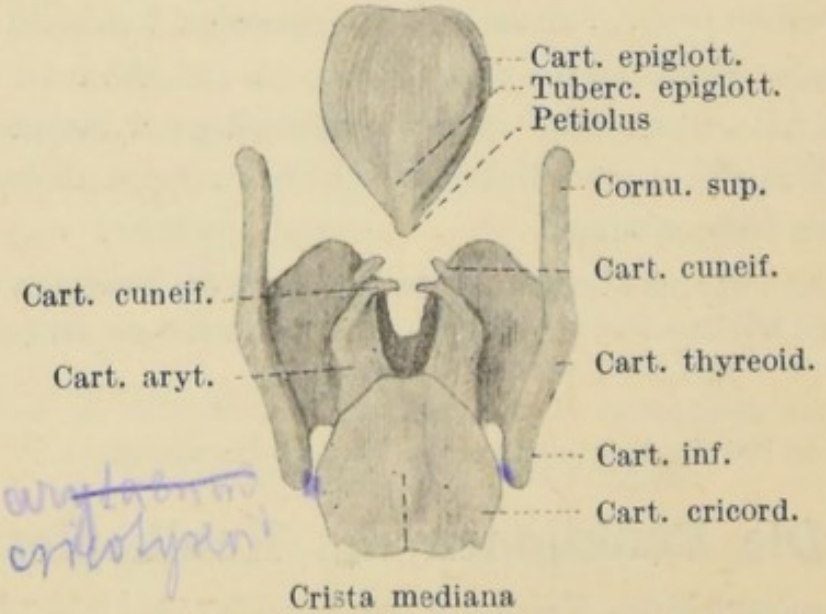


Fig. 45. Knorpel des Kehlkopfs von hinten (nach F. Merkel). Die Cart. cuneiformis ist etwas höher als in der natürlichen Lage.

Die beiden Gießbeckenknorpel (Fig. 2), Cart. arytaenoideae, sind zwei schmale dreiseitige, oben umgebogene Pyramiden; sie ruhen mit der Basis auf der Facies articularis arytaenoidea des Ringknorpels. Nach vorn springt der funktionell wichtige Stimmfortsatz, Processus vocalis posterior, spitz in das Kehlkopflumen vor, während zwischen lateraler und dorsaler Fläche der stumpf auslaufende Muskelfortsatz, Processus muscularis, seitwärts nach außen den Ringknorpel überragt.

Bänder. Die Knorpel des Kehlkopfes sind untereinander und mit Zungenbein und Epiglottis durch Bänder und Membranen verbunden, durch die sie, unbeschadet ihrer Beweglichkeit, zu einem die Trachea verlängernden röhrenförmigen Gebilde vereinigt werden. Die Innenseite ist von einer elastischen Membran, Conus elasticus, ausgekleidet, die eine Fortsetzung des elastischen Gewebes der Luftröhre bildet und in nach innen vorspringende Falten übergeht, Ligamenta vocalia s. thyreo-arytaenoidea inferiora, die wahren Stimmlippen.

Sie umfassen die dreiseitig prismatischen M. thyreo-arytaenoidei int. (M. vocalis, Stimmuskel) und bilden mit ihrer medialen Kante den freien Stimmlippenrand, indem sie von dem im inneren Winkel des Schildknorpels gelegenen Processus vocalis anterior entspringen und hinten am Processus vocalis posterior der Gießbeckenknorpel inserieren.

Die Stimmlippen sind in ihrer Länge nach Alter und Geschlecht verschieden; beim ausgewachsenen Manne sind sie in der Regel 18 mm, bei der ausgewachsenen Frau 13 mm lang. Nach der jetzt feststehenden anatomischen Nomenklatur bedeutet Glottis den Stimmapparat, also die Stimmlippen und zwischen ihnen befindliche Spalte; rima glottidis, Stimmritze, ist die Spalte allein; Labium vocale, die Stimmlippe, ist der prismatische aus der Ebene der Kehlkopfwand vortretende Körper; plica vocalis ist die diesen Körper überziehende Schleimhautfalte; Ligamentum vocale ist das elastische Band der Stimmlippe.

Die falschen Stimmlippen, Ligamenta thyreo-arytänoidea superiora (s. o.) sind gleichfalls Fältelungen des Conus elasticus. Sie bestehen aus elastischem Gewebe mit eingelagerten acinösen Drüsen und bilden einen dicken rundlichen Wulst, der von dem Winkel des Schildknorpels in der Nähe der Insertion der Epiglottis zu dem Gießbeckenknorpel zieht. Mittelst der falschen Stimmlippen kann bei Funktionsausfall der wahren Stimmlippen Stimme gebildet werden. — Die Wiederkäuer haben keine falschen Stimmlippen.

Nach der anatomischen Nomenklatur ist Lig. ventriculare das in den falschen Stimmlippen liegende elastische Band, Plica ventricularis die die falsche Stimmlippe überziehende Schleimhautfalte, Rima vestibuli die zwischen beiden falschen Stimmlippen liegende Spalte.

Die Gelenke.

1. Articulatio crico-arytaenoidea. Die Artikulation des Gießbeckenknorpels gegen den Ringknorpels stellt ein Zylindergelenk dar. In ihm lassen sich zwei Bewegungen ausführen, eine Rotationsbewegung, welche um die Achse des Vollzylinders stattfindet, und eine Gleitbewegung, welche in der Richtung der Längsachse des Vollzylinders stattfindet. Bei dem Crico-artytänoidgelenk bildet die Gelenkfläche der Cart. cricoidea ein elliptisches Stück des Zylindermantels. An dem Gelenk läßt sich die Cart. arytaenoidea so um den in einem Winkel von 50—60° schräg abfallenden Gelenkteil der Cart. cricoidea drehen, daß der Processus vocalis posterior des Gießbeckenknorpels gehoben und der Processus muscularis des Gießbeckenknorpels gesenkt wird, oder daß der Processus vocalis posterior gesenkt und der Processus muscularis gehoben wird. Bei der ersten Bewegung erfolgt eine Erweiterung, bei der zweiten eine Verengerung der Stimmritze.

2. Articulatio crico-thyreoidea. Die Ringknorpel-Schildknorpelgelenke stellen flache Kugelgelenke dar, in denen der Ringknorpel Bewegungen um eine Achse macht, die horizontal in der Frontalebene liegt und durch die unteren Hörner des Schildknorpels und den Ringknorpel selbst geht.

Die Muskeln des Kehlkopfes.

1. Äußere Kehlkopfmuskeln.

M. sterno-thyreoideus; senkt den ganzen Kehlkopf, verkürzt die Trachea.

M. hyo-thyreoideus, hebt den ganzen Kehlkopf und dreht ihn etwas dorsalwärts.

Hinten am Schildknorpel inserieren der Constrictor inferior (bei seiner Kontraktion, also bei jedem Schluckakt wird der Kehlkopf etwas nach hinten gezogen), sowie der M. stylo-pharyngeus und der M. palato-pharyngeus (heben und drehen den Kehlkopf nach vorne).

2. Die eigentlichen Kehlkopfmuskeln.

a) Erweiterer der Stimmritze. M. crico-arytoenoidei postici. Sie stellen dreieckige Muskelplatten dar, die von der

unteren inneren Hälfte der Ringknorpelplatte entspringen und über die obere äussere Fläche der Ringknorpelplatte zum hinteren und lateralen Rande des Processus muscularis verlaufen.

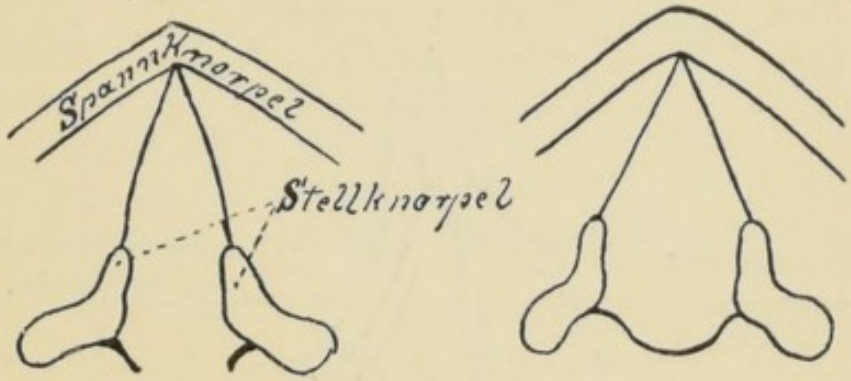


Fig. 46.

a) Ruhestellung. b) Wirkung der Postici.

Wirkung der Erweiterer: Die vertikal verlaufenden Muskelfasern ziehen den Processus muscularis des Gießbeckenknorpels nach unten und innen, drehen den Processus vocalis posterior nach oben und außen und abduzieren so die Stimmlippen. Die horizontal verlaufenden Muskelfasern fixieren den Gießbeckenknorpel dorsalwärts und wirken so als Antagonisten der M. thyreocricoideus.

b) Schließer der Stimmritze. M. arytaenoideus transversus. Setzt sich aus oberflächlichen schrägen und hauptsächlich tiefen, quer verlaufenden Bündeln zusammen, aber die Trennung in einen M. obliquus und M. transversus läßt sich nicht durchführen. Die oberflächlichen queren Muskelfasern gehen in den M. thyreoarytaenoideus ext., die oberflächlichen schrägen Muskelfasern gehen in den M. cricoarytaenoideus lat. über.

Wirkung des M. arytaenoideus transversus. Wirkt nicht isoliert, sondern nähert bei gleichzeitiger Arbeit der am Proc. vocalis post. und der am Proc. muscularis sich ansetzenden Adduktoren die Gießbeckenknorpel, schließt also die Glottis intercartilaginea (s. Fig. 48 auf folgender Seite). Bei sehr starker Drehung der Gießbeckenknorpel um eine vertikale Achse würde der M. transversus die Gießbeckenknorpel nach außen drehen und die Stimmritze erweitern.

M. thyreo-arytaenoideus int. (vocalis) und ext. Ersterer wird von den Ligg. vocalia umfaßt, hat eine dreiseitige prismatische Form und bedingt durch seine freie Kante die Beschaffenheit des

freien Stimmlippenrandes. Seine obere Fläche ist plan, die laterale vertikal, die mediane verläuft schräg von oben innen nach unten außen. Die Beziehungen der Lage des M. thyreoarytaenoideus int. und des elastischen Gewebes der Stimmlippen sind so, daß beide,

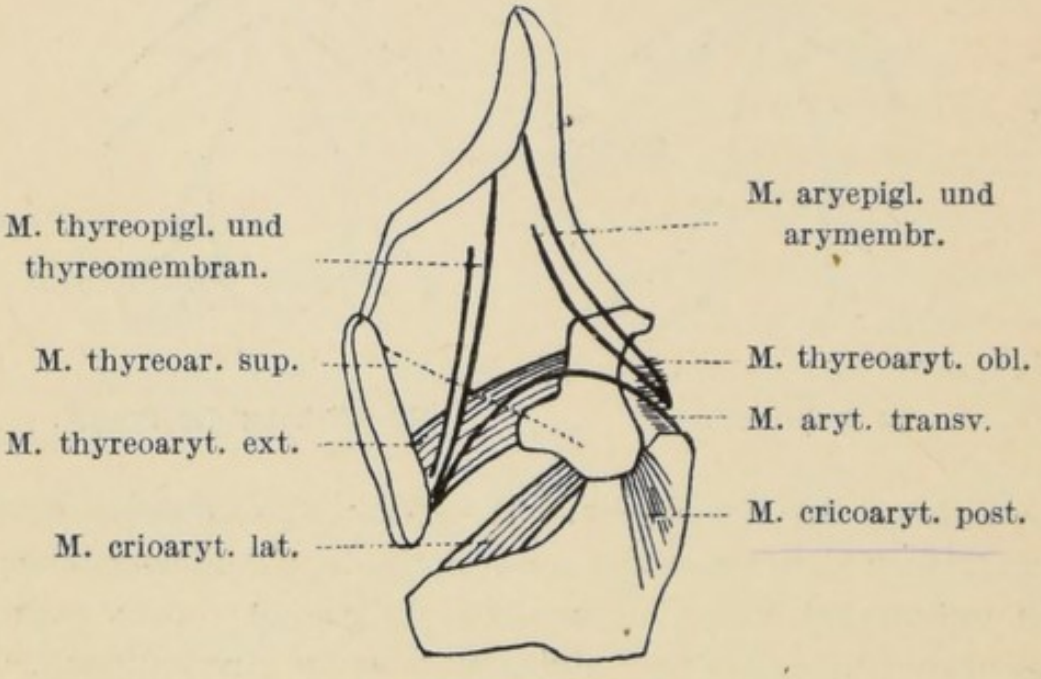


Fig. 47. Seitliche Muskeln des Kehlkopfes, schematisch dargestellt nach F. Merkel.

der M. internus zum Teil, das elastische Gewebe in toto, sich ventral am Faserknorpelwulst, dem Proc. vocalis ant., dorsal am Proc. vocalis post. des Arytaenoidknorpels und an seiner lateralen Fläche inserieren. Der M. thyreo-arytaenoideus ext. ist mit dem int. verwachsen. Entspringt lateralwärts vom Internus vom Winkel der Cart. thyreoidea und setzt am Proc. muscularis, Proc. vocalis und der lateralen Fläche des Gießbeckenknorpels an.

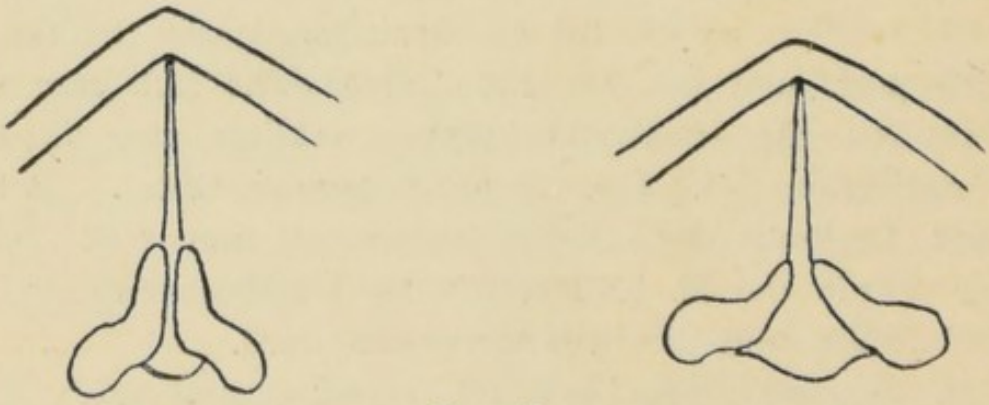


Fig. 48.

a) Wirkung des Transversus.

b) Wirkung des Thyreo-arytaenoidei.

Wirkung des Internus und Externus (Fig. 48b). Nähert den Proc. vocalis post. dem Proc. vocalis ant., zieht den Gießbeckenknorpel nach innen und unten, senkt und schließt die verkürzte Stimmlippe. Der vollständige Schluß der Glottis wird also gemeinsam erzeugt durch den M. transversus in der Pars cartilaginea, durch den M. cricoarytaenoideus lateralis und den M. thyreo-arytaenoideus int. und ext. in der Pars membranacea der Stimmlippe. Der so erzeugte Glottisschluß leistet beim Pressen und beim Phonieren mit festem Glottisschluß dem Exspirationsluftstrom Widerstand.

c) M. crico-arytaenoideus lateralis. Entspringt von der äußeren Seite und oberen Kante des Ringknorpels über den er nach oben medialwärts hinzieht, um am Processus muscularis des Gießbeckenknorpels von lateralwärts anzugreifen. Wirkung: er zieht den Gießbeckenknorpel nach vorn und unten, indem er ihn um seine vertikale Achse dreht und adduziert in der Pars membranacea die Stimmlippe. — Bei gleichzeitiger Wirkung des M. crico-arytaenoideus post., des Erweiterers, unterstützt er die Wirkung des Erweiterers dadurch, daß er den Gießbeckenknorpel auf der schräg nach unten und außen verlaufenden Artikulationsfläche des crico-arytaenoid-Gelenkes abwärts gleiten läßt.

3. Spanner der Stimmlippe.

M. thyreo-cricoideus. Vorn außen vom Ringknorpel zum Schildknorpel. Ist der einzige Muskel der Artic. thyreo-cricoidea.

Wirkung. Bewegt beim Hunde sicher, beim Menschen wahrscheinlich den vorderen Teil der Cart. cricoidea auf die Cart. thyreoidea zu[1]). Dabei wird die Ringknorpelplatte und die Cart. arytaenoidea gesenkt. Durch die Hebung des Ringknorpelbogens und die Senkung der Ringknorpelplatte und der Gießbeckenknorpel wird die Stimmlippe gedehnt. Die Cart. thyreoidea wird gleichzeitig etwas nach vorn und unten umgekippt. — Als Antagonist des M. thyreo-cricoideus wirkt der M. crico-arytaenoideus post. Beide zusammen entfernen Gießbecken-

[1]) Daher ist die von Ludwig eingeführte Bezeichnung des Ringknorpels als „Grundknorpel", des Schildknorpels als „Spannknorpel" falsch und müßte gerade umgekehrt lauten.

und Schildknorpel von einander und ziehen die Stimmlippen in die Länge. Erst wenn Schließ- und Spannmuskeln unter antagonistischer Wirkung der Postici zusammen wirken, geben

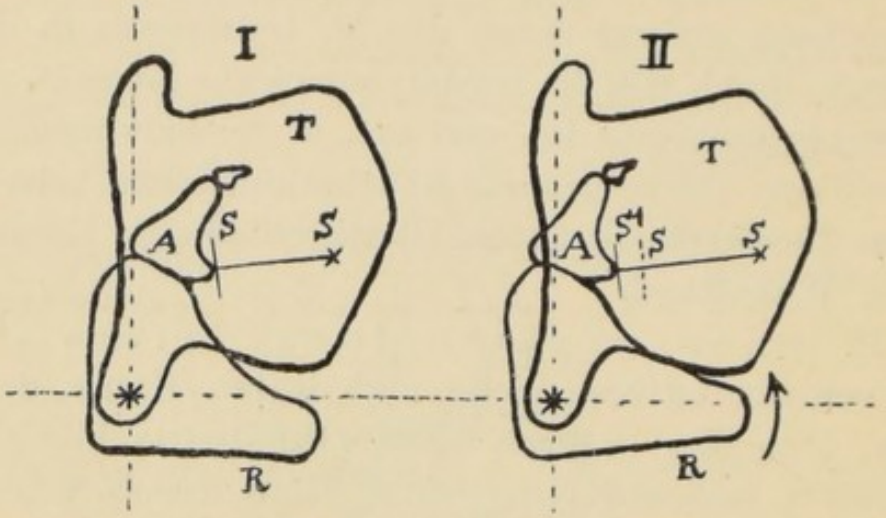


Fig. 49. Schema der Wirkung des Cricothyreoideus. I Ruhezustand, II Kontraktion: Der Ringknorpel R ist um das Ringknorpel-Schildknorpelgelenk * in der Richtung des Pfeiles gedreht. Dadurch sind die Gießbeckenknorpel A um die Strecke SS′ nach hinten gerückt, und die Stimmbänder um soviel gedehnt.

sie der ganzen Masse der Stimmlippen eine für die Intonation und Aussprache günstige Stellung und Form sowie die nötige innere Spannung und Festigkeit.

4. Muskeln der Epiglottis und Plica ary-epiglottica.

M. ary-epiglotticus geht von der lateralen Kante der Cart. arytaenoidea zur lateralen Kante der Cart. epiglottica. Wirkung: Detraktor des Kehldeckels, s. Fig. 47.

M. thyreo-epiglotticus geht von der Innenfläche des Schildknorpels rückwärts aufwärts zur Epiglottis. Wirkung: Dilatator vestibuli laryngis, hebt den Kehldeckel, s. Fig. 47.

Innervation des Kehlkopfes.

Der Kehlkopf wird innerviert von zwei Ästen des N. vagus, dem N. laryngeus sup. und N. laryngeus inf. s. recurrens. Der N. laryngeus sup. innerviert mit seinem äußeren motorischen Ast den M. thyreo-cricodeus, mit seinem sensiblen inneren Aste die Schleimhaut des Kehlkopfes. Der N. laryngeus inf. innerviert alle anderen Muskeln des Kehlkopfs.

Beziehungen des Kehlkopfs zum Großhirn.

Das Sprechzentrum liegt beim Menschen in der dritten linken Stirnwindung (Broca), beim Hunde liegt das Lautgebungszentrum zusammen mit dem corticalen Atemzentrum im Gyrus centralis ant., das Nieszentrum im Stirnhirn, das Kehlkopfbewegungszentrum im Gyrus praecrucialis Owen (praefrontalis) und in der zweiten Windung.

Elektrische Reizung der Kehlkopfnerven.

Bei schwacher elektrischer Reizung des N. vagus verengert sich die Stimmritze, bei starker erweitert sie sich. Bei elektrischer Reizung des N. laryngeus sup. werden die Stimmlippen gespannt (s. Wirkung des M. thyreocricoideus). Reizung des zentralen Endes des N. laryngeus sup. erzeugt Schluß der Stimmritze und Stillstand der Atmung. Elektrische Reizung des N. laryngeus inf. erzeugt beim Hunde Adduktion, bei der Katze Abduktion der Stimmlippe (der Hund phoniert exspiratorisch, die Katze inspiratorisch). Der N. recurrens des Hundes und der Ziege ist nur motorisch, die in ihn einlaufenden sensiblen Zweige sind vom R. communicans „erborgt". Bei der Katze, dem Kaninchen und Affen führt der N. recurrens neben den motorischen auch sensible Fasern. Die motorischen Fasern des N. recurrens innervieren zum Teil Pharynx und Ösophagus. Beim Schlucken erfolgt Schluß der Stimmritze.

2. Physiologie der Stimme und Sprache.

Untersuchungsmethoden.

Die ersten akustischen Untersuchungen am ausgeschnittenen Kehlkopf wurden angestellt durch Ferrein (1741), darauf ganz besonders durch den deutschen Arzt Liscovius (1814), dessen Arbeiten aber erst durch Johannes Müller (1836) bekannt wurden. Letzterer befestigte den Kehlkopf mit der hinteren Wand auf ein Brett, und zog die Gießbeckenknorpel mit einem Faden zusammen. An einen zweiten Faden, der durch den Winkel der Cart. thyreoidea dicht oberhalb der Ansatzstelle der Stimmlippen gezogen wurde, hängte er eine Schale. Wenn verschiedene Gewichte in die Schale gelegt werden, kann man die Spannung der Stimmlippen beliebig verändern und den Kehlkopf entsprechend der Tongebung beim lebenden Menschen ungefähr zwei Oktaven singen lassen, sowie Brust- und Falsetttöne durch Anblasen erzeugen.

Zur Beobachtung des Kehlkopfs des Menschen dient der Kehlkopfspiegel, erfunden Von dem Gesanglehrer Manuel Garcia 1855.

Um die Schwingungen der Stimmlippen zu beobachten, verwendet man seit Oertel)1878) das Laryngo-Stroboskop, durch das die Schwingungen gewissermaßen verlangsamt sichtbar gemacht werden.

Bei Hunden sind die Kehlkopfbewegungen ohne weiteres zu übersehen, wenn man das Tier mit rückwärts gebogenem Kopfe und weitgeöffnetem Maule festhalten läßt, mit einer Hand die Zunge hervorzieht und mit der

anderen mit Hülfe eines Spatels den Kehldeckel und die Zungenwurzel herabdrückt.

Beim Pferde ist der Kehlkopfeingang so eng, daß die Stimmritze nur vom Nasenrachenraum aus sichtbar gemacht werden kann, indem man einen röhrenförmigen Kehlkopfspiegel durch die Nasenhöhle einführt.

Die Atembewegungen des Kehlkopfs.

Wenn man während der Stimmbildung (Phonation) oder Atmung den Kehlkopfspiegel in den Rachen einführt und den Kehlkopf betrachtet, so sieht man, daß bei der Phonation die Stimmritze nicht ganz geschlossen ist, sondern daß zwischen den Stimmlippen ein kleiner Spalt von ¼ bis ½ mm bestehen bleibt. Bei der ruhigen Atmung sind die Stimmlippen etwas weiter von einander entfernt als bei der sogenannten Kadaverstellung (Leichenstellung der Stimmlippen) und bilden ein längliches Dreieck. Die Stimmlippen bewegen sich bei der automatischen Ruheatmung — der Atemweg geht durch die Nase — kaum merklich.

Bei der tiefen Atmung gehen die Stimmlippen so weit wie möglich auseinander, bei der Ausatmung bleibt zwischen ihnen ein schmaler Spalt.

Die Stellung der Stimmlippen an der Leiche, Kadaverstellung, ähnlich der bei der Lähmung der Nn. recurrentes, ist enger als die Ruheatemstellung; sie kann während der Totenstarre infolge des Übergewichtes der sich kontrahierenden Glottisschließer über die Glottiserweiterer bis zum Glottisschluß verengt werden.

Die Stimmbildung.

Der Kehlkopf als Zungenpfeife. Als tonerzeugender Apparat ist der Kehlkopf den Zungenpfeifen zuzurechnen, er gehört aber in eine besondere Gattung, die man als „membranöse Zungenpfeifen" unterscheidet.

Man teilt die Pfeifinstrumente in „Lippenpfeifen" und „Zungenpfeifen". Bei den Lippenpfeifen bricht sich der Luftstrom an feststehenden Kanten, so daß die Luft unmittelbar in tönende Schwingungen gerät. Bei den Zungenpfeifen setzt der Luftstrom ein elastisches Blättchen in schwingende Bewegung, und die tönenden Luftschwingungen entstehen erst sekundär.

Bei den membranösen Zungenpfeifen werden zwei elastische Lippen, die einen Spalt zwischen sich lassen, durch den Luftstrom in Schwingungen versetzt, bei denen sie sich abwechselnd nähern und entfernen: gegenschlagende Zungen-

pfeifen. Die Stimmlippen verhalten sich bei der Phonation ungefähr wie die wirklichen Lippen beim Trompetenblasen.

Man kann am Kehlkopf als einem Stimmwerkzeug wie an jeder Pfeife drei Teile unterscheiden: 1. das Luft zuführende Windrohr, 2. die eigentliche Pfeife und 3. das Ansatzrohr. Diese werden dargestellt durch 1. die Trachea, 2. die Glottis, 3. die Kehlkopfhöhle, Rachen-, Nasen- und Mundhöhle.

1. Die Trachea, als Windrohr, hat bei der Phonation die Funktion, dem Kehlkopf die Luft zuzuführen. Um einen Laut hervorzubringen, muß, wie man bei ausgeschnittenen Kehlköpfen oder an Menschen mit Tracheafistel messen kann, die Luft mit einem Druck von mindestens 13 cm Wasser ausgetrieben werden.

Für tiefere Töne genügt geringerer Druck, bei hohen Töne erreicht er 135 cm Wassersäulenhöhe, also nahezu 10 cm Quecksilber. Um den Ton zu verstärken, muß ebenfalls der Druck erhöht werden.

2. Der Kehlkopf ertönt unter dem Einfluß des Luftstromes nach Art einer gegenschlagenden Zungenpfeife. Beobachtet man die Stimmlippen mit Hilfe des Strobokops, so sieht man, daß sie in ihrer ganzen Breite abwechselnd in fast wagerechter Richtung sich nahezu schließen, und wieder bis zu einer Weite von 1 bis 1,5 mm auseinander gehen. Durch diese Schwingungen werden in der entweichenden Luftsäule tönende Schwingungen, Schallwellen erzeugt.

Inspiratorische Phonation. Die Glottis kann auch Stimmlaute hervorbringen, wenn die Luft eingesogen wird, statt ausgeblasen zu werden. Diese Art der Tonerzeugung spielt beim Gesang der Vögel eine Rolle. Das Grunzen des Schweins, das Wiehern des Pferdes sind zum Teil, das I vom I-A des Esels und das Miau der Katze ganz inspiratorisch.

3. Der obere Teil der Kehlkopfhöhle, die Rachen-, Nasen- und Mundhöhle bilden zusammen das Ansatzrohr des Stimmapparates, das durch Resonanz den in der Glottis entstehenden Ton verstärkt und verändert.

Als Resonanzraum wirkt auch der unmittelbar über der Glottis gelegene Ventriculus Morgagni, der bei den anthropoiden Affen und bei den Brüllaffen zu einem umfangreichen Hohlraum, Kehlsack, ausgebildet ist. Das Sekret seiner Schleimhaut hält die Stimmlippen feucht.

Durch Hebung und Senkung des Kehlkopfes wird das Ansatzrohr kürzer oder länger. Durch das Gaumensegel kann die Nasenhöhle von der Mundhöhle ab-

geschlossen werden. Ferner kann die Gestalt der Mundhöhle, durch Bewegungen der Zunge, des Mundbodens und des Unterkiefers, der Wangen und der Lippen in mannigfacher Weise geändert werden.

Der Unterkiefer geht zum Beispiel rückwärts beim Sprechen des Vokals a, aufwärts bei I, T, D, vorwärts bei S, rückwärts bei F und W.

1. Die Brststimme.

Durch den unter Druck aus der Trachea entweichenden Luftstrom werden die Stimmlippen in Schwingung versetzt, die in der entweichenden Luftsäule und ebenfalls in dem eingeschlossenen Luftraum der Lungen tönende Schwingungen, Schallwellen, erzeugen. Wegen der Resonanz in der Brusthöhle wird diese Art der Lautgebung, die die gewöhnliche ist, Brststimme genannt im Gegensatz zur Fistelstimme, s. unten.

Die Tonhöhe. Die Höhe des Tones, d. h. die Zahl der Schwingungen in der Sekunde, ist abhängig von

| Länge
Spannung
Dicke } der Stimmlippen

Stärke, d. h. Druck des anblasenden Luftstromes.

Die Länge der Stimmlippen beträgt bei Männern durchschnittlich 18, bei Weibern 13 mm, daher ist die männliche Stimme tiefer als die weibliche.

Die Spannung und die Dicke der Stimmlippen ändert sich durch die Zusammenziehung der Kehlkopfmuskeln. Der Ton der Stimme kann erhöht werden erstens durch stärkere Längsspannung der Stimmlippen, zweitens durch Verkürzung der schwingenden Teile der Stimmlippen, indem sich von hinten die Gießbeckenknorpel mit ihren inneren Flächen immer mehr aneinander legen, drittens durch Veränderung der Gestalt der Stimmlippen, erzeugt durch verschiedene Tätigkeit des M. vocalis, viertens durch stärkeres Anblasen bei gleicher Spannung.

Die Erhöhung eines Tones bei gleicher Spannung allein durch stärkeres Anblasen kann bis um eine Quinte betragen. Soll umgekehrt bei stärkerem Anblasen, bei allmählich stärker werdender Tongebung (Crescendieren) die Tonhöhe dieselbe bleiben, so muß in gleichem Maße eine Entspannung der Stimmlippen erfolgen; ebenso beim schwächeren Anblasen, bei allmählich

leiser werdender Tongebung (Decrescendieren) eine Anspannung. Die Wechselbeziehungen zwischen Spannung und Luftdruck am menschlichen Kehlkopf während der Tongebung nannte Joh. Müller die Kompensation der Kräfte am menschlichen Stimmorgan. Von der Ausbildung dieser Kompensation hängt die Sicherheit des Stimmeinsatzes bei beliebiger Tonstärke ab. Gute Sänger beherrschen die Kehlkopfmuskulatur so genau, daß sie einen Ton von gegebener Schwingungszahl bis auf 0,25 pCt. der Schwingungszahl genau treffen, ein Fehler, der vom Ohr nicht wahrgenommen werden kann.

2. Fistelstimme.

Es gibt noch eine andere Art, im Kehlkopf Stimmlaute zu erzeugen, die man als Fistelstimme oder Kopfstimme im Gegensatz zur Bruststimme bezeichnet, weil dabei die Resonanz vorwiegend im Ansatzrohr stattfindet.

Bei den Fisteltönen steht der Kehlkopf höher als bei den Brusttönen, die Luft entweicht leichter, der Ton kann daher auch nur etwa dreiviertelmal so lange gehalten werden wie ein entsprechender Brustton.

Durch Röntgenuntersuchung ist nachgewiesen, daß bei der Fistelstimme der Winkel zwischen Schildknorpel und Ringknorpel kleiner ist als bei Bruststimme, daß also der M. cricothyreoideus vorwiegend tätig ist. Im stroboskopischen Bild zeigt sich, daß bei der Fistelstimme die Stimmritze sich nicht schließt, die Stimmlippen schwingen aufeinander zu und voneinander fort, aber nur um einen kleinen Teil der Spaltbreite. Ihr Rand erscheint scharfkantig.

3. Umfang und Einteilung der Stimme.

Man unterscheidet die Bruststimme und Fistelstimme als sogenannte Register, von denen die Bruststimme die tieferen, die Fistelstimme die höheren Töne umfaßt. Töne mittleren Registers können in beiden Registern hervorgebracht werden.

Stimmregister sind Stufenfolgen von Tönen verschiedener Höhe, die durch einen und denselben Mechanismus des Stimmapparates erzeugt werden.

Der Umfang einer Stimme ist der Abstand zwischen höchstem und tiefstem Ton, den ein Individuum hervorbringen kann. Die Bruststimme des Erwachsenen umfaßt etwa 2 Oktaven.

Nach ihrer Höhenlage teilt man die Stimmen ein in

1. Baß 80 ——— 342 Schwingungen
2. Tenor 128 ——— 512
3. Alt 171 ——— 384
4. Sopran 256 ——— 1024

Der Gesamtumfang der menschlichen Stimme würde demnach zu etwa 4 Oktaven anzugeben sein, einzelne Baßstimmen können aber bis zu 42 Schwingungen hinab, einzelne Soprane bis zu 2048 Schwingungen hinauf gehen.

Altersveränderungen der Stimme.

Die Stimme von Kindern und jungen Tieren ist infolge der Kleinheit des Kehlkopfes hoch und hat auch geringen Umfang.

Beim Menschen und manchen Tieren nimmt mit eintretender Pubertät der Kehlkopf beim männlichen Geschlecht unverhältnismäßig stark zu, und es bildet sich als sekundärer Geschlechtscharakter eine tiefe Stimme aus.

Bei diesem „Stimmewechseln", „Mutieren", der Knaben ist die Schleimhaut des Kehlkopfes oft geschwellt und gerötet. Anstrengung der Stimme zu dieser Zeit kann ihr dauernd schädlich sein.

In höherem Alter atrophieren die Kehlkopfmuskeln, und die Stimme wird zitterig und der Fistelstimme ähnlich.

B. Die Sprache.

Die Sprache setzt sich zusammen aus Sprechlauten, die in Vokale, Selbstlauter, und Konsonanten, Mitlauter, eingeteilt werden. Vokale sind Klänge, Konsonanten Geräusche. Auf den Vokalen liegt der Silbenklang, der Akzent, die Konsonanten verbinden sich mit den Vokalen (Sonanten) und tönen auch, wenn sie mit Stimmton erzeugt werden, nur mit.

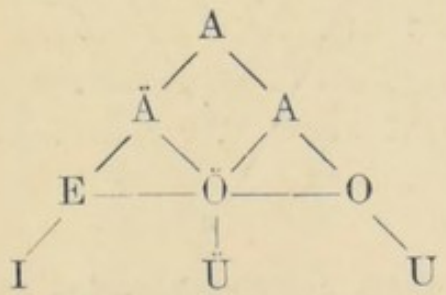
Die Vokale entstehen dadurch, daß zu dem im Kehlkopf gebildeten Grundton sich die Töne des Ansatzrohres, die durch verschiedene Formation desselben, des Rachens und der Mundhöhle hervorgebracht werden, als Obertöne beimischen. Obertöne oder Partialtöne nennt man die einzelnen Töne zusammengesetzter Töne. Die Klangfarbe der Stimmtöne hängt ab von der Zahl und Stärke der Obertöne, die sich zu dem im Kehlkopf erzeugten Grundton, d. i. dem ersten Partialton, mischen. Die Obertöne entstehen dadurch, daß die in den Hohlräumen über und unter dem Kehlkopf befindliche Luft in Mitschwingung versetzt wird. Die Vokale sind also zusammengesetzte Töne oder Klänge. Von besonderer Bedeutung für die Unterscheidung der Vokale sind die Eigentöne des Ansatzrohres, die von seiner Gestaltung abhängen.

Brust- und Falsettstimme in der beiden gemeinsamen mittleren Skala unterscheiden sich durch die Klangfarbe. Jeder Mensch hat ein ihm eigentümliches Stimmtimbre, das von der Gestaltung aller dem Stimmorgan zugehörigen Räume abhängt.

Bei der Vokalbildung ist die Nasenhöhle von der Mundhöhle durch das Zäpfchen abgeschlossen. Der Abschluß des Nasenrachenraumes durch die Uvula ist bei J am stärksten, bei U lokerer, bei A am lockersten; bei A findet sogar bei einigen Personen gar kein Abschluß des Nasenrachenraums durch das Zäpfchen statt, wodurch die Stimme „näselnd" wird.

Bildung der Vokale.

Die Gestalt des Ansatzrohres stellt bei A einen nach vorn offenen Trichter dar, beim I eine Flasche mit nach hinten gelegenem großen Körper, den der Kehlraum bildet, und einem nach vorn gelegenen langen und engen Hals, den die emporgewölbte Zunge und der harte Gaumen bilden. Beim U bildet das Ansatzrohr eine rundliche Flasche ohne Hals mit zwei diametralen Öffnungen, von denen die Ausgangsöffnung vorn zwischen den Lippen eng, die Eingangsöffnung hinten, wo die Zunge platt auf dem Boden der Mundhöhle liegt und nur in ihren hinteren Partien zum Gaumen emporgehoben ist, mäßig weit ist. Alle anderen Vokale werden durch Mundstellungen gebildet, die Übergangsformen von der einen zur anderen dieser extremen Formationen sind. A I U sind demnach die Grundvokale; man kann daher folgendes Diagramm für das natürliche System der Vokale aufstellen:

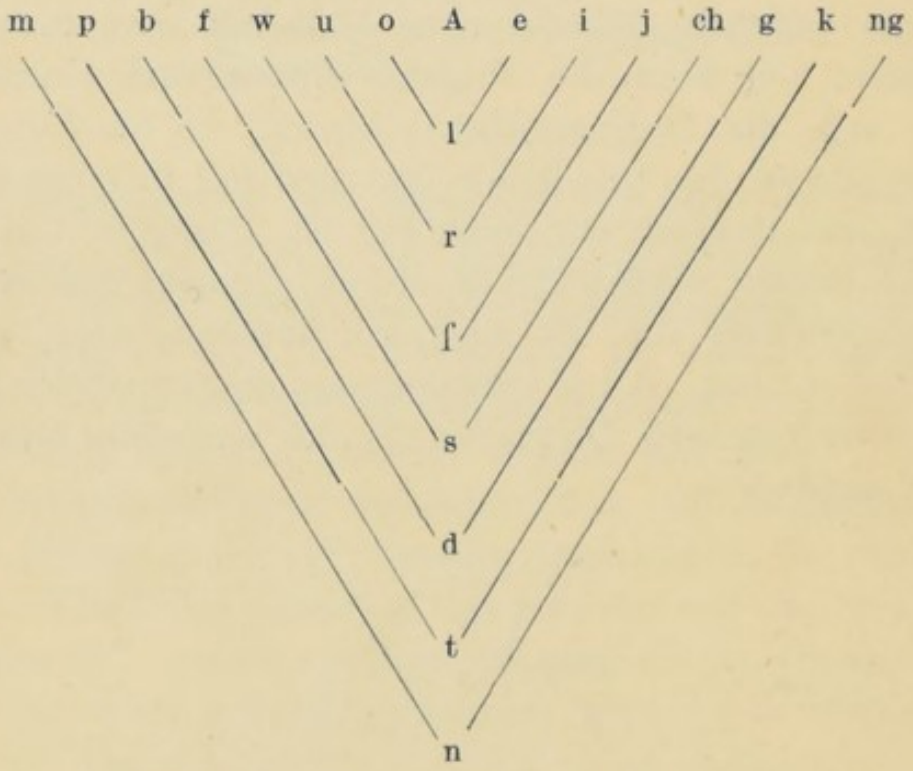


Aus dem Diagramm kann man die Übergänge der Vokale ineinander ablesen: Die linke Seite stellt die A E I-, die rechte die A O U-Reihe der Vokale dar. Bei der Aussprache der A E I-Reihe tritt von dem Grundvokal A an die Mundöffnung zurück und vergrößert sich, bei der Aussprache der A O U-Reihe tritt von A an die Mundöffnung vorwärts und verkleinert sich. Gleichzeitig verkleinert sich bei der A E I-Reihe durch Emporsteigen der Zunge der Mundkanal, bei der A O U-Reihe vergrößert er sich. Wird der

Mundkanal dadurch verändert, daß die Zunge von hinten her allmählich an den harten Gaumen geführt wird, und werden gleichzeitig die Mundwinkel mehr und mehr voneinander entfernt, so entstehen die Vokale der ganzen linken Seite, A Ä E I. Bei der A E I-Reihe entsteht der Purkinje'sche Kehlraum zwischen Kehlkopf, hinterer Rachenwand, Gaumensegel und Zungenwurzel, der diesen Vokalen ihren akustischen Charakter gibt.

Nicht alle Laute, welche in der Schrift durch zwei Vokalzeichen ausgedrückt werden, sind Diphthonge. Diese sind vielmehr physiologisch dadurch charakterisiert, daß man aus der Mundstellung für den einen Vokal schnell in die für den anderen übergeht, die Stimme während dieser Bewegung lauten läßt und den ersten der beiden vokalischen Bestandteile stärker akzentuiert. Die Vokale eignen sich nicht gleichmäßig gut für Diphthonge; die besten Diphthonge sind die, welche von einem vollen Vokal (A) zu einem weniger klangvollen (U, I) übergehen.

Um den Übergang der Vokale in die Konsonantenreihe verständlich zu machen, möge eine Übersicht über das Thausingsche natürliche Lautsystem gegeben werden, wenn demselben auch gewisse Fehler anhaften:



Man ersieht aus dieser Lautübersicht, daß an der Vokalgrenze des u der Konsonant w, an der Vokalgrenze des i der Konsonant j so entsteht, daß im ersten Falle zwischen Zunge und Gaumen, im zweiten zwischen den sich berührenden Lippen ein Geräusch, d. i. ein Konsonant, hörbar wird. Durch fortschreitende Verengerung des Lippensaumes entsteht die w f b p m-Reihe, durch fortschreitende Verengerung des Raumes zwischen Zunge und Gaumen die j ch g k ng-Reihe und schließlich durch verschiedene Hebung der Zungenspitze die A l r ſ s d t n-Reihe.

Übersichtstabelle der Konsonanten.

Artikulationsstelle		Dauergeräusche oder Reibelaute			Verschluss oder Explosivlaut	Semivocales oder Liquidae				
						1. Glatte Halbvokale				2. Remittierende Halbvokale oder R-Laute
						a) Nasallaute oder Resonanten	b) L-Laute			
I. Oberlippe mit Unterlippe und obere Zahnreihe	mit Stimme	w			b	m	—			Lippen-r
	ohne Stimme	f			p	—	—			—
II. Zungenspitze mit Alveolarfortsatz der Schneidezähne	mit Stimme	s	j franz.	th engl.	d	n	l Dtsch.	l engl.	l poln.	Zungen-r (dramat. r)
	ohne Stimme	s	sch	th engl.	t	—	—			—
III. Zungenrücken mit Gaumen	mit Stimme	j			g	ng	λ russisch			Uvulares oder Gaumen-r
	ohne Stimme	vorderes ch hinteres ch			k	—	—			

K o n s o n a n t e n: Während bei den Vokalen das Ansatzrohr Schall modifizierend wirkt, ist es bei den Konsonanten als Schall bildend tätig. Es wird irgendwo im Ansatzrohr vom Kehlkopf einschließlich bis zu den Lippen an der sogenannten Artikulationsstelle entweder eine Enge gebildet, in welcher der Luftstrom ein selbständiges, vom Tone der Stimme unabhängiges Geräusch hervorbringt, d. s. die Dauergeräusche oder Reibelaute, oder es wird irgendwo im Ansatzrohr ein Verschluß hergestellt und dann gesprengt, d. s. die Verschluß- oder Explosivlaute. Hierzu kommen noch als dritte Gruppe die Semivokales (Liquidae), welche insofern zu den Vokalen gehören, als sie geräuschlose Klänge mit einem oder mehreren festen Formanten sind; doch haben sie nicht den entschieden musikalischen Charakter der Vokale; sie werden daher Halbvokale genannt. Sie zerfallen wieder in glatte und in remittierende Halbvokale.

11. Spezielle Physiologie des Nervensystems.

A. Die Bestandteile des Nervensystems.

In der aufsteigenden Tierreihe finden sich Zellen, die als Nervenzellen anzusprechen sind, zuerst bei den Hydroidpolypen. Sie sind jedoch hier zu diffus verteilt, um ihre Bedeutung durch das Experiment prüfen zu können. Schon bei den Medusen bildet jedoch ein Teil des Nervensystems an der Stelle des Schirmrandes, wo das Velum entspringt, einen doppelten Ring, so daß man hier zuerst in einem gewissen Sinne von einem Nervensystem sprechen kann. Auch bei den Echinodermen findet sich ein aus Nervenfasern und Nervenzellen bestehender Ring, der in der Körperhöhle um den Anfangsdarm herum gelegen ist und von dem aus Nerven bei den Asteroiden in die Arme, bei den Echiniden und Holothurien zum anderen Pol verlaufen.

Bei den Würmern, den Anneliden und Hirudinen wird das Nervensystem dargestellt durch das Bauchmark einerseits und das Oberschlundganglion andererseits. Bei den Arthropoden zeigt sich der gleiche Bauplan. Bei den Mollusken unterscheidet man ein Cerebral-, Pedal- und Visceralganglion. Die Tunikaten haben ein einziges großes Ganglion.

Bei den Wirbeltieren unterscheiden wir das cerebrospinale Nervensystem und das sympathische (autonome) Nervensystem. Das cerebrospinale Nervensystem besteht aus Gehirn und Rückenmark und ist von den knöchernen Wänden der Schädel- und Rückgratshöhle umschlossen, das sympathische liegt in einzelnen Knoten, den sogenannten Ganglien, verteilt oder, sich zu Netzen ausbreitend, mitten zwischen und in den Organen, die es versorgt.

I. Die Nervenfasern.

Das Nervensystem empfängt Erregungen von der Körperperipherie, setzt sie um und leitet sie wieder zur Peripherie zurück. Die Peripherie wird durch die Nerven mit den zentralen Teilen des Nervensystems verbunden. Die Funktion der Nerven ist gebunden an die sie zusammensetzenden Nervenfasern. Derjenige Bestandteil, der allen Nervenfasern ohne Unterschied zukommt und der daher für ihre Funktion als allein unum-

gänglich anzusehen ist, ist der Achsenzylinder, der im Jahre 1837 von Remak entdeckt wurde. Die Funktion der Markscheide ist nicht sicher bekannt; daß sie für die Leitung im Nerven nicht in Betracht kommt, geht daraus hervor, daß sie an den Ranvierschen Schnürringen unterbrochen ist und auch vor der Endigung des Achsenzylinders in der Peripherie schon aufhört. Auch die Schwannsche Scheide, das Neurilemm, hat mit der Leitung der Erregung nichts zu tun.

Der Achsenzylinder besteht aus den Achsenfibrillen, welche das eigentlich leitende Element des Achsenzylinders darstellen, und einer plasmatischen Substanz, in welche die Achsenfibrillen eingebettet sind.

Während die peripherischen Nerven das zentrale Nervensystem mit der Peripherie des Körpers in Verbindung halten, stellen die Leitungsbahnen die Wege dar, welche verschiedene Teile des Zentralnervensystems in mannigfacher Weise untereinander verbinden. Auch ihr wesentlicher Bestandteil ist der Achsenzylinder und in ihm die Achsenfibrillen. Eine Schwannsche Scheide kommt bei den Leitungsbahnen nicht vor, dagegen besitzen sie meist eine Markscheide.

Die Markscheide gibt den Leitungsbahnen auf dem Durchschnitt ein weißes Aussehen, so daß man im Zentralnervensystem eine weiße Substanz von einer grauen Substanz unterscheidet. Die weiße Substanz dient hauptsächlich der Leitung, während die graue Substanz die eigentlich spezifische zentrale Nervensubstanz umschließt. Der wesentlichste Bestandteil der grauen Substanz sind die Nerven- oder Ganglienzellen (Ehrenberg 1833). Die Ganglienzellen sind von sehr verschiedener Größe, besitzen einen großen Kern und zeichnen sich aus durch ihre Fortsätze, deren jede Ganglienzelle mindestens zwei hat. Die Spinalganglienzellen der Wirbeltiere sind nur scheinbar unipolar, weil der Fortsatz sich bald t-förmig teilt.

II. Die Nervenzelle.

Man unterscheidet bei jeder Ganglienzelle einen Achsenzylinderfortsatz und Protoplasmafortsätze (Deiters). Der Achsenzylinderfortsatz setzt sich fort in den Achsenzylinder, sei es einer peripherischen Nervenfaser oder einer Faser einer zentralen Leitungsbahn. Jeder Achsenzy-

linder entspringt beim Wirbeltier aus einer Ganglienzelle, und man kann die Achsenzylinderfibrillen aus dem Innern der Zelle in den Achsenzylinderfortsatz und von da weiter in den eigentlichen Achsenzylinder kontinuierlich übergehen sehen.

Die Neuronenlehre nimmt an, daß eine jede Ganglienzelle mit den Protoplasmafortsätzen einerseits und dem ganzen Achsenzylinder andererseits eine zellulare Einheit bildet.

Wenn z. B. aus einer Vorderhornzelle des Rückenmarks eine Faser entspringt, welche kontinuierlich bis zur Spitze der großen Zehe verläuft, so würde das Neuron in diesem Falle gebildet sein durch die Vorderhornzelle im Rückenmark, durch die ganze, mehr als meterlange Nervenfaser bis zu ihrer Endigung im Muskel und durch die Protoplasmafortsätze der Vorderhornzelle im Rückenmark selbst. Nach der Neuronenlehre würde die Überleitung von einem Neuron auf das andere nicht durch Kontinuität, sondern nur durch Kontiguität der in sich geschlossenen Neurone stattfinden. Die Neuronenlehre (Forel, His, Waldeyer) beruht zum wesentlichen Teil auf den mit der Golgischen Methode erhaltenen Bildern.

Die Neuronenlehre wird bekämpft durch diejenigen (Apathy, Bethe), welche annehmen, daß eine Kontinuität der Nervenfibrillen durch mehrere Zellen hindurch statthat; das ist allerdings nur für die Wirbellosen bewiesen. Bei den Wirbeltieren unterscheiden wir außer den Achsenzylinderfibrillen noch die Dendritenfibrillen, welche die Ganglienzelle in mannigfacher Richtung durchziehen, die wir aber über die Ganglienzelle hinaus bisher nicht verfolgen können.

Die Ganglienzelle hat für den aus ihr hervorgehenden Achsenzylinder die Bedeutung eines trophischen Zentrums. Der von der Ganglienzelle abgetrennte Achsenzylinder geht zugrunde, und zwar mitsamt seiner Markscheide, (zentrifugale oder Wallersche Degeneration). Diese Degeneration, welche sich mit Hilfe besonderer Methoden (Marchi, Weigert) darstellen läßt, bietet zugleich die Möglichkeit, einzelne Faserzüge in ihrem Verlauf durch das zentrale Nervensystem genauer zu verfolgen, als das durch Betrachtung normaler Präparate möglich ist. Die Spinalganglien bilden das trophische Zentrum sowohl für die hinteren Wurzeln, als für die sensiblen Nervenfasern. Für die motorischen Nervenfasern liegt das trophische Zentrum in den Vorderhornzellen. Durchschneidet man also eine hintere Wurzel,

so geht der dem Rückenmark zu abgetrennte Teil zugrunde, der mit dem Spinalganglion in Verbindung gelassene bleibt erhalten. Durchschneidet man den sensiblen Nerv peripher vom Spinalganglion, so geht das periphere Stück bis zur Endigung in der Haut zugrunde. Das zentrale, mit dem Spinalganglion noch verbundene bleibt intakt (ebenso natürlich auch die hintere Wurzel). Durchschneidet man eine Vorderwurzel, so bleibt immer das zentrale, mit dem Rückenmark noch in Verbindung stehende Stück erhalten, das peripherische geht wiederum zugrunde. Von der Wallerschen zentrifugalen Degeneration ist zu unterscheiden eine, aber nicht regelmäßig zu beobachtende und anders geartete retrograde Degeneration.

Der peripherische Nerv kann sich nach seiner Durchschneidung und seiner Degeneration wieder regenerieren. Eine einfache Verwachsung der beiden Schnittstellen (prima reunio nervorum) aber ist nicht anzunehmen. Die zentrale Leitungsbahn regeneriert sich beim Säugetier nie, ebenso wenig zugrunde gegangene Ganglienzellen.

Ein wesentlicher Bestandteil der Ganglienzelle sind die Nissl schen Schollen, welche durch Behandlung mit Basischen Anilinfarben zwischen den Zellfibrillen dargestellt werden können. Diese „Nissl-Struktur" wird verändert, die Schollen zerfallen, wenn der zugehörige Achsenzylinder durchschnitten wird, so daß also auch eine umgekehrte Beziehung, wie zwischen Zelle und Achsenzylinder, zwischen Achsenzylinder und Zelle besteht. Wird die Durchschneidung des Achsenzylinders in sehr früher Jugend vorgenommen, so kommt die Zelle überhaupt nicht zur vollen Entwicklung (Gudden).

III. Die Neuroglia

stellt ein spezifisches Stützgewebe des Nervensystems dar. Sie besteht aus mannigfach geformten Zellen und Fasern. Trotzdem sie wie die echte Nervensubstanz aus dem Ektoderm, und zwar aus gemeinsamen Bildungszellen, hervorgeht, hat sie keine nervöse Funktion. Sie wuchert überall da, wo Nervengewebe zugrunde geht.

B. Der Reflex.

Die einfachste Verrichtung des Zentral-Nervensystems ist der Reflex. Er ist eine zwangsmäßig, gleichsam maschinenmäßig eintretende Reaktion auf einen Reiz, welche von der Peripherie durch das zentrale Nervensystem wiederum zur Peripherie geleitet wird.

Der Begriff des Reflexes ist von Descartes aus der Erfahrung abgeleitet worden, daß bei Annäherung eines Gegenstandes an das Auge Lidschluß eintritt ohne Zutun des Willens und sogar mit einem dem Willen überlegenen Zwange, dabei kann der reflexauslösende Reiz auch zum Bewußtsein kommen, tut es jedoch häufig nicht. Fast alle Reflexe bleiben auch im Schlaf erhalten.

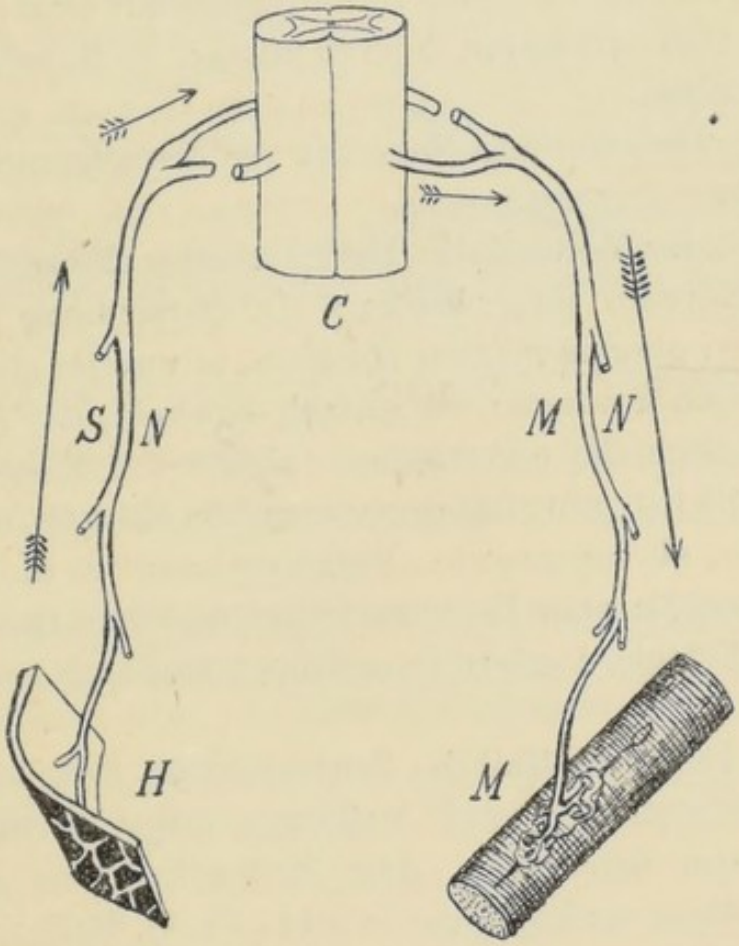


Fig. 50. Schema des Hautreflexes beim Frosch. H = Haut, SN = sensibler Nerv, C = Centralorgan, MN = motorischer Nerv, M = Muskel. Das Bellsche Gesetz ist angedeutet, indem links die vordere, rechts die hintere Wurzel des Nerven durchtrennt dargestellt ist.

Zur Vermittlung eines Reflexes dient der Reflexbogen, welcher besteht aus

1. dem reizaufnehmenden (rezeptorischen) Organ,
2. dem afferenten, den Reiz dem Zentralorgan zuführenden Nerv,
3. dem zentralen Reflexapparat selbst,
4. dem abführenden (efferenten) Nerv,
5. dem reagierenden (effektorischen) Organ.

Ad 1. Als reizaufnehmender Apparat kann jede sensible oder sensorische Fläche des Körpers dienen.

Die Erregung des rezeptorischen Organs kann durch adäquate oder inadäquate Reize geschehen. Für die Retina wäre das Licht der adäquate Reiz, eine mechanische Erschütterung ein inadäquater. Die adäquate Reizung ist immer wirksamer.

Ad 2. Der afferente Nerv hat den Reiz nur zu leiten. Im Experiment können wir das reizaufnehmende Organ ausschalten, indem wir den afferenten Nerven direkt, z. B. mit elektrischen Strömen, reizen.

Ad 4. Der efferente Nerv hat wie der afferente nur die Bedeutung eines Leitungsweges.

Ad 5. Als effektorische Organe können alle arbeitsleistenden Teile des Körpers tätig werden. In erster Linie sind das die willkürlichen quergestreiften Muskeln, in zweiter die Organe des sympathischen Systems: die glatten Muskeln, das Herz und die Drüsen, endlich die elektrischen Organe der Zitterfische. Die reflektorische Erregung des quergestreiften Muskels, auch wenn sie noch so kurz, als sogenannte „Reflexzuckung" in die Erscheinung tritt, ist niemals eine Einzelzuckung im Sinne der allgemeinen Muskelphysiologie, sondern immer ein, wenn auch noch so kurzer, Tetanus.

Ad 3. Derjenige Teil des Zentralorgans, in welchem sich die zentrale Reflexleitung und Auslösung abspielt, wird auch als Reflexzentrum bezeichnet. Der Reflex kann im Zentralorgan sehr weite Wege zurücklegen; so gibt es z. B. Reflexe, welche die Großhirnrinde passieren. Indessen sind die Hauptstätten der Reflexe das Rückenmark und der Hirnstamm.

Bellsches Gesetz.

Die Grundtatsache der Lehre vom Reflex wird durch das Bellsche Gesetz bezeichnet, welches besagt, daß die Wege der zentripetalen und die der zentrifugalen Reflexleitung niemals durch die gleichen Nervenfasern dargestellt werden. Bell zeigte vielmehr, daß dem Rückenmark alle sensiblen (afferenten) Erregungen durch die hinteren Wurzeln zugeleitet werden und daß alle effektorischen (efferenten) Erregungen das Rückenmark durch die vorderen Wurzeln verlassen. Werden also bei einem Frosch auf der einen Seite alle hinteren, auf der anderen Seite alle vorderen Wurzeln für

die hinteren Extremitäten durchschnitten, so ist das Bein der Seite, deren hintere Wurzeln beschnitten sind, zwar bewegungsfähig, aber empfindungslos. Das Bein der anderen Seite ist gelähmt, aber ist sensibel geblieben.

Eine scheinbare Ausnahme von dem Bellschen Gesetz bildet die rückläufige Sensibilität von Magendie. Reizt man nämlich die undurchschnittenen vorderen Wurzeln, so gibt das Tier doch Schmerzäußerungen von sich. Es wird dies dadurch bedingt, daß sensible Fasern von den Häuten des Rückenmarks durch die vorderen Wurzeln zu den hinteren verlaufen. Demgemäß ist der zentrale Stumpf einer vorderen Wurzel nicht mehr sensibel.

Eine wirkliche Ausnahme vom Bellschen Gesetz sind gefäßerweiternde Fasern, welche durch die hinteren Wurzeln verlaufen, und beim Frosch vielleicht auch motorische Fasern für einige Eingeweide.

Eigenschaften des Reflexvorganges.

Der eigentliche zentrale Apparat des Reflexes hat Eigenschaften, welche von denen der peripherischen Nervenfasern abweichen:

1. Er besitzt zunächst nicht das doppelsinnige Leitungsvermögen der peripherischen Nervenfasern, vielmehr ist durch Versuche mit dem Galvanometer festgestellt, daß nur die Erregung der sensibeln (hinteren) Nervenwurzeln (wie das ja bei jedem Reflexvorgang geschieht) auf die vorderen Wurzeln übergeht, nicht aber die Erregung der vorderen Wurzeln auf die hinteren Wurzeln.

2. Reflexzeit. Weiter ist die Reaktionszeit des zentralen Reflexapparates, „die Reflexzeit", selbst im günstigsten Fall um ein Vielfaches größer, als man sie nach der Länge des Weges und der Fortpflanzungsgeschwindigkeit in der peripherischen Nervenfaser berechnen müßte. Der Blinzelreflex hat eine Minimalzeit von 0,04 Sekunden, und besonders klein ist die Reflexzeit der Sehnenreflexe (0,01 Sek.). Als reduzierte Reflexzeit bezeichnet man die Zeit, welche nach Abzug der auf den peripherischen Weg berechneten Leitungszeit übrig bleibt, die also auf den zentralen Vorgang allein entfällt. Diese Reflexzeit ist (wiederum abweichend von dem Verhalten der peripherischen Nervenfasern) sehr abhängig von der Stärke des angewandten Reizes. Bei schwachen Reizen tritt der Reizerfolg um das Vielfache später ein als bei starken. Man kann das feststellen, indem man die Beine eines enthirnten Frosches, des sogenannten „Reflexfrosches", in verschieden konzentrierte Säure-

lösungen taucht und mit dem Metronom die Zeit bis zum reflektorischen Herausziehen des Beines aus der Säurelösung mißt.

3. Summation. Der zentrale Reflexapparat besitzt ferner die Fähigkeit der Summation, derart, daß ~~als~~ einzelne ganz unwirksame schwache Reize wirksam werden, wenn man sie häufiger wiederholt.

4. Als Bahnung bezeichnet man die Erleichterung der Reflexauslösung durch einen zweiten, an anderer Stelle angebrachten Reiz.

5. Der Bahnung gegenüber steht die Hemmung, die sich darin äußert, daß ein zweiter Reiz das Zustandekommen eines Reflexes verzögert oder hindert, als Reflexhemmung sind besonders wirksam sehr starke schmerzhafte Reize, so z. B. zieht der Frosch das in die Essigsäurelösung getauchte Bein sehr viel später oder gar nicht heraus, wenn man zu gleicher Zeit ein anderes Bein stark kneift. Auch vom Gehirn aus können die Reflexe, wie z. B. der Nerven gehemmt werden. Besondere Reflexhemmungszentren werden in den Lobi optici des Frosches angenommen.

6. Der Erfolg eines Reflexreizes hängt ferner ab von der Reflexerregbarkeit des zentralen Reflexapparates.

Die Zentralorgane sind sehr empfindlich gegen Störungen der Blutversorgung, wenigstens beim Wirbeltier. Wir kennen ferner Substanzen, welche, in den Blutkreislauf eingeführt, die Reflexerregbarkeit in spezifischer Weise erhöhen oder herabsetzen. Von den ersteren ist das wichtigste das Strychnin, welches erstens die Reflexerregbarkeit so erhöht, daß schon bei den geringsten Reizen Reflexe auftreten, und welches zweitens die Reflexe ungeordnet macht, so daß sie sich auf den ganzen Körper ausdehnen (Reflexkrämpfe). Herabgesetzt wird die Reflexerregbarkeit, wie übrigens auch die Erregbarkeit der anderen grauen Massen des Nervensystems durch die Narcotica, Chloroform, Äther u. s. w.

C. Das Rückenmark.

Bau des Rückenmarks. Das Rückenmark stellt einen zylindrischen langen Strang vor, der nach oben in die Medulla oblongata übergeht, nach unten beim Menschen schon in der Höhe des ersten Lendenwirbels sein Ende findet. Die Cauda equina besteht nur noch aus Nervenfasern. Vom Rückenmark aus entspringen beim Menschen 8 Cervikal-, 12 Dorsal-, 5 Lumbal-, 5 Sakral- und eine Coccygealwurzel. Entsprechend den Ursprungsbezirken dieser Wurzeln wird das Rückenmark selbst in eine gleiche Anzahl ebenso benannter Segmente zerlegt.

Dort, wo die Plexus für die Extremitäten entspringen, zeigt das Rückenmark Anschwellungen, die Halsanschwellung für die obere, die Lendenanschwellung für die untere Extremität. In der Medianlinie schneidet von vorn die Fissura longitudinalis anterior, von hinten die Fissura longitudinalis posterior ein. Jederseits zeigt sich ferner, entsprechend dem Austritt der vorderen und der hinteren Wurzeln, eine sichtbare Furche, der Sulcus lateralis anterior und posterior.

Auf dem Querschnitt zeigt sich das Rückenmark bestehend aus einer zentralen grauen Substanz und einer peripherischen weißen. Die graue Substanz hat im allgemeinen die Form eines H. Wir unterscheiden an ihr jederseits das Vorderhorn, eine Zentralzone, und das Hinterhorn. Die Hinterhörner erreichen die Peripherie des Rückenmarks, die Vorderhörner nicht; im Halsmark kommt es noch zur Ausbildung von Seitenhörnern.

Der wesentliche Bestandteil der Vorderhörner sind die großen motorischen Vorderhornzellen, aus welchen die vorderen Wurzeln hervorgehen.

In die Hinterhörner münden die hinteren Wurzeln ein. Die Hauptmasse der Hinterhörner bilden kleine (sensible) Nervenzellen, um welche die sensiblen Wurzelfasern enden.

Eine besonders ausgezeichnete Zellgruppe sind ferner im Halsmark die Clarkeschen Säulen, etwas dorsomedial vom Zentralkanal, ferner finden sich in der grauen Substanz noch Zellen, welche ihre Achsenzylinder in die weißen Stränge entsenden (Strangzellen) oder in die Kommissuren (Kommissurenzellen). Die vordere Kommissur (Commissura alba) ist eine recht mächtige.

Die weiße Substanz wird topographisch in einen Vorderstrang, einen Seitenstrang und einen Hinterstrang eingestellt.

Reflextätigkeit des Rückenmarks.

Der Weg des Reflexes geht also im Rückenmark durch die hintere Wurzel und das Hinterhorn zum Vorderhorn und von da in die vordere Wurzel. Nach einigen gibt die hintere Wurzel Seitenäste, die sogenannten Reflexkollateralen, zum Vorderhorn ab.

Die Reflexe, die im Rückenmark vermittelt werden, werden ausgelöst, entweder von der Haut oder von den sensiblen Fasern der Muskeln und Sehnen. Die letzteren bezeichnet man daher als Sehnenreflexe. Der wichtigste von diesen ist der Patellarreflex, d. i. eine Zuckung des Quadriceps, welcher auf einen Schlag gegen die Patellarsehne erfolgt. Er fehlt bei der Rückenmarksschwindsucht (Tabes).

Die Hautreflexe, welche durch das Rückenmark vermittelt werden, sind bei niederen Tieren lebhafter als beim Menschen.

Für die Ausbreitung der Reflexe bei Reizung eines Punktes der Körperoberfläche hat Pflüger folgende, im übrigen keineswegs allgemein gültige Regeln aufgestellt.

1. Treten bei schwachen sensiblen Reizen nur einseitige Reflexbewegungen auf, so geschieht die Bewegung auf der Seite der Reizung.

2. Erstreckt sich bei stärkeren Reizen die Bewegung auch auf die andere Seite, so treten dort nur dieselben Muskeln in Tätigkeit, die auf der gereizten Seite schon tätig sind.

3. Sind die Bewegungen verschieden stark, so finden die stärkeren Bewegungen auf der gereizten Seite statt.

4. Die Erregung schreitet in der Richtung nach dem verlängerten Mark zu fort.

Außer den Reflexen auf die Körpermuskulatur vermittelt das Rückenmark noch Reflexe auf die Gefäße, die Hautdrüsen, die Blase, auf den Darm und auf die Geschlechtsorgane. Sowohl die Blasenentleerung, wie die Kotentleerung, wie Erektion und Ejakulation können reflektorisch durch das Rückenmark vermittelt werden. Ihre Zentren befinden sich beim Hund im Lendenmark.

Die Reflexleistungen, die bei niederen Tieren, z. B. beim Frosch vom Rückenmark aus ausgelöst werden, sind außerordentlich verwickelte und manchmal so zweckmäßig dem Reiz angepaßt, daß sie auf einige den Eindruck psychischer Leistungen gemacht haben. Diese haben dann eine Rückenmarksseele angenommen, eine Annahme, die heute aufgegeben ist.

Zu den Reflexleistungen des Rückenmarks gehört auch der Muskeltonus. Früher nahm man an, daß die Skelettmuskeln durch beständige Erregungen vom Zentralnervensystem in einer

schwachen dauernden Kontraktion erhalten werden. Dieser Muskeltonus ist indessen nicht automatisch, vielmehr wird er reflektorisch unterhalten, denn er wird durch Durchschneidung der sensiblen (hinteren) Wurzeln aufgehoben (Donders). Hängt man einen enthirnten Frosch, den man auf der einen Seite die hinteren Wurzeln durchschnitten hat, vertikal auf, so zeigen die Muskeln dieser Seite keinen Tonus mehr, sie sind vollkommen schlaff, genau so, wie wenn auch die motorischen Wurzeln durchschnitten wären.

Reizbarkeit des Rückenmarks.

Außer auf reflektorischem Wege ist das Rückenmark auch direkt reizbar, u. z. sowohl die graue, wie die weiße Substanz. So kann man es freigelegt durch elektrische Ströme reizen, oder es kann auch mechanisch gereizt werden, was beim Menschen z. B. durch den Druck von Geschwülsten zustande kommen kann. Die Folge dieser direkten Reizung sind im wesentlichen Bewegungserscheinungen an den Gliedern.

Die motorischen Vorderhornzellen im Rückenmark sind nicht nur das trophische Zentrum für die in ihnen entspringenden Nervenfasern, sondern auch für die von diesen innervierten quergestreiften Muskeln. Wenn also die Vorderhornzellen des Rückenmarks zugrunde gehen, so tritt eine Atrophie, eine Abmagerung, oder in den schwersten Fällen ein völliges Verschwinden der entsprechenden Körpermuskulatur auf. Auch trophische Funktionen des Rückenmarks für die Haut sind behauptet worden, weil sich bei Erkrankungen des Rückenmarks leicht Geschwüre der Haut und dergleichen bilden. Dies ist indessen noch strittig.

Die graue Substanz des Rückenmarks ist, wie schon bei der Besprechung der Reflexe bemerkt, gegen Störungen der Blutzufuhr sehr empfindlich; komprimiert man die Bauchaorta unterhalb der Nierenarterien, so werden sehr bald die hinteren Extremitäten gelähmt, und die Zentren für Blase und Mastdarm erlahmen. (Stensonscher Versuch.)

Die Leitungsbahnen des Rückenmarks.

In der weißen Substanz des Rückenmarks verlaufen die Leitungsbahnen. Dieselben zerfallen in solche, welche verschiedene Höhen des Rückenmarks untereinander verbinden, und solche, welche das Rückenmark mit den höheren Teilen des Zentralnervensystems in Verbindung

setzen, und zwar entweder auf zentripetalem oder auf zentrifugalem Wege. Das Wichtigste über diese Leitungsbahnen ist folgendes:

a) **Zentripetale Bahnen** stellen die mittelbare Fortsetzung der hinteren Wurzeln dar.

Die hinteren Wurzeln zerfallen systematisch in drei Teile:

1. Der erste endigt zum Teil eine Strecke auf- oder absteigend im Hinterhorn, und von da aus besteht eine kurze Verbindung zum Vorderhorn für die Vermittlung des Reflexes. Die Fasern der hinteren Wurzeln teilen sich, und die einzelnen Äste, die „Collateralen" können das Rückenmark auf mehr oder weniger lange Strecken auf- oder absteigend durchlaufen, so daß damit ein Substrat für die Ausbreitung der Reflexe gegeben ist.

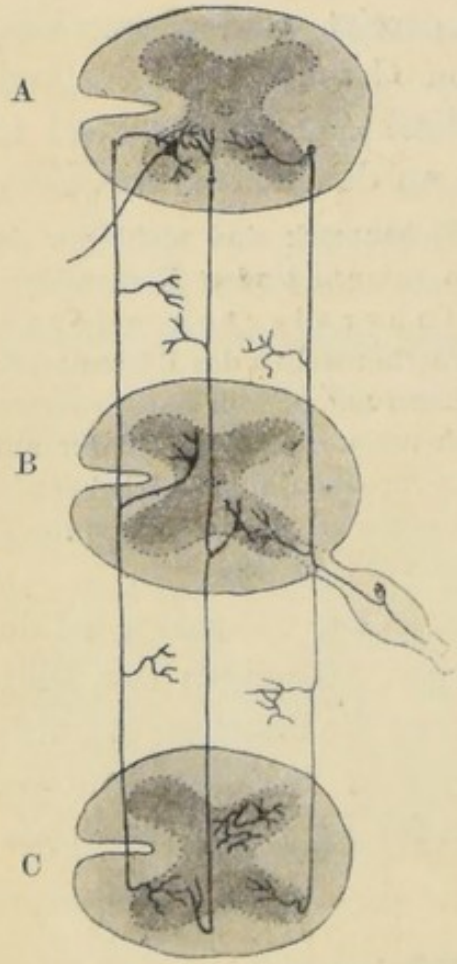


Fig. 51. Schema der Ausbreitungsbahnen für Reflexreizung. Rückenmark von der linken Seite gesehen. In den Querschnitt B tritt eine sensible Nervenfaser durch die hintere Wurzel ein, und teilt sich in einen auf- und absteigenden Ast, von dem Collateralen ausgehen. In der Clarkeschen Säule liegt in B eine Schaltzelle (Golgische Zelle) die mit zur Collateralen in Verbindung steht, und ihrerseits die Erregung an Vorderhornzellen in A und C vermittelt. Ebenso sind auch die Vorderhornzellen durch eine Zwischenbahn verbunden.

2. Ein Teil der hinteren Wurzeln verläuft mittelbar in die Hinterstränge, den Gollschen und den Burdachschen Strang und geht, ohne Zwischenstationen, bis zu den entsprechenden Hinterstrangskernen in der Medulla oblongata.

3. Ein Teil der hinteren Wurzelfasern endigt um die

Clarkeschen Säulen, von hier entspringt die Kleinhirnseitenstrangbahn zum Kleinhirn an der Peripherie des Hinterseitenstranges.

4. Ferner entspringt aus der grauen Substanz, vielleicht aus den Hinterhörnern, noch ein System, welches — im Gegensatz zu den bisher genannten — im Rückenmark selbst, wahrscheinlich in der vorderen Kommissur, kreuzt und welches nach der Kreuzung im vorderen Teil des Seitenstrangs in der Gegend des sogenannten Gowerschen Bündels zur Medulla oblongata aufsteigt.

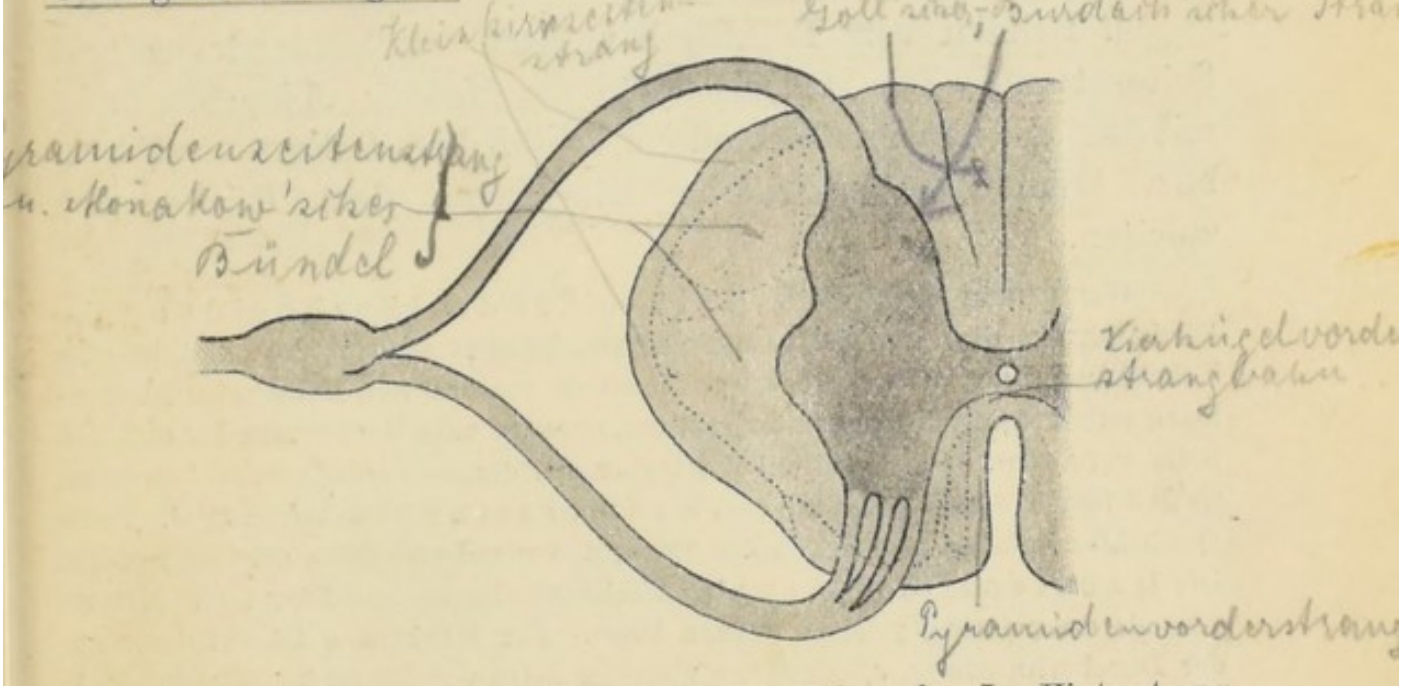


Fig. 52. Schematischer Querschnitt durch das Halsmark. Im Hinterstrang Gollscher und Burdachscher Strang. Im Seitenstrang hinten Pyramidenseitenstrang und Monakow'sches Bündel, längs der Außenfläche Kleinhirnseitenstrang. Im Vorderstrang längs des Sulcus Pyramidenvorderstrangbahn, in der Mitte Vierhügelvorderstrangbahn, an der ventralen Fläche Bahnen vom Deitersschen Kern.

b) Zentrifugale Bahnen stellen die Wege dar, auf denen die höheren Gehirnteile auf die motorischen Apparate des Rückenmarks wirken und so die Bewegung der Glieder vermitteln.

1. Die Pyramidenbahn kommt vom Großhirn. Nach ihrer Kreuzung an der Grenze zwischen Medulla oblongata und Rückenmark teilt sie sich beim Menschen in den gekreuzten Pyramidenstrang und den ungekreuzten Pyramidenvorderstrang, der letztere fehlt beim Tier. Gekreuzt heißt der Pyramidenstrang

nur mit Bezug auf die Großhirnseite, von der er entspringt, im Rückenmark selbst beeinflußt er diejenige Seite, auf der er verläuft.

2. Das Monakowsche Bündel verläuft etwas lateral von der Pyramidenbahn gleichfalls im Hinterseitenstrang. Es entspringt im roten Kern der Haube und kreuzt in der Forelschen Haubenkreuzung, also wie die Pyramiden vor Eintritt in das Rückenmark. Es spielt besonders bei Tieren eine große Rolle und steht indirekt mit dem Großhirn in Verbindung.

3. Bahnen von den Vierhügeln im Vorderstrang.

4. Bahnen vom Deitersschen Kern im Vorderstrang und Seitenstrang. Der Deiterssche in der Medulla oblongata steht mit dem Kleinhirn in Verbindung, so daß diese Bahnen von Kleinhirn kommende motorische Erregungen dem Rückenmark zuleiten.

Wenn man durch eine Halbseitendurchschneidung des Rückenmarks die eine Hälfte der Leitungsbahnen zerstört, so entsteht eine Lähmung auf der Seite des Schnittes, weil die motorischen Bahnen im Rückenmark selbst sämtlich nicht mehr kreuzen, sondern zum Vorderhorn der gleichen Seite verlaufen. Die Sensibilität ist aber auf der gekreuzten Seite betroffen, so daß hier Temperatur und Schmerzsinn aufgehoben sind. Diese Qualitäten müssen also durch den unter a, 4 genannten Weg geleitet werden. Die Hautsensibilität ist bei Halbseitendurchschneidung nicht gestört, weil sie doppelseitig geleitet werden kann. Der Muskelsinn ist auf der Seite der Durchschneidung, also auf der gleichen Seite wie die Motilität selbst, vernichtet.

D. Das Gehirn.

Das Rückenmark setzt sich kopfwärts in das Gehirn fort, welches bei den einzelnen Spezies der Wirbeltiere eine sehr verschiedene Ausbildung erreicht. So ist es eine Streitfrage, ob man bei dem Lanzettfischchen (Amphioxus lanceolatus) von einem Gehirn überhaupt sprechen kann.

Einteilung des Gehirns.

Im allgemeinen unterscheiden wir bei den Wirbeltieren den Hirnstamm, dem das Kleinhirn aufliegt, und das Großhirn. Der eigentliche Hirnstamm zerfällt vom Rückenmark an kopfwärts in das verlängerte Mark, die Brücke, die Vierhügelgegend und den Sehhügel. Verlängertes Mark und Brücke entsprechen dem Nach-

hirn, die Vierhügelgegend entspricht dem Mittelhirn, der Sehhügel bildet im wesentlichen das Zwischenhirn[1]).

I. Hirnstamm.

a) Hirnnerven.

Der Hirnstamm ist der Ursprungsort der Hirnnerven. Während ein jeder Rückenmarksnerv aus einer vorderen und einer hinteren Wurzel besteht und somit sowohl sensibel, als motorisch ist, sind die Hirnnerven z. B. nur motorisch, einige nur sensibel und andere gemischt. Sensibel sind der erste (Olfactorius), der zweite (Opticus), der achte (Acusticus); motorisch sind der dritte (Oculomotorius), vierte (Trochlearis), der siebente (Facialis), der elfte (Accessorius) und der zwölfte (Hypoglossus). Gemischt sind der fünfte (Trigeminus), sowie der neunte und zehnte (Vagus, Glossopharyngeus).

Wir betrachten die Hirnnerven in der umgekehrten Reihenfolge ihrer Nummer vom Rückenmark an aufwärts.

XII. Nervus hypoglossus.

Er entspringt aus einem Kern am Boden des vierten Ventrikels. Er versorgt die Zungenmuskulatur. Die einseitige Lähmung des Hypoglossus bewirkt eine Abweichung der herausgestreckten Zunge nach der Lähmungsseite, weil die einseitige Kontraktion des M. genioglossus die Zunge nach der entgegengesetzten Seite abbiegt.

---

[1]) Das Gehirn ist hervorgegangen aus der Anschwellung am vorderen Ende des Medullarrohres. Während sich aus diesem das Rückenmark bildet, gliedert sich jene Anschwellung in 3 Abschnitte, die 3 primären Hirnbläschen: Vorder-, Mittel- und Hinterhirnbläschen. Aus dem Vorderhirnbläschen wächst das sekundäre Vorderhirnbläschen heraus, das Hinterhirn teilt sich durch eine quere Einschnürung, so daß wir am Ende der 5. Woche nach der Befruchtung folgende 5 Hirnbläschen unterscheiden können, wobei in Klammern die daraus hervorgehenden Teile des reifen Gehirns beigefügt sind: 1. sekundäres Vorderhirnbläschen (= Vorderhirn = Hirnmantel mit Balken, Fornix, vordere Kommissur, Linsenkern, Schweifkern; 2. primäres Vorderhirnbläschen (= Zwischenhirn = Sehhügel mit Trichter, Sehnervenkreuzung und Corpp. mammillaria); 3. Mittelhirnbläschen (= Mittelhirn = Vierhügel und Großhirnschenkel); 4. sekundäres Hinterhirnbläschen (= Hinterhirn = Kleinhirn mit Armen und Brücke); 5. primäres Hinterhirnbläschen (= Nachhirn = Medulla oblongata).

XI. Accessorius.

Der Accessorius ist nur zu einem Teil ein Hirnnerv, da er zum anderen Teil noch aus dem Rückenmark, und zwar bis zum sechsten Cervikal-Segment hinab, entspringt. Er versorgt den M. trapezius und den M. sternocleidomastoideus.

IX. u. X. Nervus vagus und N. glossopharyngeus.

Man faßt diese beiden Nerven auch als N. vagoglossopharyngeus zusammen. Er zerfällt in einen motorischen und einen sensiblen Anteil. Der motorische Anteil entspringt aus zwei Kernen, dem dorsalen Vaguskern und dem Nucleus ambiguus. Der sensible Anteil geht in das Solitärbündel der Medulla oblongata über und endigt in dem Kern dieses Bündels. Zu diesem sensiblen Anteil ist auch noch der N. intermedius (Wrisbergii) zu rechnen. Der sensible Anteil des Vagus hat ein Ganglion, das einem Spinalganglion entspricht, nämlich das Ganglion jugulare an der Schädelbasis.

Der Vagus innerviert zentrifugal

I. die quergestreifte willkürliche Muskulatur des Kehlkopfes, für den er den N. laryngeus sup. zum M. cricothyroideus und den N. laryngeus inf. zu allen übrigen Kehlkopfmuskeln entsendet;

II. gibt der Vagus die hemmenden Fasern für das Herz ab;

III. führt er Fasern zur glatten Muskulatur der Bronchien, des Ösophagus, des Magens und des Dünndarms;

IV. führt er sekretorische Nerven für Magen und Pankreas; ferner Fasern für die Parotis durch den N. Jacobsonii und dessen Fortsetzung, den N. petrosus superficialis minor zum Ganglion oticum, von da als Rami parotidei des N. auriculotemporalis verlaufend; endlich für die Glandula submaxillaris und sublingualis auf dem Wege der Chorda tympani.

Sensible Nervenfasern fließen dem Vagus zu:

1. durch den R. auricularis von der Haut der unteren Fläche des Gehörganges und vom Trommelfell,

2. von der Schleimhaut des Schlundes, Ösophagus und Magens,

3. durch den N. depressor vom Anfangsteil der Aorta Steigt der Druck in der Aorta zu sehr, so wird durch den N. de-

pressor eine reflektorische Herabsetzung des Blutdrucks herbeigeführt,

4. Fasern vom Lungenparenchym. Sie werden bei der Innervation der Atmung besonders besprochen,

5. endlich ist der Glossopharyngeus der Hauptgeschmacksnerv. Seine Fasern verlaufen zum Teil durch die Chorda auf dem Wege des N. lingualis.

VIII. N. acusticus.

Er zerfällt in zwei Teile. Der erste ist der N. cochlearis, der eigentliche Hörnerv, der die akustischen Erregungen von der Schnecke aus leitet. Seine Fasern enden im Ganglion ventrale und im Tuberculum acusticum.

Sein zweiter Bestandteil ist der N. vestibularis, der vom Vestibulum entspringt, durch das Ganglion Scarpae verläuft und der im dorsalen dreieckigen Acusticuskern und in dem Grau der absteigenden (Rollerschen) Acusticuswurzel endet. Durch ihn werden die von den Bogengängen aus ausgelösten Erregungen geleitet.

Die weiteren Hörbahnen entspringen vom Tuberculum acusticum und dem ventralen Acusticus-Ganglion, sie gehen durch das Corpus trapezoides und die Striae acusticae zur oberen Olive, von da in die laterale Schleife, zum hinteren Vierhügel, vom hinteren Vierhügel entspringt der Arm des hinteren Vierhügels, der im Corpus geniculatum internum endet. Von hier aus führt die Hörstrahlung zum Schläfenlappen des Großhirns.

Der N. vestibularis steht vielleicht mit dem Kleinhirn in Verbindung.

VII. N. facialis.

Er entspringt aus dem Facialiskern in der Formatio reticularis. Er ist rein motorisch, versieht die Muskeln des Gesichts, „mimischer Nerv". Je mehr daher bei Tieren die Gesichtsmuskeln und der Gesichtsausdruck zurücktreten, um so dünner wird der Nerv; nur noch bei solchen, die einen Rüssel haben, ist er sehr stark.

Er enthält motorische Fasern für

1. das Gesicht „mimischer Nerv" (M. frontalis, corrugator supercilii, orbicularis oculi), Muskeln der Wange (darunter den

Buccinator), Levator alae nasi, die äußeren Ohrmuskeln, die Muskeln der Ober- und Unterlippe,

2. Platysma myoides, stylohyoideus, hinterer Bauch des digastricus,

3. M. stapedius,

4. M. levator palati mollis und azygos uvulae (durch den N. petrosus superficialis major vom Ganglion geniculi zum Ganglion sphenopalatinum, von da als N. palatinus post.) (zweifelhaft).

Ferner enthält der Facialis sekretorische Fasern für die Tränendrüse, sowie in der Chorda tympani, die in der Paukenhöhle vom Facialis abgeht und nach dem Austritt aus dem Schädel zum R. lingualis N. trigemini sich gesellt, für die Glandula submaxillaris und sublingualis; diese letzteren stammen aber vom N. glossopharyngeus.

Am Gesicht geht er vielfache Anastomosen mit dem Trigeminus ein und erhält dadurch sensible Fasern.

Durchschneidung oder Lähmung des Facialis in der Schädelhöhle bewirkt vollständige Lähmung der gleichseitigen Gesichtshälfte: die Stirn ist faltenlos, das Auge steht offen (Lagophthalmus), die Tränensekretion hört auf, das Nasenloch ist verengt und steht still, wenn vorher Nasenatmung vorhanden war (bei manchen Tieren, beim Menschen in der Dyspnoe s. S. 111), der Mundwinkel hängt herunter; diese Abweichungen treten noch deutlicher beim Lachen oder Weinen hervor. Ferner Schiefstellung des Gaumensegels mit Abweichung nach der gesunden Seite und Aufhören der Speichelsekretion. Letztere Ausfallserscheinungen treten nicht auf, wenn die Lähmung oder Durchschneidung erst nach dem Austritt des Facialis aus dem Schläfenbein statt hat, was diagnostisch wichtig ist.

Lähmung des Facialis ist beim Pferde eine schwere oder gar lebensgefährliche Verletzung, weil, wenn die Nasenflügel gelähmt sind, die Nüstern zusammenfallen und die Einatmung behindern.

VI. N. abducens.

Er entspringt etwa an der Grenze zwischen verlängertem Mark und Brücke in einem am Boden des vierten Ventrikels gelegenen Kern, um den herum der Facialis zieht. Er verläßt die Medulla oblongata medial vom Facialis. Er versorgt allein den M. rectus externus.

Seine Lähmung bedingt demnach ein Schielen des betroffenen Auges nach innen.

V. N. trigeminus.

Er zerfällt in die Portio minor, die den motorischen Anteil darstellt, und die Portio major, den sensiblen Anteil.

Die vordere motorische Wurzel entspringt

1. aus der Brücke in einem mächtigen, großzelligen Kern, und

2. stoßen zu ihr die Fasern der Radix mesencephalica. Letztere entspringt im Höhlengrau bis zum vorderen Vierhügel hinauf, aus eigentümlichen, großen, bläschenförmigen Zellen. Die Portio minor versorgt die Kaumuskeln (Masseter, Temporalis, Pterygoideus ext. und int.), den Mylohyoideus, vorderen Bauch des Digastricus (der hintere wird vom Facialis versorgt), Tensor palati mollis und Tensor tympani.

Der Trigeminus führt die sensiblen Fasern für die Kopf- und Gesichtshaut der entsprechenden Seite, ebenso für die Dura mater, Augapfel, Nasen- und Mundschleimhaut (bis zum Gaumensegel und zur Zungenwurzel, wo sich seine Fasern mit denen des N. vagus und Glossopharyngeus mischen), Vorderfläche des äußeren Ohres (die hintere wird vom Cervikalnerven versorgt) und den äußeren Gehörgang (Trommelfell vom Ramus auricularis N. vagi).

Ferner verlaufen im Trigeminus Geschmacksfasern für die vorderen zwei Drittel der Zunge. Sie werden in dem N. lingualis vom dritten Ast durch die Chorda zugeführt, stammen aber in letzter Linie wohl aus dem Glossopharyngeus, wo sie bereits erwähnt wurden.

Das sensible Ganglion des N. trigeminus ist das Ganglion Gasseri.

Die sensible Wurzel des Trigeminus steigt als spinale Wurzel durch die Medulla oblongata bis in die oberen Segmente des Rückenmarks herab, die Fasern enden in der Substantia gelatinosa, die medial von der absteigenden Wurzel gelegt ist. Die sekundären Bahnen des Trigeminus kreuzen und verlaufen dann mit den sensiblen Bahnen des Körpers in der medialen Schleife zum Großhirn.

Lähmung des Trigeminus bringt Ausfallserscheinungen hervor, die sich aus Vorstehendem ergeben; ebenso seine Durchschneidung in der Schädelhöhle.

Bei letzterer, am Kaninchen ausgeführt, hatte man außer den bekannten Ausfallserscheinungen wenige Tage danach eine eitrige Entzündung des ganzen Auges (Panophthalmie) eintreten sehen; man schloß daraus, daß der Trigeminus auch „trophische Fasern" enthalte, welche der Ernährung der Gewebe vorstehen. Dies ist unrichtig. Der Grund der Entzündung ist vielmehr die Unempfindlichkeit des Auges und der infolgedessen ausbleibende reflektorische Lidschluß bei Eindringen von Schädlichkeiten und Fremdkörpern. Beweis: schützt man das betreffende Auge durch eine vorgesetzte Kautschukmembran oder durch Vernähen des Lides oder durch Übernähen des gleichseitigen Ohres, so tritt die Entzündung nicht ein. Beim Kaninchen kann man auch leicht beobachten, wie infolge der Lähmung der gleichseitigen Kaumuskeln der Unterkiefer (vorwiegend durch die Mm. pterygoidei der gesunden Seite) nach der gelähmten Seite hinübergezogen wird und die Zähne des gelähmten Kiefers sich schief abschleifen.

IV. N. trochlearis.

Er entspringt im dorsalsten Teil der Haube in einer Ausbuchtung des hinteren Längsbündels. Er ist der einzige Hirnnerv, der total kreuzt, er verläßt das Gehirn in der dorsalen Fläche, dicht hinter den Vierhügeln. Er innerviert den M. obliquus sup.

III. N. oculomotorius.

Er entspringt aus einem ausgedehnten Kern im Höhlengrau in der Höhe des vorderen Vierhügels. Er versorgt sämtliche äußere Augenmuskeln mit Ausnahme der beiden vom N. trochlearis und N. abducens innervierten. Er versorgt ferner den M. levator palpebrae.

Ferner innerviert er auch die inneren glatten Augenmuskeln mit Ausnahme des Dilatator pupillae, der vom Halssympaticus versorgt wird. Der Oculomotorius innerviert also den Sphincter pupillae, dessen Kontraktion die Pupille verengert, und den M. ciliaris, den Akkommodationsmuskel. Die inneren Augenmuskeln versorgt er mit denjenigen Fasern seiner Radix brevis, die im Ganglion ciliare endigen. Von den Zellen des Ganglion ciliare entspringen dann die kurzen Ciliarnerven zu den genannten Muskeln.

Bei Lähmungen des Oculomotorius tritt Herabsinken des oberen Augenlides ein (Ptosis) und infolge der Lähmung der Musculi m. intern. Schielen nach außen, Strabismus divergens, ferner Erweiterung der Pupille (Mydriasis), Lichtstarre der Pupille und Unfähigkeit in der Nähe deutlich zu sehen. (Akkommodationslähmung).

Mydriaca und Miotica.

Es gibt Gifte, welche, ins Auge eingeträufelt, in spezifischer Weise auf die Weite der Pupille durch Beeinflussung ihrer Muskeln und der in ihnen endigenden Nerven einwirken. Miotica sind Mittel, welche die Pupille verengern, dazu gehört das Physostigmin, welches die Nervenendigungen im Sphincter pupillae reizt, Mydriaca sind Mittel, welche die Pupille erweitern, dazu gehört das Atropin, welches die Nervenendigungen des Sphincter pupillae lähmt.

II. N. opticus.

Beim Menschen und den Säugetieren verläuft der Opticus, der Sehnerv, zum Teil gekreuzt und zum Teil ungekreuzt. Bei den Vögeln verläuft er ausschließlich gekreuzt.

Die Kreuzung findet im Chiasma statt. Von da verlaufen dann die Fasern, die gekreuzten und die ungekreuzten, im Tractus opticus.

Durch die halbe Kreuzung im Chiasma beim Menschen und den Säugetieren wird bewirkt, daß die mediale Hälfte jeder Netzhaut von Fasern aus der entgegengesetzten Seite des Gehirns innerviert wird, die laterale von Fasern aus der gleichen Seite. Dementsprechend ist die Folge von Unterbrechungen der Sehbahn jenseits, d. h. gehirnwärts, vom Chiasma eine Hemianopsie, eine Blindheit der beiden „homonymen Netzhauthälften“ und ein Ausfall der entsprechenden Gesichtsfeldhälften. Bei Verletzung des linken Tractus opticus ist der Getroffene nach rechts hin blind.

Die Fasern des Opticus und Tractus opticus enden an drei Stellen, im vorderen Vierhügel, im äußeren Kniehöcker (Corpus geniculatum externum) und im Pulvinar des Thalamus.

Der vordere Vierhügel und der äußere Kniehöcker stehen also in Beziehung zum Gesichtssinn, während der hintere Vierhügel und der innere Kniehöcker in Beziehung zum Gehörsinn stehen.

Von den genannten Endstätten des Tractus opticus, insbesondere vom äußeren Kniehöcker und vom Pulvinar entspringt, die Sehstrahlung, welche in dem Hinterhauptslappen des Gehirns endet.

I. N. olfactorius.

Er dient der Geruchsempfindung und verläuft von den Sinneszellen in der Riechschleimhaut der Nase durch die Löcher der Siebbeinplatte zum Bulbus olfactorius vorn an der Hirn-

basis. Seine Fasern sind marklos. Vom Bulbus olfactorius aus entspringen sehr kompliziert verlaufende Systeme zu den zentralen Endstätten des Riechsinns im Ammonshorn und im Gyrus hippocampi. Zu diesen Systemen gehört der Fornix und die vordere Kommissur des Gehirns, welche also eine Riechkommissur ist.

b) Die Reflexe des Hirnstammes.

Durch die sensiblen Nerven des Gehirns werden in analoger Weise wie durch die Rückenmarksnerven Reflexe ausgelöst, deren Zentren sich im Hirnstamm befinden. Daneben können sich auch Reflexe von den sensiblen Hirnnerven auf das Rückenmark fortpflanzen und umgekehrt.

Sehreflexe, Pupillenreflexe.

Durch den Opticus wird zunächst der Pupillarreflex vermittelt, d. i. die Verengerung der Pupillen bei Belichtung der Retina. Der efferente Weg dieses Reflexes ist der N. oculomotorius, wie aus dem oben Gesagten folgt. Der Lichtreflex der Pupille ist bei den Vögeln, die eine totale Opticuskreuzung haben, einseitig, bei den Säugern und den Menschen doppelseitig (konsensuelle Lichtreaktion). Das Zentrum dieses Reflexes liegt im Mittelhirn, in der Gegend des vorderen Vierhügels. Das Fehlen dieses Reflexes, die Lichtstarre der Pupille, ist ein Zeichen für schwere Erkrankungen des Nervensystems, insbesondere für die Tabes dorsalis.

Ein weiterer Reflex vom Opticus, und zwar auf den Facialis, ist der Blendungsreflex, der Lidschluß bei greller Beleuchtung.

Geschmacksreflexe.

Vom N. vagoglossopharyngeus werden Geschmacksreflexe vermittelt, 1. in Form von Sekretionen der Speicheldrüsen und 2. in Form motorischer Reaktion der Gesichtsmuskulatur. Auch diese können im Hirnstamm und zwar im verlängerten Mark vermittelt werden, da bei ganz großhirnlosen menschlichen Mißgeburten noch beobachtet worden ist, daß sie bittere Stoffe unter Zeichen des Unbehagens zurückweisen, während sie an einem, mit Zuckerlösung getränkten Pinsel mit Behagen herumlutschen.

Saugreflexe.

Durch den Trigeminus wird die Erregung für den Saugreflex des Neugeborenen geleitet und in der Medulla oblongata auf den Facialis und den Vagus übertragen.

Schluckreflexe.

Auch das Schlucken kann reflektorisch und zwar vom Rachen aus ausgelöst werden, und zwar im wesentlichen durch den N. laryngeus sup.

Reflektorische Speichelsekretion.

Auch die Speichelsekretion kann von der Mundhöhle aus nicht nur durch Geschmacksreize, sondern auch durch die gemeine Sensibilität, d. h. auf dem Wege des Trigeminus, ausgelöst werden.

Reflektorische Tränensekretion.

Die Schleimhaut des Auges und die Cornea sind die hauptsächlichen reflexogenen Zonen für die Tränensekretion, wirksam sind mechanische und insbesondere chemische Reize, letztere auch von der Schleimhaut der Nase, aber nicht vom Endorgan des Olfactorius, sondern nur vom Trigeminus aus.

Cornealreflex, Lidschlag.

Eine der wichtigsten Reflexe des Hirnstamms ist der Cornealreflex, der Lidschluß, der bei Berührung der Cornea und schwächer auch der Konjunktiva eintritt. Nur eine besondere Form dieses Reflexes ist nach der allgemeinen Annahme auch der normale spontane Lidschlag. Seine Ursache ist die dauernde und sich summierende Wirkung unmerklicher, von der sensiblen Oberfläche des Auges dauernd dem Zentrum zugeleiteter Impulse.

Brechzentrum.

Das Brechen ist ein Reflex, dessen sensible Bahn sehr verschieden sein kann, das vom Rachen, vom Magen, vom Peritoneum ausgelöst werden kann. Der motorische Akt besteht in einer Antiperistaltik des Magens, durch welche bei geöffneter Cardia der Mageninhalt durch den Ösophagus wieder herausgetrieben wird, ein Vorgang, der durch die gleichfalls reflektorisch

eintretende Kontraktion der Bauchpresse unterstützt wird. Auch das Bauchzentrum liegt im vorliegenden Mark.

Außer diesen Reflexzentren beherbergt der Hirnstamm speziell das verlängerte Mark, noch die automatischen Zentren für die Atmung und den Blutdruck, ebenso wie die Herznerven mit den zugehörigen Reflexen bei der Besprechung der Atmung und des Blutdrucks behandelt werden.

Zwangsbewegungen.

Nach einseitigen Verletzungen des Hirnstamms, speziell der Medulla oblongata, kommt es zu Zwangsbewegungen. Unter Zwangsbewegungen verstehen wir die Tatsache, daß unter gewißen Umständen ein Tier sich nicht wie normal frei nach jeder Richtung bewegen kann, sondern zwangsmäßig sich nur in einer bestimmten Richtung fortbewegt. Sehr schön sieht man diese Zwangsbewegungen nach Durchschneidung des Corpus restiforme beim Frosch. Sie erfolgen im allgemeinen nach der Seite der Verletzung. Der höchste Grad der Zwangsbewegung ist die Rollbewegung, wenn das Tier um seine eigene Längsachse sich dreht, geringere Grade der Zwangsbewegung bezeichnet man als Urzeigerbewegung und als Manegebewegung. Mit den Zwangsbewegungen verbunden sind gewöhnlich gewisse Zwangshaltungen des Kopfes und des Rumpfes.

Zuckerstich.

Cl. Bernard hat endeckt, daß nach einer Verletzung des Bodens des vierten Ventrikels gerade in der Mitte zwischen den Trigeminuswurzeln und den Vaguswurzeln Zuckerausscheidung durch den Harn, ein künstlicher Diabetes auftritt (Zuckerstich oder Piquure). Diese Zuckerausscheidung dauert nach der Verletzung nur etwa 6—24 Stunden an, sie kann aber sehr beträchtlich sein. Sie beruht auf einer Umwandlung des Leberglykogens in Zucker, der dann im Blute in vermehrter Menge auftritt (Hyperglykaemie) und dementsprechend ausgeschieden wird. Bei glykogenarmen Hungertieren ist demnach die Piquure ohne Erfolg. Die Zuckerausscheidung ist gewöhnlich begleitet von einer Vermehrung der Harnmenge (Hydrurie). Letztere soll man auch durch Verletzung kaudalerer Teile, der Medulla oblongata, isoliert, ohne Zuckerausscheidung erhalten können.

II. Das Großhirn.

Das Großhirn zerfällt jederseits in die Großhirnganglien und die graue Rinde (Pallium).

Die Großhirnganglien.

Die Großhirnganglien sind der Schwanzkern (Nucleus caudatus) und der Linsenkern (Nucleus lentiformis). Bei den niederen Wirbeltieren bilden die Großhirnganglien, auch als Corpus striatum bezeichnet, den hauptsächlichen oder fast den einzigen Bestandteil der Großhirnhemispären. Noch bei den Vögeln ist von einer Großhirnrinde im eigentlichen Sinne nur in ganz beschränktem Maße die Rede. Es folgt daraus, daß alle Funktionen, welche das Großhirn bei diesen niederen Tieren hat, als solche des Corpus striatum aufzufassen sind.

Wärmestich.

Bei den höheren Tieren sind wir dagegen über die Funktionen der Großhirnganglien sehr im Unklaren. Sicher ist hier, daß eine Verletzung des Nucleus caudatus beim Kaninchen eine Temperatursteigerung hervorruft, die bis zu 60 Stunden dauert und 1—2° C. über die normale Temperatur beträgt. Der Grund ist eine Vermehrung der Wärmeproduktion als so ein wirklicher fieberhafter Zustand.

Folgen des Ausfalls des ganzen Großhirns.

Die Folgen der Entfernung oder des Fehlens des ganzen Großhirns sind in der Tierreihe sehr verschieden und geben einen Maßstab für die Bedeutung, welche dem Großhirn bei den einzelnen Spezies zukommt. Diese Bedeutung nimmt in der aufsteigenden Tierreihe bis zum Menschen hinauf dauernd zu.

Für die Fische ist das Großhirn im wesentlichen das Zentralorgan für den Geruch. Da bei den Haifischen der Geruch für die Nahrungsaufnahme eine große Rolle spielt, so sind bei ihnen die Folgen der Großhirnentfernung sehr schwere, sie nehmen keine Nahrung mehr zu sich und zeigen auch kaum mehr spontane Fortbewegung. Dagegen hat die Entfernung des Großhirns bei den Knochenfischen, bei denen der Geruch keine wesentliche Rolle spielt, kaum erkennbare Folgen.

1. Der Frosch ohne Großhirn sollte nach der vielfach noch heute festgehaltenen älteren Anschauung vor allen Dingen der spontanen Fortbewegung entbehren. Ebenso soll er keine Spur

einer spontanen Nahrungsaufnahme mehr zeigen, so daß er, um ihn am Leben zu erhalten, künstlich gefüttert werden muß. Nach neueren Untersuchungen gilt dies jedoch nur für die ersten Monate nach der Operation. Der dauernde Verlust der Spontaneität soll durch eine Nervenverletzung des Thalamus hervorgerufen sein. Übereinstimmung herrscht darin, daß der Frosch ohne Großhirn einer normalen Fortbewegung durch Sprung oder durch Schwimmbewegungen fähig ist, wenn er durch besondere Reize zu solcher veranlaßt wird. Ferner kann ein Frosch ohne Großhirn wenigstens insoweit sehen, daß er in seinen Weg gestellte Hindernisse vermeidet.

Charakteristisch für den männlichen Frosch ohne Großhirn ist der Quakreflex, das regelmäßig eintretende einmalige Quaken bei leisem Streichen der Rückenhaut. Dieses regelmäßige Eintreten des Quakens ist ein Zeichen dafür, daß dieser beim Frosch im verlängerten Mark zustande kommende Reflex für gewöhnlich vom Großhirn aus gehemmt wird.

2. Die Taube ohne Großhirn kann vor allem noch das Gleichgewicht halten. Wenn man sie auf eine Stange setzt und diese Stange dreht, so gelingt es ihr durch entsprechende Bewegungen mit den Füßen und den Flügeln immer wieder die Aufrechterhaltung auf dieser Stange zu gewinnen. Ebenso flattert sie, in die Luft geworfen, in fast normaler Weise zu Boden. Niemals fliegt sie spontan, niemals nimmt sie spontan Nahrung, sie muß vielmehr künstlich gefüttert werden. Der Pupillarreflex, der im Mittelhirn zustande kommt, ist natürlich erhalten, ebenso der Blinzelreflex, sonstige Sehreaktionen werden im allgemeinen bei der großhirnlosen Taube nicht angenommen. Die großhirnlose Taube hört nicht und reagiert auch nicht auf Geruchsreize (z. B. Terpentin). Dagegen antwortet sie mit Schütteln des Kopfes auf die Einatmung von Stoffen, welche nicht den Olfactorius, sondern den Trigeminus erregen (z. B. Ammoniak).

3. Der großhirnlose Hund (Goltz) zeigte eine spontane Fortbewegung, sogar einen gewissen Bewegungsdrang, der sich in dauerndem, gleichförmigem Umherlaufen kundgab. Er wechselte ferner zwischen Schlafen und Wachen. Der Schlaf ließ sich durch taktile und durch sehr starke akustische Reize (Nebelhorn) unterbrechen. Nachdem er eine Zeit lang nach der Operation künstlich gefüttert worden war, lernte er es, aus einer ihm vorgehaltenen

Schüssel zu saufen und ihm an die Schnauze gehaltene Fleischstücke kunstgerecht zu kauen, zu verschlingen. Er besaß also eine Art spontaner Nahrungsaufnahme. Ein eigentliches Sehen war nicht mehr vorhanden, immerhin wurde doch der Einfall von grellem Licht in die Augen mit Schluß der Lider und Abwenden des Kopfes beantwortet. Die Pupillarreaktion war natürlich intakt. Schmerzhafte Reizung der Haut beantwortete der Hund durch Knurren und Bellen und fuhr mit der Schnauze nach der gereizten Stelle. Ausgefallen waren durch die Vernichtung des Großhirns vor allem alle Äußerungen von Verstand, Gedächtnis und Überlegung. Der Hund unterscheidet nicht mehr zwischen Tier und Mensch, er hat alle Erfahrungen verloren und kann keine neuen erwerben.

4. Beim erwachsenen Menschen ist völlige Zerstörung des Großhirns nicht beobachtet. Die Folge einer gleichmäßig mangelhaften Entwicklung des Großhirns ist hier vor allem Schwachsinn (Imbecillität) und Idiotie verschiedenen Grades. Auch hirnlose Mißgeburten (Anencephalen) sind nur wenige Tage lebensfähig. Während dieser wenigen Tage kann man jedoch beobachten, daß sie schreien, sowie daß sie saugen und schlucken, so daß also diese Reaktion beim neugeborenen Menschen unterhalb des Großhirns im Hirnstamm ablaufen muß.

Schlaf.

Schlafen und Wachen sind die periodische Abwechselung zwischen Ruhe und Tätigkeit des Gehirns. Dieser spontane Wechsel kann bekanntlich durch den Willen sowohl, wie durch Sinnesreize modifiziert werden. Werden alle Sinnesreize einem Individuum fern gehalten, verfällt es leicht in Schlaf, andererseits kann der Schlaf durch Sinnesreize unterbrochen werden. Eine dauernde Verhinderung des Schlafes ist mit dem Leben nicht verträglich.

Daher gehen Hunde, die man 4—5 Tage des Schlafes beraubt hat, rettungslos zugrunde. Auch beim Menschen kann geistige Überanstrengung zu Schlaflosigkeit und zu schwerer Schädigung des Allgemeinbefindens führen.

Welcher Art jene Veränderungen der Gehirnsubstanz sind, ist unbekannt. Der Ort, wo sie vor sich gehen, ist möglicherweise die graue Rinde des Gehirnes, daneben aber auch die niederen Zentren. Denn ein großhirnloser Hund zeigt noch Wechsel von Schlaf und Wachen.

Es gibt auch Gifte, die eine Lähmung der lebenden Gehirnsubstanz und damit Schlaf herbeiführen, wie Morphium, Äther, Chloroform. Hierzu gehören auch gewisse Stoffe, die bei der Muskeltätigkeit gebildet werden. Blut

von einem durch starke Muskelarbeit ermüdeten Hunde einem normalen eingespritzt, ruft bei diesem Zeichen der Ermüdung und Smnolenz hervor.

Der Schlaf besteht in einer Verminderung der Tätigkeit aller Organe, insbesondere des Herzens und der Atemwerkzeuge. Zwischen 2 Atemzügen tritt mehr oder minder deutlich eine Pause auf. Über den Zustand der Gehirngefäße während des Schlafes bestehen entgegengesetzte Angaben. Von den einen wird Anämie, von den anderen Hyperämie des Gehirns angenommen. Die Reflexerregbarkeit ist herabgesetzt. Die Augenlider sind (infolge der Erschlaffung des Levator palpebrae) geschlossen, die Pupillen etwas verengt, die Bulbi nach oben und innen gedreht. Die Sekretionen, wie der Stoffwechsel überhaupt sind vermindert, die willkürlichen Muskeln sind erschlafft.

Die Tiefe des Schlafes ist bald nach seinem Eintritt am größten, so verharrt sie nur kurze Zeit, um anfangs schnell, darauf langsamer bis zum Erwachen abzunehmen. Einige Zeit vor dem Erwachen liegt noch ein zweites, aber weit geringeres Maximum der Schlaftiefe.

Träume treten bei geringer Schlaftiefe ein, besonders kurz vor dem Erwachen.

Somnambulismus und Hypnotismus sind dem Schlaf ähnliche Zustände. Es handelt sich wahrscheinlich um eine partielle Lähmung der Hirnrinde.

Kußmaul-Tennerscher Versuch.

Wie die graue Substanz des Rückenmarks (vergl. Stensonscher Versuch) gegen Anämie sehr empfindlich ist, so auch die graue Substanz des Gehirns. Unterbindet man bei einem Kaninchen die vier Gehirnarterien, die beiden Carotiden und die beiden Vertebrales, so treten, ehe das Gehirn abstirbt, allgemeine Krämpfe auf (Kußmaul-Tennersche Krämpfe).

Beim Menschen ruft verminderte Blutzufuhr zum Gehirn schnell Bewußtlosigkeit hervor (Ohnmacht). Beim Menschen genügt häufig schon der dauernde Verschluß einer Carotis, um schwere einseitige Lähmung hervorzurufen.

Chemische Bestandteile des Gehirns.

Von chemischen Bestandteilen kommen im Gehirn vor: Eiweiß und Kollagen, Lecithin, Cholestearin und Fette, Protagon Cerebrin (s. S. 41); ferner einige in Äther unlösliche Substanzen (stickstoff- und phosphorhaltige wie Nukleïn, Neurokeratin, Jecorin) Milchsäure, flüssige Fettsäuren, Salze und Wasser.

Die Reaktion ist neutral bis alkalisch (gegen Lackmus), nach dem Absterben sauer.

Hirnbewegungen.

Am bloßgelegten Gehirn und am kindlichen Gehirn durch die Fontanellen kann man Gehirnbewegungen beobachten, einmal respiratorische (ein Anschwellen bei der Inspiration, ein Absinken bei der Exspiration) hauptsächlich venösen Ursprungs, zweitens kleinere frequentere Schwankungen, herrührend von der Pulsation der großen basalen Hirnarterien.

Hirnhäute und Cerebrospinalflüssigkeit.

Gehirn und Rückenmark sind von drei Häuten umgeben, von der Pia, der Arachnoidea und der Dura mater. Die beiden ersten werden häufig auch als eine Haut zusammengefaßt.

Zwischen Arachnoidea und Pia befindet sich die Cerebrospinalflüssigkeit, sie füllt ferner die Ventrikel des Gehirns und den Zentralkanal des Rückenmarks. Der Subarachnoidealraum steht mit den Ventrikeln durch das Foramen Magendii und die Aperturae laterales des vierten Ventrikels in ausgiebiger Verbindung. Die normale Cerebrospinalflüssigkeit ist wasserklar und hat ein spezifisches Gewicht von 1003 oder 1004, ist von leicht alkalischer Reaktion und enthält nur etwa 1 pCt. Trockensubstanz. Ein regelmäßiger Bestandteil der Cerebrospinalflüssigkeit sind geringe Mengen von Traubenzucker. Die Cerebrospinalflüssigkeit tritt in die perivaskulären Lymphräume der Gehirngefäße ein und ist als eine Art Lymphflüssigkeit zu betrachten.

Beim Menschen kann man Cerebrospinalflüssigkeit durch die sogenannte Lumbalpunktion (Einstich einer Hohlnadel in den Subarachnoidealraum zwischen zwei Lendenwirbeln) gewinnen, was zu Zwecken der klinischen Diagnostik häufig geschieht.

Die Großhirnoberfläche.

Die Großhirnhemisphären sind bilateral symmetrisch angelegt. Die Beziehungen der Großhirnhemisphäre, was die Bewegung und die Empfindung des Körpers anbelangt, sind dabei im wesentlichen gekreuzte: Die linke Großhirnhemisphäre beherrscht die rechte Körperseite und umgekehrt.

Die beiden Seiten des Großhirns stehen durch Kommissuren in Verbindung, von denen der Balken die wichtigste ist.

Bei den niederen Säugetieren ist die Großhirnrinde nur ein einfacher Mantel, der die darunter liegenden Hirnteile umgibt. Die Oberfläche ist glatt oder fast glatt. Bei den höheren Säugetieren ist die Oberfläche in mannigfacher Weise durch Furchen in Windungen geteilt, wodurch der Zweck erreicht wird, die Oberfläche des Gehirns bei möglichst kleinem Volumen zu vergrößern. Eine der am frühesten in der aufsteigenden Tierreihe auftretenden Furchen ist die Sylvische Furche. Überall ferner ist an der lateralen Seite eine Furche vorhanden, welche den Riechlappen von der übrigen Hirnrinde trennt.

Einteilung der Rinde. Betrachtet man die Konvexität einer menschlichen Hirnhemisphäre, so trennt die Zentralfurche den Stirnlappen von dem Scheitellappen. Der Stirnlappen besteht aus der vorderen Zentralwindung und den drei senkrecht zu dieser verlaufenden Stirnwindungen. Der Scheitellappen wird hinter der hinteren Zentralwindung durch den Sulcus interparietalis in das obere und das untere Scheitelläppchen geteilt. Das letztere zerfällt in die die Sylvische Furche umkreisende Marginalwindung und die Angularwindung. Die Abgrenzung des Scheitellappens nach dem Schläfenlappen zu ist eine unscharfe. Die erste Schläfenwindung geht in den Gyrus supramarginalis und die zweite in den Gyrus angularis über. Die dritte Schläfenwindung kann mit dem Gyrus hippocampi verschmolzen sein.

Die Abgrenzung des Schläfenlappens gegen den Hinterhauptlappen geschieht durch die untere Occipitotemporalfurche.

In der Tiefe der Sylvischen Furche liegen die Inselwindungen.

An der medialen Fläche des Gehirns verläuft dem Balken entlang der Gyrus fornicatus, der in den dem Schläfenlappen zugehörigen Gyrus hippocampi übergeht. Über der Callosomarginalfurche und dem schmalen vorderen Teil des Gyrus fornicatus liegt das mediale Verbindungsstück der beiden Zentralwindungen, der Lobulus paracentralis, dahinter der Praecuneus, gegen den Occipitallappen durch die Parietooccipitalfurche begrenzt.

Mit dieser vereinigt sich spitzwinklig die Hauptfurche des die Hinterhauptspitze ausfüllenden Occipitallappens, die Fiss. calcarina, so daß zwischen diesen beiden ein keilförmiges Stück Rinde, der Cuneus, herausgeschnitten wird.

Die Zentralfurche heißt auch Rolandosche Furche, vordere und hintere Zentralwindung zusammen werden auch als Rolandosche Region bezeichnet.

Dem Gehirn des Menschen steht das Gehirn der Affen, besonders das der höheren, in der Oberflächengestaltung sehr nahe. Das Gehirn der niederen Säuger ist dagegen recht abweichend. Bei diesen finden sich vor allem eine Reihe paralleler Windungen, die um die Sylvische Furche herumziehen, und ferner ist bei ihnen im vorderen Teil des Gehirns wichtig das Gebiet des Sulcus cruciatus, um welchen der Gyrus sigmoideus herumzieht, weil dieses Gebiet ähnliche Funktionen hat wie die Rolandosche Region bei den Affen und den Menschen.

Hirngewicht.

Das Hirngewicht wird im allgemeinen betrachtet als ein Maßstab für die Entwicklung der Gehirnrinde, weil die darunter liegenden Gehirnteile, sowie das Kleinhirn und der Hirnstamm nur in ganz geringem Maße variieren. Das Hirngewicht beträgt für den Europäer im Mittel ca. 1350 g beim Mann, 1225 g beim Weibe. Dagegen ist das relative Gewicht, als welches man das Verhältnis des Hirngewichtes zum Körpergewicht bezeichnet, beim Weib größer als beim Mann. Beziehungen zwischen dem Hirngewicht und dem Grade der geistigen Begabung sind nur insofern nachgewiesen, als das Gewicht des Gehirns unter eine gewisse Grenze nicht heruntergehen darf, ohne daß die geistigen Fähigkeiten aufs schwerste leiden (Idiotie).

Besondere Entwicklung einzelner Hirnwindungen.

Nach dem Vorgange von Gall hat man versucht, der Frage näher zu treten, ob die Entwicklung gewisser Hirnteile und gewisser Windungsgruppen mit spezifischen Begabungen des Menschen in Beziehung zu bringen sei. So hat Gall den Sinn für Musik in den Schläfenlappen, den Sinn für Mathematik in den

Stirnlappen verlegt. Etwas Sicheres darüber ist jedoch nicht bekannt. In seiner Schädellehre wollte Gall schon an der Form des Schädels diese besondere Begabung beim einzelnen Menschen erkennen. Diese Bestrebungen sind völlig gescheitert.

Lokalisationsprinzip.

Seit langer Zeit standen sich zwei Anschauungen gegenüber: die eine, daß die graue Rinde überall gleichwertig sei und daß sogar ein Teil der Rinde die Funktionen der ganzen Rinde voll übernehmen könne, die andere, daß die einzelnen Teile der Rinde verschiedene Funktionen versehen, so daß mit der Zerstörung der einzelnen Gehirnteile auch die entsprechenden Funktionen verloren gingen, die anderen erhalten blieben. Das letztere Prinzip hat gesiegt und ist bewiesen worden vor allem durch die Entdeckung des Sprachzentrums und durch die Entdeckung der elektrisch erregbaren Region der Hirnrinde.

Bau der Hirnrinde.

Die Hirnrinde besteht beim menschlichen Embryo aus sechs Schichten:

1. der Molekularschicht,
2. der äußeren Körnerschicht,
3. der Schicht der mittleren und großen Pyramiden,
4. der inneren Körnerschicht,
5. der tiefen großen Pyramiden-Ganglienschicht,
6. der polymorphen oder Spindelzellenschicht.

Beim Erwachsenen sind diese Schichten nicht überall gleich, es treten Modifikationen, an einzelnen Stellen auch besondere Zellformen auf, so daß dann nach dem histologischen Bau eine ganze Reihe von Feldern unterschieden werden können. So bildet die Zentralfurche die Grenze zwischen der vorderen Zentralwindung, welche sich durch das Auftreten von Riesenpyramidenzellen auszeichnet, und der hinteren Zentralwindung, die solche Zellen nicht aufweist. In der Umgebung der Fissura calcarina findet sich ein besonderer Typus, der sogenannte Calcarinatypus, welcher sich durch eine Spaltung der inneren Körnerschicht in zwei Schichten und den sich zwischen diese beiden Schichten einschiebenden Vicq d'Azyrschen Markfaserstreifen auszeichnet.

Associations- und Projektionsfasern.

Die graue Hirnrinde steht durch Systeme von Markfasern erstens mit den tiefen Gehirnteilen in Verbindung, und 2. werden die Teile der grauen Rinde unter sich durch solche Fasersysteme in Verbindung gesetzt. Die ersten nennt man Projektionsfasern, die zweiten nennt man Assoziationsfasern. Assoziationssysteme sind hauptsächlich das Cingulum, der Fasciculus arcuatus, welcher oberhalb der Großhirnganglien vom Stirn- zum Hinterhauptlappen verläuft, der Fasc. uncinatus, der von der unteren Stirnwindung um die Fiss. Sylvii zur Spitze des Schläfenlappens zieht, endlich der Fasc. longitudinalis inferior, welcher, die untere Wand des Unter- und Hinterhorns bildend, den Hinterhauptlappen mit dem Schläfenlappen verbindet. Außerdem finden wir überall zwischen benachbarten Windungen kurze Assoziationsfasern.

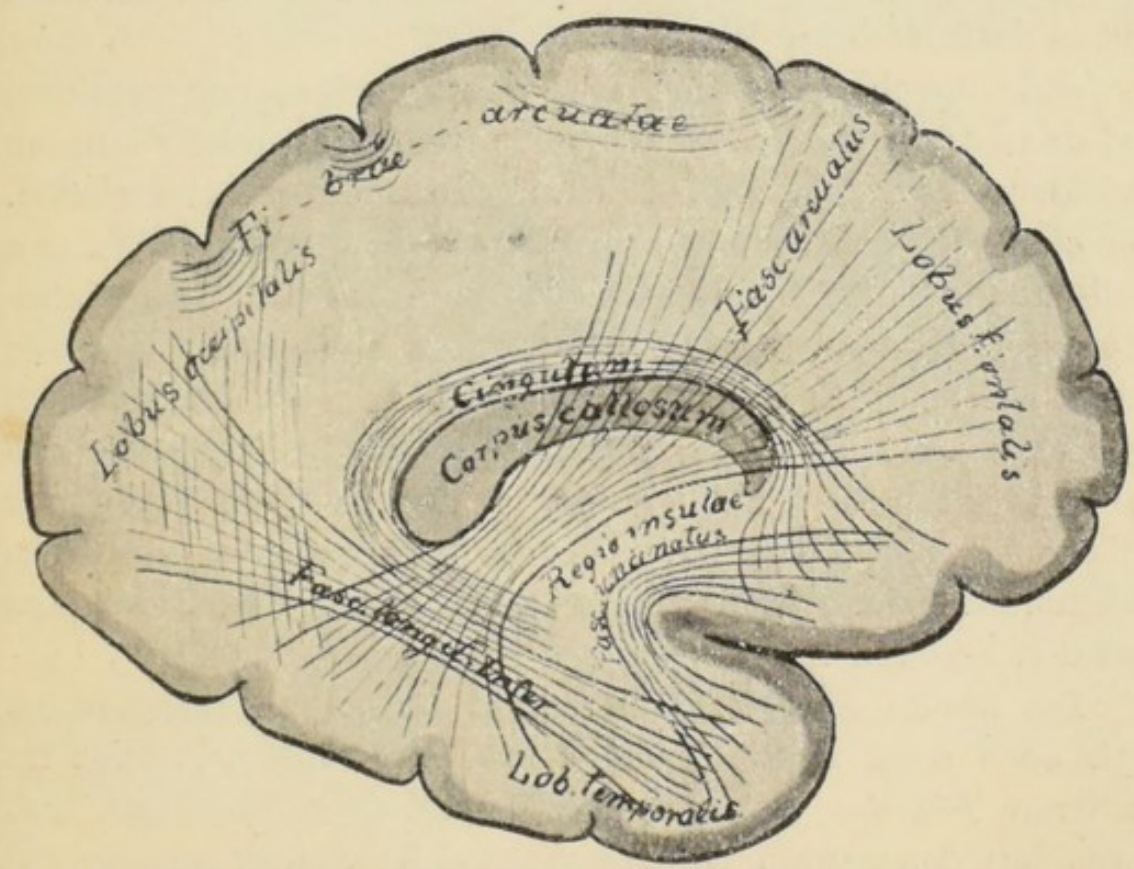


Fig. 53. Schema des Verlaufs der Assoziationsbahnen nach Edinger.

Associations- und Projektionsfelder.

Nach Flechsig gibt es Gebiete der Rinde, welche keine Fasern zu niederen Gehirnteilen senden, also keine Projektionsfasern haben, vielmehr nur der Assoziation der Teile der Hirnrinde unter einander und insbesondere damit auch den höheren geistigen

Fähigkeiten dienen. Diese Felder bezeichnet er als Assoziationsfelder. Zu ihnen würde z. B. der Stirnlappen gehören, sie zeichnen sich den Projektionsfeldern gegenüber dadurch aus und sind den letzteren gegenüber dadurch bestimmbar, daß ihre Achsenzylinderbahnen sich im embryonalen oder postembryonalen Leben — denn bei der Geburt besitzen noch nicht alle Nervenfasern eine Markscheide — später mit Mark umhüllen, daß sie später „markreif" werden als die Projektionsfelder.

Die Leitungsbahnen des Großhirns.

a) die sensiblen Leitungsbahnen.

Der Weg der Körpersensibilität zur Großhirnrinde geht durch die Spinalganglien, das Rückenmark, den Hirnstamm zum Thalamus und von da durch den Stabkranz zur Rinde. Im einzelnen gibt es dafür mehrere Wege.

Jede sensible Erregung muß das Spinalganglion passieren und dann durch die hintere Wurzel in das Rückenmark eintreten (vgl. Bellsches Gesetz und bei Leitungsbahnen des Rückenmarks). Der eine Weg geht nun von hier durch die Hinterstränge, den Gollschen und den Burdachschen Strang direkt zu dem ebenso genannten Hinterstrangskern der Medulla oblongata. Von hier begint ein neues Neuron. Dessen Fasern kreuzen oberhalb der Pyramidenkreuzung in der Schleifenkreuzung und verlaufen nun aufwärts durch die Medulla oblongata und durch die Haube der Brücke bis zum Thalamus. Hier beginnt wiederum ein neues Neuron, das in der Großhirnrinde endet, nachdem es den Stabkranz und den hinteren Teil der inneren Kapsel passiert hat.

Die zweite sensible Bahn kreuzt bereits im Rückenmark (vgl. auch dazu Leitungsbahnen des Rückenmarks) steigt im vorderen Teil des Seitenstranges zur Medulla oblongata auf, durchläuft den ganzen Hirnstamm zum Thalamus, von wo aus wieder wie bei der vorigen eine Verbindung zur Großhirnrinde besteht. Diese zweite Bahn leitet den Schmerz- und Temperatursinn.

Vielleicht besteht noch eine dritte Bahn, die den Thalamus auf dem Umwege über das Kleinhirn erreicht und die in der Bindearmkreuzung kreuzen würde.

Die sensiblen Leitungsbahnen verbinden also so gut wie

ausschließlich die eine Körperhälfte mit der gekreuzten Großhirnhemisphäre.

Die Leitungsbahnen der sensiblen Hirnnerven: Die Bahn des sensiblen Trigeminus kreuzt im verlängerten Mark und in der Brücke, schließt sich der medialen Schleife an und verläuft mit dieser zum Thalamus.

Die Hörbahnen werden gebildet durch das Corpus trapezoides, die laterale Schleife zum hinteren Vierhügel, durch den Arm des hinteren Vierhügels zum inneren Kniehöcker, und von da durch die Hörstrahlung zum Schläfenlappen des Großhirns (vgl. auch unter Hirnnerven). Die Hörbahnen sind zwar zum größten, aber doch nur zum Teil gekreuzt, so daß jede Großhirnhemisphäre mit beiden Ohren in Verbindung steht.

Die Leitungsbahn des Sehnerven ist die Sehstrahlung, welche das Pulvinar des Thalamus und den äußeren Kniehöcker mit dem Hinterhauptslappen verbindet (vgl. gleichfalls unter Hirnnerven).

Über die Geschmacksbahnen ist noch nichts Sicheres bekannt.

Der Geruchsnerv hat ein ziemlich ausgedehntes Endigungsgebiet an der Basis des Gehirns, dem auch die vordere Kommissur zum Teil angehört. Vornehmlich durch den Fornix findet er dann seine Verbindung mit den ihm zugehörigen Teilen der Hirnhemisphären, dem Cornu Ammonis und dem Gyrus hippocampi.

Der Thalamus.

Der Thalamus, zu dem auch innerer und äußerer Kniehöcker gehören, bildet somit eine Schaltstation für die ganze Sensibilität des Körpers. Ob auch motorische Fasern aus ihm hervorgehen, ist zweifelhaft. Einige betrachten ihn als ein Zentrum für die Mimik des Gesichts, z. B. für das Lachen.

b) Die motorischen Leitungsbahnen.

Die wichtigste motorische Leitungsbahn ist die Pyramidenbahn, sie entspringt entsprechend der Lage der motorischen Zentren beim Menschen und beim Affen hauptsächlich von der vorderen Zentralwindung, bei dem Hund und bei der Katze vom Gyrus sigmoideus, verläuft durch die innere Kapsel zum Hirnschenkelfuß, weiter durch die Brücke, dann ganz median

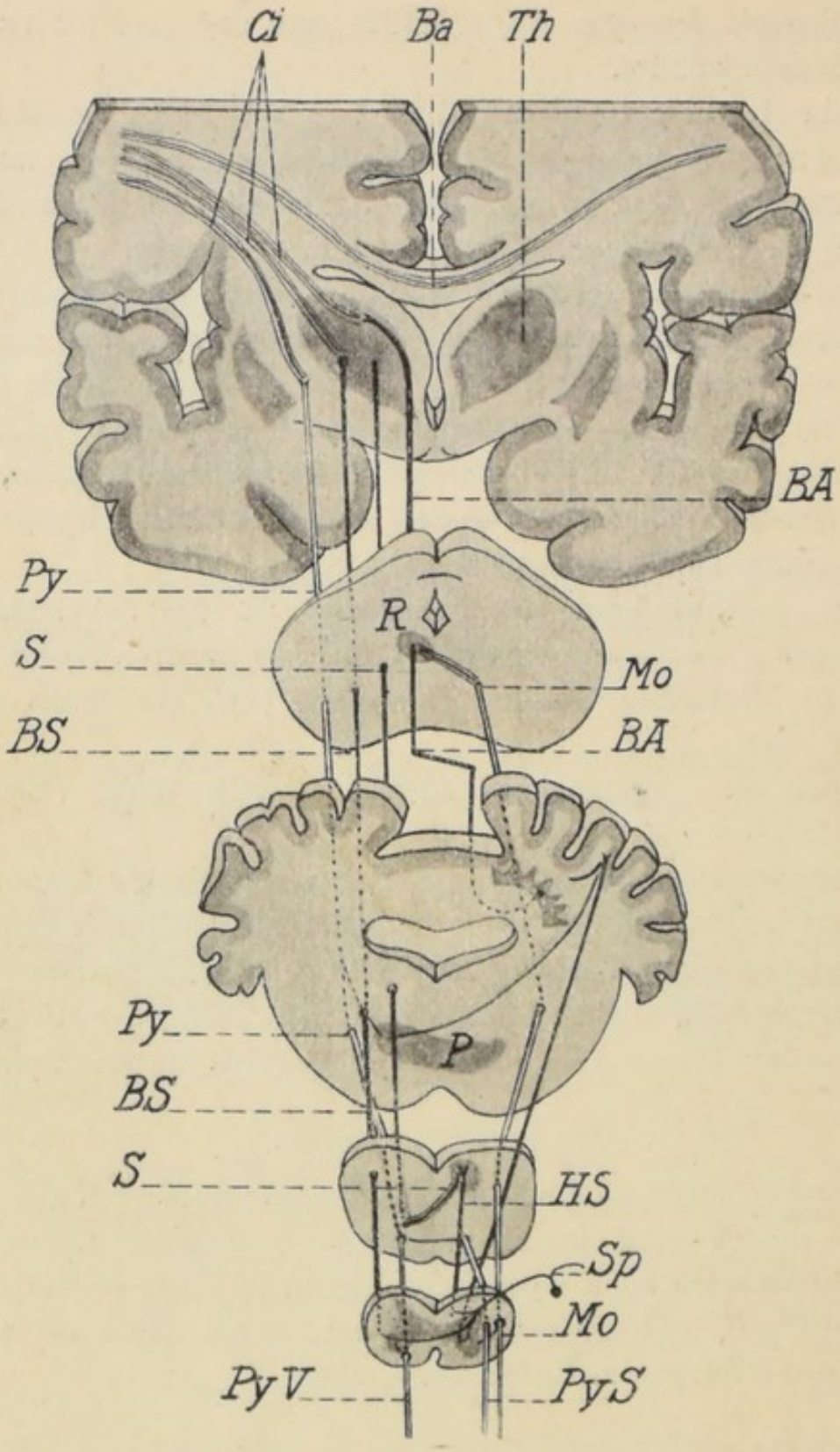


Fig. 54. Die Bahnen zur und von der Großhirnrinde (nebst den zum Rückenmark absteigenden Vierhügelbahnen) schematisch dargestellt. Die aufsteigenden Bahnen sind durch einen einfachen ——, die absteigenden durch einen doppelten ═══ bezeichnet. Ci = innere Kapsel, Ba = Balken, Th = Thalamus, BA = Bindearm, Py = Pyramidenbahn, R = roter Kern, S = Schleifenbahn, Mo = Monakowsches Bündel, BS = Brown-Sequardsche Bahn, P = Brückengrau, HS = Hinterstrang, Sp = Spinalganglion, PyV = Pyramidenvorderstrang, PS = Pyramidenseitenstrang.

und vorn gelegen durch die Medulla oblongata. Hier gibt sie Fasern, die zum größten Teil kreuzen, für die motorischen Hirnnerven ab. An der Grenze von verlängertem Mark und Rückenmark kreuzt sie zum allergrößten Teil und gelangt in den Hinterseitenstrang des Rückenmarks. Nur beim Menschen besteht ein ungekreuzter Pyramidenvorderstrang (vgl. auch bei Leitungsbahnen des Rückenmarks).

Andere Bahnen gelangen vom Großhirn gleichfalls durch die innere Kapsel und neben der Pyramidenbahn zur Brücke, um dort im Brückengrau zu endigen (frontale und temporale Großhirnbrückenbahn). Die Bahnen scheinen sich mittelbar durch den mittleren Kleinhirnschenkel mit dem Kleinhirn in Verbindung zu setzen.

Daß die Pyramidenbahn nicht die einzige motorische Leitungsbahn von der Rinde zum Rückenmark ist, geht schon daraus hervor, daß sie noch bei den niederen Säugern nur sehr wenig entwickelt ist. Es ist ferner erwiesen, daß man sie beim Hund und auch beim Affen durchschneiden kann, ohne wesentliche Störungen der Bewegung zu sehen. Daraus geht hervor, daß noch andere Bahnen von der Großhirnrinde zum Rückenmark bestehen müssen. Diese Bahnen sind aber indirekte. Die wichtigste von ihnen ist das Monakowsche Bündel, welches im roten Kern der Haube entspringt und nach Kreuzung in der Forelschen Haubenkreuzung im Hinterseitenstrang neben dem Pyramidenseitenstrang absteigt. Die Verbindung von der Großhirnrinde zum roten Kern ist wahrscheinlich eine sehr verwickelte und geht wahrscheinlich durch den Hirnschenkelfuß zum Rückengrau, von da kreuzend durch den mittleren Kleinhirnschenkel zum Kleinhirn und von da erst wiederum kreuzend durch den Bindearm zum roten Kern. Diese Bahn würde also im ganzen bis zum Rückenmark eine dreimalige Kreuzung erleiden.

Die elektrische Reizung der Großhirnrinde.

Die elektrische Erregbarkeit der Großhirnrinde wurde im Jahre 1870 von Fritsch und Hitzig entdeckt. Die elektrische Erregbarkeit kommt nur bestimmten Bezirken der Großhirnrinde zu, nicht allen, so daß schon durch diese Tatsache der Satz, daß alle Teile der Großhirnrinde die gleiche Funktion hätten, widerlegt ist. Zur elektrischen Erregung der Großhirnrinde verwendet man gewöhnlich den faradischen Strom (Schlitteninduktorium), man kann aber auch den konstanten Strom benutzen. Man reizt die Großhirnrinde entweder bipolar, indem man nämlich die beiden etwa stecknadelkopfgroßen Elektroden in geringer Entfernung von einander aufsetzt, oder unipolar, indem man eine,

die indifferente Elektrode, von großer Fläche irgendwo am Körper anbringt, z.B. in den Anus steckt, die zweite Elektrode, wiederum von etwa Stecknadelkopfgröße, auf die Oberfläche der Rinde bringt. Dann ist nach den Gesetzen der Stromverzweigung die Dichte des elektrischen Stroms an dieser kleinen Elektrode so groß, daß die übrigen Teile des Stromkreises, insbesondere die zweite Elektrode vernachlässigt werden können.

Durch die elektrische Reizung wird die graue Rinde selbst in Erregung versetzt, nicht die darunter liegende Marksubstanz. Beweis: Wenn man die Rinde unterschneidet, bleibt der Erfolg aus. Ebenso wird durch Narkotika, die nur auf die Zellen der Rinde, aber nicht auf die Markfasern erregbarkeitsherabsetzend wirken, die Erregbarkeit gegenüber der elektrischen Reizung sehr verringert.

Die elektrische Reizung bringt im allgemeinen nicht einzelne Muskeln zur Kontraktion, sondern setzt gewisse Bewegungskombinationen in Tätigkeit, wie z. B. den Faustschluß. Die Wirkung der elektrischen Reizung ist aber niemals eine Zuckung im Sinne der allgemeinen Muskelphysiologie, sondern ein kurzer Tetanus, wie auch der Erfolg einer reflektorischen Reizung (s. S. 282). Im allgemeinen entspricht die Dauer des Reizerfolges ungefähr der Dauer des Reizes. Von einzelnen Stellen kann man aber auch durch dauernde Reizung rhythmische Reaktionen hervorbringen, wie z. B. rhythmisches Kauen und Schlucken.

Die elektrisch erregbare Rindenregion.

Beim A f f e n ist nach den neueren Forschungen, insbesondere von Sherrington, nur die vordere Zentralwindung und einzelne Teile davor, sowie ein kleiner Teil des Hinterhauptlappens elektrisch erregbar. Die Anordnung der elektrisch erregbaren Stellen, die man manchmal auch als Foci bezeichnet, ist beim Affen insofern eine sehr übersichtliche, als sie in der vorderen Zentralwindung an der Zentralfurche entlang liegen und an der Mantelkante, also am weitesten medianwärts, die am weitesten nach hinten und distal gelegenen Körperteile vertreten sind. Ganz median liegen also die Zehen, dann folgen Unterschenkel, Oberschenkel, Hüfte. Daran schließt sich der Rumpf, lateral von diesem liegt dann die Schulter, der Arm, weiter Hand und Finger;

endlich folgen ganz lateral nach der Sylvischen Furche zu die Zentren für die Kopfmuskulatur, das Gesicht, die Zunge, die Stimmbänder, das Kauen und Schlucken.



Fig. 55. Elektrisch erregbare Region der Großhirnrinde des Affen nach Hitzig. Seitenansicht. # Hintere Extremität, + Beugung und Rotation, + Extension und Adduktion des Armes, △ Kopfwendung nach der Seite des Reizes, ++ Fingerbewegung, ◯ Kopfwendung nach der Gegenseite, ○ Lid, — Zurückziehen der Zunge, Schluß der Kiefer, ⊙ Vorstrecken der Zunge, . ˙ Kieferöffnung.

Nach vorn von diesem Gebiet liegt im Stirnlappen an der Fissura praecentralis ein Gebiet, von dem man aus Augenbewegungen, neben Lidöffnung und Pupillenerweiterung, insbesondere eine konjugierte Bewegung beider Augen nach der Gegenseite, bei Reizung der linken Hemisphäre also nach rechts, erzielen kann.

Auch beim Menschen hat man gelegentlich von Operationen Gelegenheit gehabt, die Rinde zu reizen. Die Anordnung der elektrisch erregbaren Zentren hat sich als ganz gleich der beim Affen erwiesen.

Vom Stirnlappen soll man nach Munk Bewegungen des Rumpfes auslösen können.

Vom Schläfenlappen bekommt man Ohrbewegungen, vom Hinterhauptlappen Augenbewegungen.

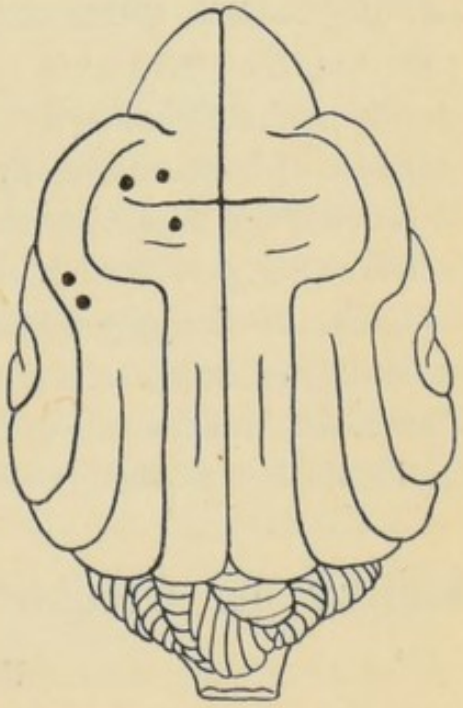


Fig. 56. Reizpunkte auf der Großhirnrinde des Hundes, vorn medial Nacken, lateral Vorderbein, hinter dem Sulcus concitus medial Hinterbein. Auf der zweiten Windung Augenlid.

Beim Hunde krümmt sich elektrisch erregbare Region hakenförmig um den Sulc.

cruciatus, indem sie den Gyrus sigmoideus posterior einnimmt, lateral auf den Gyrus coronalis und den Gyrus ectosylvius anterior fortschreitet, dann aber nach vorn um die Fissura cruciata herum auf den lateralen Teil des Gyrus sigmoideus anterior und auf den Gyrus compositus übergreift. Dabei liegen auch hier wieder die distalen Teile der hinteren Extremität am meisten medial, dann folgen um das untere Ende des Sulcus cruciatus herum die Zentren des Rumpfes und der Vorderextremität.

Natürlich ist der Erfolg der elektrischen Reizung bei allen Tieren fast völlig auf die gegenüberliegende Körperseite beschränkt.

Der epileptische Krampf.

Wenn man die Großhirnrinde mit überstarken Strömen reizt, so breitet sich die elektrische Erregung

1. weit über die gereizte Stelle aus und überdauert
2. den Reizerfolg sehr erheblich.

Auf diese Weise entsteht ein Krampf, der sich von demjenigen Gliede, welches von der zuerst gereizten Stelle beherrscht wird, ausbreitet und auch — durch Vermittlung des Balkens — auf die andere Gehirnseite übergreifen kann. Beim Menschen sind ähnliche Krämpfe bei Druck von Tumoren, d. h. also bei mechanischer Reizung der elektrisch erregbaren Region, beobachtet worden. (Jacksonsche Epilepsie.) Sehr ähnlich sind ferner beim Menschen die Krampfanfälle der genuinen Epilepsie (Fallsucht), welche aber gewöhnlich den ganzen Körper gleichzeitig ergreifen und aus einer tonischen Phase bestehen in welcher die ganze Körpermuskulatur tetanisch gespannt ist, und aus einer klonischen Phase, in welcher sich diese tetanische Erregung in einzelnen rhythmischen Stößen (Schütteln) wieder löst.

Einfluß der Großhirnreizung auf glatte Muskulatur und Drüsen.

Durch Reizung gewisser Stellen der Großrinde kann man nicht nur die quergestreifte Körpermuskulatur, sondern auch glatte Muskulatur, z. B. die Pupille, die Blase, die Gefäße, nicht aber das Herz, beeinflussen. Auch die Drüsensekretion (Speichel) läßt sich so beeinflussen.

Lokalisation der Empfindungen auf der Großhirnrinde.

Während wir imstande sind, die Lokalisation der Bewegungen auf der Großhirnrinde durch den elektrischen Reiz zum Teil zu bestimmen, so müssen wir zur Lokalisation der Empfindungen zirkumskripte Verletzungen der Großhirnrinde setzen und die danach auftretenden Empfindungsstörungen zu beobachten suchen. Beim Menschen erreichen wir diese Lokalisation durch die Vergleiche des klinischen Befundes mit dem anatomischen Befund z. B. mit der Zerstörung, welche ein sogenannter Schlaganfall im Gehirn angerichtet hat.

Sinnessphären.

So unterscheiden wir sowohl auf der Rinde der Tiere wie des Menschen eine Reihe von Sinnessphären und zwar ist sichergestellt die Lokalisation der Sehphäre im Hinterhauptslappen, die Lokalisation der Hörsphäre im Schläfenlappen, die der Fühlsphäre in der Rolandoschen Region und die des Riechens und Schmeckens an der Basis des Gehirns im Ammonshorn und im Gyrus hippocampi. Diese Sphären sind ziemlich scharf von einander getrennt.

Sehsphäre und Hemianopsie.

Die Sehsphäre liegt im Hinterhauptslappen, und zwar, wie man neuerdings annimmt, zum großen Teil in der Umgebung der Fissura calcarina. Die Zerstörung einer Sehsphäre bedingt beim Säugetier nicht etwa Blindheit des gegenüberliegenden Auges, sondern Blindheit der gegenüberliegenden inneren und der gleichzeitigen äußeren Netzhauthälfte, d. h. eine Hemianopsie nach der entgegengesetzten Seite. Bei Zerstörung links also nach rechts. In der Rinde der Sehsphäre sind ferner lokalisiert die Erinnerungsbilder des Sehens. Wird die Sehsphäre auf beiden Seiten zerstört, so kommt es zu dem Zustand der Seelenblindheit. Die Seelenblindheit unterscheidet sich also dadurch von der Blindheit durch Zerstörung der Augen, daß nicht nur die Gesichtsempfindungen nicht mehr wahrgenommen werden, sondern auch die optischen Erinnerungsbilder vernichtet sind, so daß sich das so geschädigte Individuum z. B. nicht mehr in einer früher ihm bekannten Umgebung, etwa in seinem Zimmer, zurecht findet.

Hörsphäre.

Die Hörsphäre im Schläfenlappen steht mit beiden Ohren in Verbindung, Zerstörung beider Hörsphären bedingt Seelentaubheit, welche der Seelenblindheit analog ist.

Fühlsphäre.

Die Fühlsphäre wird eingeteilt in eine Reihe von Unterabteilungen, in eine Hinterbeinregion, Vorderbeinregion oder Armregion, eine Kopfregion, eine Augenregion, eine Ohrregion (diese beiden letzteren nicht etwa für das Hören und Sehen, sondern für die Sensibilität des Auges und Ohres), eine Nackenregion und eine Rumpfregion.

Durch Zerstörungen der Fühlsphäre werden beteiligt, es sind also in ihr lokalisiert alle Qualitäten der Empfindung, nämlich die Berührungsempfindung, die Temperaturempfindung, der Muskelsinn und auch die Schmerzempfindung. Ganz aufgehoben wird die Empfindung aber durch Rindenzerstörungen nicht.

Ob der Stirnlappen, der von einigen als Fühlsphäre des Rumpfes betrachtet wird, überhaupt zur Fühlsphäre gehört, ist zweifelhaft.

Lokalisation der Bewegung in der Großhirnrinde.

Wenn man gewisse Teile der Großhirnrinde entfernt, und zwar im wesentlichen die elektrisch erregbaren Gebiete, so treten Störungen der Bewegung ein. Dieselben sind verschieden bei den einzelnen Tierspezies. Beim Menschen tritt nach genügend großer Zerstörung einer Hirnhemisphäre eine völlige Lähmung der gegenüberliegenden Körperseite mit Einschluß des unteren Astes des Facialis ein (der obere Facialis wird doppelseitig innerviert); hat diese Lähmung beim Menschen einige Zeit bestanden, so tritt dazu noch eine Starre der gelähmten Extremitäten, die sogenannte Kontraktur, deren Entstehung noch unklar ist.

Beim Hund und auch beim Affen unterscheiden wir Einzelbewegungen und Gemeinschaftsbewegungen. Die Gemeinschaftsbewegungen sind solche, bei denen insbesondere zum Zweck der Fortbewegung alle Glieder des Körpers zusammenarbeiten,

z. B. das Laufen des Hundes, das Klettern des Affen. Diese Gemeinschaftsbewegungen werden durch Zerstörung der Rinde kaum beeinflußt. Dagegen werden die Einzelbewegungen aufgehoben. Der Hund mit Zerstörung der motorischen Region kann also z. B. einen Knochen nicht mehr fassen, er gibt auch nicht mehr die Pfote. Auch der Affe kann einzelne Nahrungsstücke nicht mehr fassen, die Faust isoliert nicht mehr schließen, während, wie gesagt, beim Klettern dieses Greifen ohne wesentliche Störung vor sich geht. Die Einzelbewegungen sind also an die Rinde, speziell an die motorische Region der Rinde, beim Tier gebunden, während die Bedeutung der Rinde beim Menschen viel weiter geht.

Ataxie.

Die von der Hirnrinde ausgehenden zentrifugalen Erregungen genügen nicht, um in jeder Hinsicht zweckmäßige und abgestufte Bewegungsimpulse dem Rückenmark und von hier aus der Körpermuskulatur zu übermitteln. Vielmehr ist dazu nötig eine dauernde Kontrolle dieser Bewegungen rückwärts, derart, daß die Hirnrinde in jedem Augenblick von der Stellung der Glieder und von dem Kontraktionsgrad der Muskulatur unterrichtet ist. Es ist also zur Ausführung vollkommen zweckmäßiger Bewegungen auch die Sensibilität notwendig, und zwar vor allem die tiefe Sensibilität, d. i. die der Gelenke und der Muskeln. Derjenige Zustand der Bewegung, welcher entsteht, wenn diese peripheren sensiblen Merkmale fortfallen, wird als Ataxie bezeichnet. Die ataktische Bewegung ist also eine ungeordnete, „inkoordinierte", der Ataktische trifft weder genau die Richtung, noch die Entfernung; seine Bewegungen sind unruhig, und er kann eine feste Haltung nicht bewahren. Die bekannteste Ursache der Ataxie ist die Tabes des Menschen, die in einer Degeneration der hinteren Wurzeln besteht und bei der demnach eben die Sensibilität in dem oben angeführten Sinne geschädigt ist.

Sensomobilität.

Die Ataxie ist eigentlich nur ein Spezialfall der Störungen der sogenannten Sensomobilität, welche alle Beziehungen der Sensibilität zur Motilität umfaßt. Es kann die Bedeutung der Sensibilität für die Motilität so groß sein, daß der seiner Sen-

sibilität beraubte Körperteil überhaupt keine Bewegungen mehr macht, trotzdem seine motorischen Bahnen erhalten sind. So verwendet ein Pferd, dem die sensiblen Gesichtsnerven durchschnitten sind, die Lippen nicht mehr zur Aufnahme des Futters.

Mitbewegungen.

Als Mitbewegungen bezeichnen wir solche, die mit der eigentlich allein gewollten Bewegung zusammen unwillkürlich eintreten und die auch willkürlich nicht unterdrückt werden können. Wir unterscheiden normale und pathologische Mitbewegungen. Eine normale Mitbewegung ist die Verengerung der Pupille bei der Akkommodation und bei der Konvergenz.

Pathologische Mitbewegungen kommen sowohl beim Tier, wie beim Menschen, besonders nach ausgedehnten Zerstörungen einer Großhirnhälfte in den Gliedern der geschädigten Seite zustande und bestehen darin, daß die Glieder der geschädigten Seite zusammen mit den Gliedern der gesunden Seite bewegt werden müssen. Alle mechanische und künstlerische Geschicklichkeit, die Erlernung jedes Sports beruht zu einem Teil auf der Unterdrückung unwillkürlich eintretender Mitbewegungen[1]).

Sprachzentrum und Aphasie.

Die Sprache ist das Beispiel einer sehr verwickelten Zusammensetzung von Bewegungen, die wir im allgemeinen schon der einfachen Bewegung gegenüber als Handlung bezeichnen.

Die Lokalisation der Sprache in der Hirnrinde bedeutet also nicht die Lokalisation der Sprachmuskeln, sondern die Lokalisation derjenigen verwickelten Zusammenhänge der Bewegung dieser Sprachmuskeln, deren Übertragung auf die

---

[1]) Nur im Namen eine Analogie mit den Mitbewegungen haben die Mitempfindungen. Man bezeichnet als solche die Tatsache, dass die Empfindung nicht nur an der gereizten Stelle auftritt, sondern entweder über diese hinaus ausstrahlt, wie z. B. der Zahnschmerz nicht nur den kranken Zahn betrifft, sondern die ganze Seite und sogar noch den gegenüberliegenden Kiefer. Eine zweite Form der Mitempfindung ist die, dass zu gleicher Zeit mit einer Empfindung eine andere Empfindung an ganz entfernter Stelle auftritt. Als eine besondere Form dieser zweiten Art kann die Audition colorée aufgefasst werden, die bei manchen Menschen vorkommt, und die darin besteht, dass zu gleicher Zeit mit dem Hören eines Tones die Empfindung einer bestimmten Farbe auftritt.

Peripherie, d. h. auf die Sprachmuskeln, sich in der Hervorbringung von Worten manifestiert.

Als Aphasie bezeichnen wir ursprünglich den Zustand, daß ein Mensch infolge einer Zerstörung des Gehirns Worte nicht mehr bilden kann, also nicht mehr sprechen kann, trotzdem er doch die zur Sprache dienenden Muskeln, d. h. Zunge, Mund und Kehlkopfmuskulatur, bewegen kann. Er kann sie eben nur nicht in der Weise bewegen, daß ihre Bewegung Worte erzeugt. Man hat die Aphasie daher auch als einen Verlust der Sprachbewegungsvorstellungen oder der Sprachbewegungsbilder definiert und hat dementsprechend diese Sprachbewegungsbilder zu lokalisieren versucht.

Denjenigen Bezirk der Großhirnrinde, welcher diese Sprachbewegungsbilder, d. h. also die Möglichkeit des Sprechens beherbergt, hat man als Sprachzentrum, speziell als motorisches Sprachzentrum bezeichnet. Pars opercularis gyri frontalis inf.

Einseitige Lage des Sprachzentrums.

Es ist merkwürdig, daß, trotzdem die Worte doch durch Bewegungen der Sprachmuskulatur beider Körperseiten hervorgebracht wird, das Sprachzentrum sich nur auf einer Seite des Gehirns befindet und zwar beim Rechtshänder in der linken Gehirnhemisphäre (Marc Dax 1836). Es genügt also eine Zerstörung der linken Hemisphäre, um beim Rechtshänder Sprachlosigkeit (motorische Aphasie) zu erzeugen. Innerhalb der linken Hemisphäre hat Paul Broca (1863) die Lokalisation des Sprachzentrums im Fuß der dritten linken Stirnwindung gegeben, welche man seitdem als Brocasche Windung bezeichnet.

In welcher Weise der Zusammenhang der Linksseitigkeit des Sprachzentrums mit der Rechtshändigkeit aufzufassen ist, ist unklar, jedenfalls besteht er, und das wird bestätigt durch die Tatsache, daß bei Linkshändern das Sprachzentrum in der rechten Hemisphäre lokalisiert ist.

Sensorisches Sprachzentrum.

Die Bezeichnung „Sprachzentrum“ und die Bezeichnung „Aphasie“, die ursprünglich für die Störungen des Sprechens, der Expressivsprache, reserviert war, ist später dahin erweitert worden, daß man als Aphasie nicht nur Störungen des Sprechens, sondern auch Störungen des Sprachverständnisses bezeichnet hat. Es besteht zwischen diesen beiden Formen aphasischer

Störungen eine vollkommene Analogie dahin, daß, wie bei der motorischen Aphasie die Bewegungen der Sprachmuskeln intakt, ihre Zusammenfassung zu Worten aber gestört ist, so bei der sensorischen die Perzeption, die Empfindung der einzelnen Töne, intakt, aber ihre Zusammenfassung, das Verstandenwerden dieser Töne als Worte, vernichtet ist. Jemand, der an sensorischer Aphasie leidet, hört alle diese Töne, er hört auch diejenigen Töne, welche die Worte zusammensetzen, aber die Kombination dieser Töne hat für ihn nicht mehr den Wert von Worten. Man hat daher die sensorische Aphasie auch als den Verlust der Wortklangvorstellungen oder der Wortklangbilder oder der Wortklangerinnerungen bezeichnet. Das sensorische Sprachzentrum, in diesem Sinne also die Stätte der Wortklangbilder, liegt nach der Entdeckung Wernickes in der ersten linken Schläfenwindung.

Lese- und Schreibzentrum.

Entsprechend der Lokalisation der Lautsprache hat man auch nach einer Lokalisation der Schriftsprache gesucht. Es ist wahrscheinlich, dass das Zentrum für die Buchstaben, die optischen Erinnerungsbilder der Buchstaben, die also das Lesen ermöglichen, im linken Gyrus angularis gelegen ist.

Daß ein Schreibzentrum, wie man behauptet hat, im Fuße der zweiten linken Stirnwindung gelegen ist, ist dagegen nicht nachgewiesen.

Apraxie.

Wie die Aphasie derjenige Zustand ist, in welchem die Sprachmuskeln zwar noch bewegt, aber nicht mehr zu derjenigen Bewegungskombination gebracht werden können, die sich in Worten kundgibt, so ist die motorische Apraxie (Liepmann) derjenige Zustand, in welchem die Extremitäten zwar auch noch beweglich sind, aber nicht mehr zu bestimmten zusammengesetzteren Ausdrucksbewegungen verwandt werden können. So z. B. kann ein Apraktischer etwa Arm, Hand und Finger nach allen Richtungen frei bewegen, aber er ist nicht imstande, damit kompliziertere Bewegungen, wie etwa Klavierspielen oder auch nur Winken, Drohen, Bürsten und dergleichen auszuführen.

Es hat sich ergeben, daß in ähnlicher Weise, allerdings lange nicht in dem Maße, wie die Sprache, auch die „Praxis", die

Handlungsfähigkeit, in der linken Hemisphäre stärker vertreten ist als in der rechten. Es bedingt beim Menschen die Zerstörung der linken Hemisphäre nicht nur eine Lähmung der rechten Körperseite, sondern auch eine Apraxie, die allerdings manchmal nur sehr wenig ausgesprochen ist, der linken Körperseite. Es gehen demnach Impulse von der linken Hemisphäre auch zur linken Körperseite, und zwar auf dem Wege über den Balken und die rechte Grosshirnhemisphäre.

Reaktionszeit. Persönliche Gleichung.

Schon bei Besprechung des Reflexes ist betont worden, daß die Zeit, welche die Reizleitung braucht, um die graue Substanz des Reflexzentrums zu durchsetzen, erheblich größer ist, als nach der Fortpflanzungsgeschwindigkeit im peripherischen Nerven zu berechnen wäre. Noch größer ist die Zeit, welche vergeht von dem Eintreffen eines sensiblen Reizes bis zur Auslösung einer daraufhin erfolgenden willkürlichen Bewegung, wenn also der Reiz die Großhirnrinde passieren muß. Man hat diese Reaktionszeit dadurch zu bestimmen gesucht, daß man einem Individuum die Aufgabe stellte, auf einen Reiz, z. B. ein Klingelzeichen, möglichst schnell mit einer Bewegung, z. B. dem Herabdrücken eines Telegraphentasters zu antworten, und die Zeit zwischen diesen beiden elektrisch verzeichneten Augenblicken maß. Die Reaktionszeit hat sich so zu etwa 0,12—0,14 Sekunden mindestens ergeben. Da sie bei verschiedenen Menschen verschieden ist, so ist ihre Kenntnis bei astronomischen Berechnungen von großer Wichtigkeit; sie wird hier als persönliche Gleichung in Rechnung gebracht. Zieht man von der Reaktionzseit die Zeit ab, die für die Leitung in den sensiblen und motorischen Nerven und für die Muskellatenz verbraucht wird, so bleibt der größte Teil für den Ablauf des Hirnprozesses übrig, „Gehirnzeit". Die Reaktionszeit wird kleiner durch Übung, und mit zunehmender Stärke des Sinneseindruckes und größer durch Ermüdung.

III. Das Kleinhirn.

Das Kleinhirn zeigt in der aufsteigenden Tierreihe einen ganz auffällig verschiedenen Grad der Entwicklung. Bei den Amphibien und Reptilien bildet es nur eine ganz schmale Leiste

am oberen Ende der Medulla oblongata, deren Entfernung ohne wesentliche Folgen möglich ist. Beim Vogel und bei den Säugern bildet es ein umfangreiches Organ, das dem verlängerten Mark und der Brücke dorsal aufliegt. Beim Menschen ist es von den Hemisphären des Großhirns fast völlig bedeckt, während es bei den niederen Tieren hinter dem Großhirn gelegen ist.

Bau des Kleinhirns.

Wir unterscheiden beim Säugetier den Kleinhirnwurm von den Kleinhirnhemisphären, die wiederum in eine ganze Reihe von im wesentlichen jedoch nur die Anatomie interessierenden Unterabteilungen zerfallen.

Das Kleinhirn hat wie das Großhirn eine graue Rinde. Sie besteht aus einer Molekularschicht und einer Körnerschicht, zwischen beiden liegt die Schicht der Purkinjeschen Zellen. Von der grauen Rinde geht die Markfaserung des Kleinhirns aus, die sich in die Kleinhirnschenkel fortsetzt. Im Innern des Kleinhirns liegen die grauen Kleinhirnkerne: der Nuc. dentatus, der Nuc. tecti, sowie die weniger wichtigen Pfropf- und Kugelkerne. An der Grenze zwischen Kleinhirn und Medulla oblongata zum Teil in der inneren Abteilung des unteren Kleinhirnstiels, liegt der Deiterssche Kern, der zu der Kleinhirnfaserung in inniger Beziehung steht.

Die Leitungsbahnen des Kleinhirns.

Das Kleinhirn besitzt zentrifugale und zentripetale Leitungsbahnen.

a) Zentripetale Leitungsbahnen. Das Kleinhirn steht mit der Körperperipherie in Verbindung durch die Flechsigsche dorsale Kleinhirnseitenstrangbahn, welche im Hinterseitenstrang ganz an der Peripherie nach außen von der Pyramidenbahn gelegen ist. Sie steigt zur Medulla oblongata auf und verläuft durch den unteren Kleinhirnschenkel, das sogenannte Corpus restiforme, zur Kleinhirnrinde, im wesentlichen des Wurms. Ihren Ursprung hat die dorsale Kleinhirnseitenstrangbahn in den Zellen der Clarkeschen Säule, die besonders im Brustmark entwickelt ist, und in den Zellen der der Clarkeschen Säule in den anderen Höhen des Rückenmarks entsprechenden Stillingschen Nervenkerne. Die Verbindung mit den hinteren

Wurzeln wird dadurch hergestellt, daß sich ein Teil der Fasern der hinteren Wurzeln um die Zellen der Clarkeschen Säule aufsplittert.

Eine zweite Verbindung der Peripherie mit dem Kleinhirn wird hergestellt durch das Gowerssche Bündel oder wenigstens durch einen Teil desselben, der als ventrale Kleinhirnseitenstrangbahn bezeichnet wird; er ist gleichfalls an der Peripherie des Rückenmarks, aber im Vorderseitenstrang gelegen. Das Gowerssche Bündel macht einen großen Umweg, um zum Kleinhirn zu gelangen. Es steigt durch das ganze verlängerte Mark, bis in die Brücke auf, wendet sich dann rückwärts, umschlingt von hinten den Bindearm und gelangt so in das Kleinhirn, wo es gleichfalls in der Rinde endet. Sein Ursprung im Rückenmark scheint der gleiche zu sein, wie der der dorsalen Kleinhirnseitenstrangbahn.

Beide Kleinhirnseitenstrangbahnen führen im wesentlichen ungekreuzte, nur wenige gekreuzte Fasern (im Gegensatz zu demjenigen Teil des Gowersschen Bündels, welcher zum Thalamus und zur Großhirnrinde verläuft und der, wie früher erwähnt, im Rückenmark bereits kreuzt).

2. Das Kleinhirn empfängt Fasern von der unteren Olive und zwar von der gekreuzten Seite. Die Fasern verlaufen wie die der Kleinhirnseitenstrangbahnen im unteren Kleinhirnschenkel zur Kleinhirnrinde. Ihre Funktion ist nicht bekannt.

3. Das Kleinhirn empfängt endlich mächtige Fasermassen durch den mittleren Kleinhirnschenkel (Brückenarm) vom gekreuzten Brückengrau. Auch sie enden in der Kleinhirnrinde.

Verbindung des Großhirns mit dem Kleinhirn.

Da im Brückengrau, wie früher erwähnt, (Leitungsbahnen des Großhirns) eine große Reihe von Bahnen enden, die von der Großhirnrinde entspringen und durch den Hirnschenkelfuß (Pedunculus) verlaufen, so ist durch das eben unter 3. genannte System eine Verbindung des Großhirns mit dem Kleinhirn, eine Großhirn-Brücken-Kleinhirn-Bahn hergestellt. Auf diesem Wege könnte also das Großhirn das Kleinhirn beeinflussen.

4. Vielfach sind Verbindungen des Kleinhirns mit den End-

kernen des N. vestibularis behauptet worden, ohne daß deren Weg bisher mit Sicherheit festgestellt wäre.

b. Zentrifugale Leitungsbahnen des Kleinhirns. Die Kleinhirnrinde besitzt keine Fasern, welche die Grenzen des Kleinhirns überschreiten. Auch die Ausläufer der Purkinjeschen Zellen setzen die Kleinhirnrinde nur mit den grauen Kernen des Kleinhirns inkl. des Deitersschen Kerns in Verbindung. Erst von diesen grauen Kernen entspringen dann die eigentlichen cerebello-fugalen Bahnen. Es sind dies

1. der Bindearm. Er entspringt im Nucleus dentatus, verläuft nach vorn zur Haube der Brücke, kreuzt unterhalb der Vierhügel in der Bindearmkreuzung und verläuft dann weiter nach vorn. Seine Fasern enden zum Teil im roten Kern der Haube, zum Teil im Thalamus.

Da vom roten Kern der Haube, wie früher erwähnt, das Monakowsche Bündel entspringt, das ins Rückenmark absteigt, so ist also auf diesem Wege die Leitung von Erregungen vom Kleinhirn zur Peripherie möglich.

Verbindung des Kleinhirns mit dem Großhirn.

Da vom Thalamus durch die innere Kapsel eine Bahn zur Großhirnrinde besteht, so ist durch denjenigen Teil des Bindearms, dessen Fasern im Thalamus enden, eine Verbindung des Kleinhirns mit dem Großhirn gegeben, eine Kleinhirn-Thalamus-Großhirn-Bahn, in umgekehrter Richtung, wie die soeben erwähnte Großhirn-(Brücken-)Kleinhirn-Bahn.

2. Die Bahnen vom Deitersschen Kern sind als zentrifugale Kleinhirnbahnen zu betrachten, weil im Deitersschen Kern, wie eben erwähnt, Fasern von der Kleinhirnrinde endigen, die also Impulse vom Kleinhirn auf diesen Kern übertragen. Die Bahnen vom Deitersschen Kern steigen durch das verlängerte Mark zum Rückenmark herab und verlaufen hier in erheblicher Mächtigkeit im Vorderstrang und im Vorderseitenstrang.

Funktionen des Kleinhirns.

Im Gegensatz zum Großhirn sind die Beziehungen des Kleinhirns zur Körperperipherie gleichseitige, die linke

Seite des Kleinhirns steht also in Beziehung zur linken Körperseite. Die Symptome von Kleinhirnverletzungen bestehen

1. in Zwangsbewegungen, und
2. in einer besonderen Form der Ataxie (Kleinhirnataxie).

Die Zwangsbewegungen (vergl. das Allgemeine über Zwangsbewegungen oben unter Hirnstamm) treten besonders auf in der ersten Zeit nach der Verletzung und richten sich bei einseitiger Verletzung nach der Seite der Verletzung. Sie können so stark sein, daß das verletzte Tier durch ein ganzes Zimmer sich um seine Längsachse rollt, bis es einen Widerstand findet, der es aufhält. Bei Verletzungen beider Kleinhirnhälften treten Zwangsbewegungen nach hinten auf (Überschlagen nach hinten).

Mit den Zwangsbewegungen scheint eng zusammenzuhängen eine Abweichung der Augen nach einer Seite, die von zuckenden rhythmischen Bewegungen der Augäpfel begleitet ist (Nystagmus).

Auch die Kleinhirnataxie zeigt sich auf der Seite der Verletzung. Sie hat im allgemeinen dieselben Charaktere, wie die sensorische Ataxie (siehe oben), und beruht wahrscheinlich auf der Unterbrechung der Impulse, welche dem Kleinhirn auf dem Wege der Kleinhirnseitenstrangbahnen (siehe oben) zufließen. Luciani unterscheidet als Komponenten dieser Ataxie die Atonie, die abnorme Schlaffheit der Glieder, die Astasie, das Unvermögen, die Glieder ruhig zu halten, wodurch die Bewegung etwas Zitterndes, Sakkadiertes erhält und endlich die Asthenie, eine gewisse Schwäche der Glieder.

Beim Menschen macht sich die Kleinhirnataxie besonders geltend in den Bewegungen des Rumpfes. Daher gleicht der Gang des Kleinhirnkranken, einem vielfach gebrauchten Vergleich zufolge, dem Gange eines Betrunkenen.

Beim Menschen läßt sich auch ein sehr wesentliches Symptom als Folge von Kleinhirnerkrankung feststellen, der Schwindel, und zwar der sogenannte systematische Schwindel, welcher darin besteht, daß der Betroffene die Empfindung hat, daß sich entweder die Gegenstände im Raum und der Raum selbst in einer bestimmten Richtung, etwa von rechts nach links, um ihn drehen, oder daß er die Empfindung einer Scheinbewegung des eigenen Körpers nach einer bestimmten Richtung hat.

Entfernung des ganzen Kleinhirns beim Tier hat ein außerordentlich schweres Krankheitsbild zur Folge. Das Tier kann

sich nur mit Mühe unter stetem Taumeln und Fallen fortbewegen. Der Vogel ohne Kleinhirn kann nicht mehr fliegen.

Eine Lokalisation im Kleinhirn, wie eine solche im Großhirn festgestellt ist, ist im Kleinhirn noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen. Man weiß vielmehr, daß große Zerstörungen der Kleinhirnhemisphäre (im Unterschied zu solchen des Wurms) auch beim Menschen ohne schwere Folgen bleiben können.

Von Gall war eine Beziehung des Kleinhirns zum Geschlechtstrieb behauptet worden, eine Aufstellung, die völlig nnd endgültig widerlegt ist.

E. Das sympathische System.

Das sympathische System umfaßt die glatten Muskeln, den quergestreiften Herzmuskel und die Drüsen. Der Name stammt von dem Grenzstrang des Sympathicus, indessen geht eben der Rahmen desjenigen, was man als sympathisches System bezeichnet, weit über das Innervationsgebiet des Sympathicus heraus und erstreckt sich auf alle die eben genannten Gebilde. Um Mißverständnisse zu vermeiden, hat man das sympathische Nervensystem daher auch als ganglionäres oder auch als autonomes Nervensystem zu bezeichnen vorgeschlagen.

Unwillkürlichkeit der Organe des sympathischen Systems.

Die Bewegungen der Organe des sympathischen Systems sind im allgemeinen unwillkürlich, aber doch nicht durchweg, so z. B. ist die Entleerung der Blase, die durchaus zum sympathischen System gehört, eine willkürliche[1]).

Keineswegs ist das sympathische Nervensystem unabhängig von dem cerebrospinalen Nervensystem, vielmehr gehen die sympathischen Nerven sämtlich aus dem cerebrospinalen Nervensystem hervor. Es ist ja auch bekannt, daß, wenn auch nicht im eigentlichen Sinne der Willkür, so doch hochstehende psychische Vorgänge, wie Vorstellungen und Gemütsbewegungen, einen sehr großen Einfluß auf die Funktionen des sympathischen Systems haben, z. B. auf Herz und Gefäße.

Pawlow hat aus dieser Beeinflussbarkeit des sympathischen Systems durch psychische Vorgänge sogar neue Methoden für die Erforschung der

[1]) Dafür, daß andererseits nicht alle unwillkürlichen Bewegungen dem sympathischen System angehören, ist die Atmung ein Beispiel.

psychischen Vorgänge beim Tier abgeleitet. Er hat z. B. festgestellt, daß die Magendrüsen Magensaft sezernieren, auch wenn die Speisen gar nicht in den Magen gelangen, nur infolge des Appetits oder der Begierde zu essen u. s. w.

Ursprung der sympathischen Nerven aus dem cerebrospinalen Nervensystem.

Alle sympathischen Nerven entspringen aus dem cerebrospinalen Nervensystem, aber nicht aus jedem Teil, sondern nur aus ganz begrenzten Abschnitten des cerebrospinalen Nervensystems entspringen sympathische Nerven.

Im Gebiete des Hirnstamms entspringen sympathische Nerven nur aus dem Mittelhirn (Mittelhirnanteil) und aus dem verlängerten Mark (Bulbäranteil).

1. Mittelhirnanteil: Sphincter iridis und Ciliarmuskeln.
2. Bulbäranteil: Dilatator iridis. Müllersche Muskeln. Herz. Blutgefäße der Schleimhäute des Kopfes.
   Eingeweidekanal vom Mund bis zum Colon descendens.
   Ausstülpungen dieser Region (Muskeln der Trachea und der Lungen, Magendrüsen, Leber, Pankreas).

Im Gebiete des Rückenmarks entspringen sympathische Nervenfasern nicht aus dem Halsmark, sondern nur zunächst aus dem Brustmark und dem Lendenmark, bis zum zweiten Lumbalsegment und dann wieder aus dem Sakralmark vom zweiten bis zum vierten Sakralsegment.

3. Hauptanteil: Arterien, Muskeln, Drüsen der Haut.
   Blutgefäße der Eingeweide zwischen Mund und Rectum,
   Blutgefäße der Lungen und des Baucheingeweide.
   Arterien der Skelettmuskeln. Muskeln der Milz, des Ureters und der inneren Geschlechtsorgane.
4. Sakralteil: Gefäße des Anus, des Rectums und der äußeren Geschlechtsorgane.
   Wände des Colons descendens bis zum Anus.
   Blase und Urethra.
   Muskeln der äußeren Geschlechtsorgane.

Soweit die sympathischen Fasern aus dem Rückenmark hervorgehen, entspringen sie aus der grauen Substanz, nämlich aus den Zellen des Seitenhorns. Sie verlaufen dann zunächst in die vorderen Wurzeln und dann durch die Rami communicantes

albi zum Grenzstrang. Die letzteren findet man daher nur in denjenigen Segmenten des Rückenmarks, von denen sympathische Fasern ausgehen.

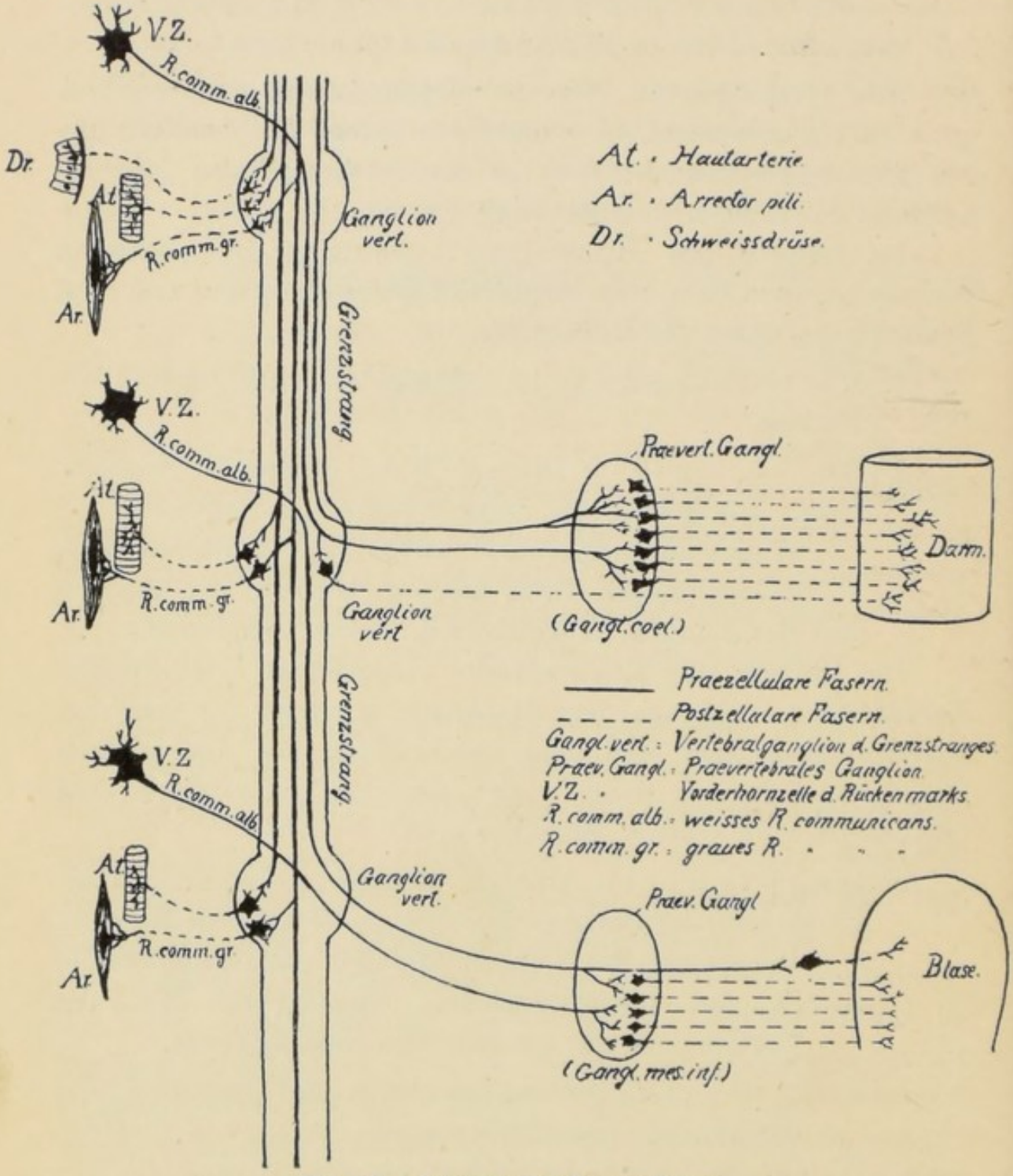


Fig. 57. Schema des Sympathicus.

Die Fasern vom Mittelhirn verlaufen im Oculomotorius zusammen mit den anderen Oculomotoriusfasern.

Die Fasern des Bulbäranteils verlaufen im Nervus glossopharyngeovagus, vor allem diejenigen, welche die Hemmungswirkungen auf das Herz vermitteln. In der Chorda tympani

verlaufen Fasern dieses Anteils zu den Speicheldrüsen und der Tränendrüse.

Die sympathischen Ganglien.

Das besondere Kennzeichen des sympathischen Nervensystems sind die sympathischen Ganglien, welche überall in die Bahn der sympathischen Nerven eingeschaltet sind, im Gegensatz zu den Nerven für die quergestreifte Körpermuskulatur, welche ohne Unterbrechung von der Cerebrospinalachse bis zu ihrer Endigung in der quergestreiften Muskulatur verlaufen.

Durch Langley wissen wir, daß so eine jede sympathische Nervenfaser zwischen Cerebrospinalachse und Peripherie einmal und nur einmal in einem sympathischen Ganglion unterbrochen ist (nach der Neuronlehre splittert sich eine sympathische Nervenfaser immer einmal um die Zelle eines sympathischen Ganglion auf, und aus dieser Zelle geht dann wieder ein neues Neuron hervor). Man unterscheidet daher im Verlaufe eines jeden sympathischen Nerven zwei Abschnitte, einen präganglionären oder präcellulären und einen postganglionären oder postcellulären.

Das Nikotin ist ein spezifisches Gift für die sympathischen Ganglien, so daß, wenn ein Tropfen einer dünnen Nikotinlösung auf ein sympathisches Ganglion gebracht wird, die Leitung durch dieses Ganglion für einige Zeit unterbrochen wird, so daß dann also die Reizung der präganglionären Strecke unwirksam, die Reizung der postganglionären Strecke jedoch nach wie vor wirksam ist.

Die Ganglien des Rückenmarks-Anteils des sympathischen Systems.

Die Ausbreitung der sympathischen Ganglien, welche mit den aus dem Rückenmark austretenden sympathischen Nervenfasern in Verbindung stehen, ist eine weit größere, als die der Rami albi. So finden wir das Ganglion supremum fast am Schädelgrunde tief in den Muskeln des Halses, es bezieht seine Fasern aus der 1.—7. Thorakalwurzel, und wir finden vom Thorakalmark ab abwärts ununterbrochen eine Kette segmental angeordneter vertebraler Ganglien, bis zum Steißbein hin. Die ersten 2—3 Brustganglien sind meist in dem Ganglion stellatum ver-

einigt, die letzten in dem meist unpaaren Ganglion coccygeum. Diese Ganglien liegen jedoch nicht an den entsprechend hohen Wurzeln, sondern an den Spinalnerven, zu denen sie — und zwar hauptsächlich nur durch die grauen Rami — ihre Fasern entsenden. So bekommt etwa das vierte Lumbalganglion der Katze Fasern von 5 oder 6 weißen Rami, sendet aber seine Fasern hauptsächlich zum vierten Lumbalnerven.

Diese Ganglien des Grenzstranges bezeichnet man auch als vertebrale, sie geben ihre Fasern an spinale Nerven ab und versorgen im wesentlichen die glatte Muskulatur und die Drüsen der Haut mit Ausnahme des Ganglion supremum, welches daneben auch innere Augenmuskeln innerviert.

Von den vertebralen Ganglien unterscheidet man die prävertebralen, welche für die Eingeweide selbst bestimmt sind. Es sind das in erster Linie der Plexus solaris der Bauchhöhle, zu dem die Splanchnici hinführen, und der den größten Teil der Baucheingeweide versorgt.

Das Ganglion des Oculomotorius ist das Ganglion ciliare.

Die Ganglien des Bulbäranteils sind in erster Linie der sympathische Anteil des Ganglion jugulare, sowie die Ganglien des Herzens, und wahrscheinlich haben die sympathischen Plexus des Darms, der Auerbachsche und der Meißnersche, den Wert von Vagusganglien.

Ganglion oticum und sphenopalatinum sind in den Lauf der sympathischen Fasern zu den Drüsen des Kopfes eingeschaltet.

Einzelne Organe des sympathischen Systems.

Innere Muskeln des Auges und glatte Muskeln der Orbita.

1. Der Akkomodationsmuskel wird vom Oculomotorius innerviert.

2. Die Pupille. Die Bewegungen der Pupille werden bewirkt durch die beiden antagonistischen Muskeln: a) den Sphinkter, der vom Oculomotorius, und b) den Dilatator, der vom Halssympathicus versorgt wird (vergl. über den Lichtreflex der Pupille unter Hirnstamm).

3. Die glatte Muskulatur der Orbita wird vom Sympathicus innerviert.

Reizung des Halssympathicus.

Reizung des Sympathicus am Halse bewirkt demnach Erweiterung der Pupille, Erweiterung der Lidspalte und Protrusio bulbi, daneben eine Verengung der Kopfgefäße, welche besonders am Kaninchenohr deutlich zu beobachten ist.

Durchschneidung des Halssympathicus wirkt genau im umgekehrten Sinne.

Herz.

Die Innervation des Herzens wird an anderer Stelle behandelt.

Ösophagus.

Durch den Ösophagus wird die Nahrung mit Hilfe der Peristaltik, d. h. einer sich wellenförmig durch die glatte Muskulatur des Ösophagus fortpflanzenden Kontraktion in den Magen befördert Diese Muskulatur wird innerviert durch den Vagus.

Magen.

Der Magen ist durch zwei tonisch kontrahierte Ringmuskeln an der Cardia und dem Pylorus nach beiden Seiten abgeschlossen, mit Ablauf jeder peristaltischen Welle im Ösophagus wird die Cardia geöffnet. Dann wird der Mageninhalt durch peristaltische Bewegungen und unter rhythmischer Öffnung des Pylorus in den Darm befördert.

Über den Brechakt vergl. unter Hirnstamm.

Dünn- und Dickdarm.

Die Peristaltik des Dünn- und Dickdarms besteht

1. aus Pendelbewegungen und
2. aus einer fortschreitenden Kontraktionswelle.

Die Nerven sind die Vagi und die Splanchnici, letztere enthalten im wesentlichen hemmende Fasern für die Darmbewegung.

Blase.

Die Blase hat zwei Muskelsysteme, 1. den Sphinkter und 2. den Detrusor.

Der Sphinkter wird vom N. hypogastricus, der Detrusor vom N. erigens innerviert.

Die Entleerung der Blase geschieht, sei es reflektorisch,

sei es willkürlich, in der Weise, daß zuerst die dauernd bestehende „tonische“ Kontraktion des Sphinkter gehemmt wird, so daß sich der Blasenhals öffnet, und daß dann erst durch Kontraktion des Detrusor der Harn ausgestoßen wird.

Mastdarm.

Die Innervation des Mastdarms ist eine ganz analoge, wie die der Blase.

Genitalien.

Über die Reflexe der Erektion und Ejakulation vergl. unter Rückenmark.

Auch die weiblichen Genitalien, die Bewegungen des Uterus, die Wehentätigkeit, werden durch Reflexe vom Rückenmark aus beeinflußt. Jedoch kann auch beim Hunde ohne Rückenmark die Geburt durch die Kontraktion der Uterusmuskulatur, unabhängig vom Rückenmark geschehen.

Reflexe auf das sympathische System.

In den sympathischen Ganglien finden keine Reflexe statt. Vielmehr müssen die sensiblen Erregungen, welche die Organe des sympathischen Systems auf reflektorischem Wege beeinflussen, alle, und zwar auf dem Wege der hinteren Wurzeln oder der Hirnnerven, durch die Cerebrospinalachse gehen. Besondere sensible sympathische Fasern gibt es nicht.

12. Sinnesphysiologie.

Einleitung.

Definition des Begriffes Sinnesorgane.

Sinnesorgane sind solche peripheren Nervenendapparate, welche befähigt sind, irgend einen äußeren Reiz aufzunehmen und zentralwärts weiterzuleiten.

Gebräuchliche Einteilung der Sinnesorgane in höhere und niedere (etwas willkürlich).

1. Höhere, kompliziert gebaute, denen psychisch Empfindungen höherer Art entsprechen:
   a) Auge,
   b) Ohr.
2. Niedere, einfacher gebaute:
   a) Geruchsorgane,
   b) Geschmacksorgane,
   c) Hautsinnesorgane usw.

Der physiologische Reiz.

Spezifische Disposition: Jedes Sinnesorgan spricht auf eine bestimmte Reizart besonders leicht an (Gesetz der spezifischen Disposition).

Beispiel: 1. Auge (Lichtwellen),
2. Ohr (Schallwellen).

Adäquate und inadäquate Reize: Diejenigen Reize, für welche ein Sinnesorgan besonders disponiert ist, nennt man adäquate, andere inadäquate.

Empfindung.

Trifft ein Reiz ein Sinnesorgan, so wird derselbe im Sinnesnerven zentralwärts zum Gehirn fortgeleitet. In welcher Weise dies geschieht, d. h. in welche Energieform der äußere Reiz übergeführt wird, ist nicht bekannt. Elektrische Vorgänge spielen wahrscheinlich nur die Rolle des begleitenden Nebenumstandes.

Ist der Reiz bis zu den Hirnsinneszellen gelangt, so werden diese in Erregung versetzt (biologischer Vorgang). Der psychische Parallelvorgang hiervon ist die uns zum Bewußtsein kommende Empfindung. Beispiel: Sinnesorgan: Auge. Wirksamer äußerer Reiz: Lichtwelle. Fortleitung des Reizes im N. opticus. Empfindung der farblosen oder farbigen Helligkeit.

Gesetz der spezifischen Sinnesenergien (Johannes Müller).

Wird ein Sinnesnerv in seinem Verlauf durch irgendwelchen Reiz in Erregung versetzt, so zeigt sich die Empfindung, welche wir haben, stets unabhängig von der Art des angewandten Reizes. Die Empfindung ist bei Reizung des gleichen Sinnesnerven ihrer Art nach stets die gleiche. Sie ist nur definiert durch die dem entsprechenden Sinnesorgan zugeordnete Empfindung. Es hat also den Anschein, als ob eine bestimmte Energie dem Nerven selbst oder den zentraler gelegenen Hirnsinneszellen zukommt (spezifische Sinnesenergie).

Beispiel: Reizung der Chorda tympani in der Paukenhöhle hat eine Geschmacksempfindung zur Folge.

Das Gesetz von den spezifischen Sinnesenergien gilt im großen und ganzen ziemlich uneingeschränkt. Für die niederen Sinne scheint es nicht ganz so streng zuzutreffen.

Die Art der Empfindung ist bestimmt:

1. durch die Zugehörigkeit zu einem bestimmten Sinnesorgan (Modalität), z. B. Empfindung eines Klanges, Zugehörigeit zum Gehörsorgan. Zwischen Modalitäten besteht kein Übergang.
2. Durch eine besondere Empfindung im Gebiete eines Sinnesorgans (Qualität). Zwischen verschiedenen Qualitäten ist ein Übergang möglich.
   Zum Beispiel: 1. Unterschied von Rot und Grün,
   2. Unterschied des Tones c vom Tone g.
3. Durch die Intensität der Empfindung. (Dieselbe geht nicht immer parallel der Intensität des Reizes.) Sie ist auch abhängig von der Stimmung des Sinnesorgans oder der Hirnanatomie und von der Dauer des Reizes.
4. Durch den sogenannten Empfindungston, der jeder

Empfindung zugeordnet ist, den der Lust, Unlust oder Indifferenz.

Beispiel: Sehen wir eine grüne Farbe, hören wir den Durdreiklang, so ist die Empfindung, welche wir haben, von einem angenehmen Gefühl begleitet.

Maß der Intensität unserer Empfindung: Ein absolutes Maß für unsere Empfindung gibt es nicht. Wir können nur zwei Empfindungsintensitäten miteinander vergleichen und die eine größer als die andere beurteilen oder umgekehrt.

Empfindungsschwelle (Schwellenwerte): Es gibt Reize, welche nicht groß genug sind, eine Empfindung hervorzurufen (unterschwellige Reize). Reize, welche eben über die Schwelle unserer Empfindung treten, nennt man Reizschwellen oder einfache Schwellen, ihre Intensität im besonderen einfache Schwellenwerte. Diese einfachen Schwellen geben ein Maß für die Empfindlichkeit eines Sinnesorgans.

Generelle, spezifische Schwelle: Ist eine Empfindung nur so stark, daß sie der Modalität nach eben erkennbar wird, so heißt man diese Schwelle generelle; wird sie auch der Qualität nach eben erkennbar, so nennt man diese Empfindungsschwelle spezifische Schwelle.

Beispiel: Ein ganz schwacher, dem Auge eben bemerkbarer Lichtreiz erscheint ihm farblos. Wird die Lichtintensität vergrößert, so gibt es eine Intensität, bei der die Empfindung der farblosen Helligkeit in die der farbigen umschlägt.

Unterschiedsschwellen: Damit sich die Empfindung, welche einen Reiz hervorruft, von der eines zweiten Reizes eben merklich unterscheidet, muß der Unterschied der Reizgrößen einen ganz bestimmten Wert haben. Diesen Wert nennt man Unterschiedsschwellen.

Weberches Gesetz: 1. Die Unterschiedsschwellen sind unabhängig von der absoluten Größe der angewandten Reize. 2. Sie sind stets ein bestimmter Bruchteil des Anfangsreizes. 3. Anfangsreiz und der eine eben merkliche Empfindungsänderung hervorrufende zweite Reiz stehen in einem bestimmten konstanten Verhältnis. (Dieses Gesetz ist von Weber nur für die Tastunterschiedsschwellen aufgestellt, von Fechner auf die Unterschiedsschwellen aller Sinnesorgane erweitert.)

Fechners psychophysisches Gesetz: Unter der Voraussetzung, daß bei Bestimmung der Unterschiedsschwellen die eben merkliche Zunahme der Empfindung stets gleichen Empfindungsgrößen entspricht, stellte Fechner sein sogenanntes psychophysisches Gesetz auf. Es besagt: Wird die Reizgröße in einem bestimmten Verhältnis vermehrt, so wächst die Stärke der Empfindung immer um einen gleich großen Betrag.

Dieses Gesetz ist von Fechner aus dem Weberschen abgeleitet. Mathematisch formuliert lautet das Gesetz

$$E = K \cdot \log R$$

E = Empfindung, K = Konstante, R = Reizgröße.

Diese Formulierung des Gesetzes ergibt sich leicht aus der Definition des Logarithmus.

Kritik des Fechnerschen Gesetzes: Das Gesetz ist nicht richtig, weil

1. die oben gemachte Voraussetzung für die Gültigkeit des Gesetzes eine etwas willkürliche ist;
2. weil die Größe einer Empfindung nur durch Vergleich mit einer anderen Empfindung gemessen werden kann. Es läßt sich die Größe einer Empfindung nicht durch eine Reizgröße ausdrücken.
3. weil das Webersche Gesetz, auf welchem das Fechnersche beruht, nur für Schwellenwerte und nicht für überschwellige Reize aufgestellt ist.

Abhängigkeit der Dauer der Empfindung von der des Reizes: Es ist eine gewisse Zeit erforderlich, bis ein peripherer Reiz von uns empfunden wird. (Psychische Reaktionszeit.) Die Empfindungen überdauern den Reiz (Nachempfindung).

Bedeutung der Empfindung für den Menschen: Die Empfindung ist ein psychischer Vorgang, hervorgerufen durch die Tätigkeit von Hirnzellen (biologischer Prozeß). Unsere Empfindungen projizieren wir in die Außenwelt (Gesetz der Projektion nach außen). Die Empfindung existiert objektiv nicht. Es gibt außer uns keinen Ton, keinen Geruch usw. Ihr Wesen für den Menschen beruht darauf, daß er nur durch ihre Brille ein Bild von der Welt erhält.

Gesichtssinn.

Wir sehen die Objekte der Außenwelt durch Vermittelung des Lichtes, das von ihnen in unser Auge dringt und zu dem peripherischen Endapparat des N. opticus, der Netzhaut gelangt.

Der in der Netzhaut erzeugte Reiz wird auf die Fasern des Sehnerven übertragen und von diesem dem Gehirn zugeleitet. Diesem Erregungsvorgange im Gehirn (Hinterhauptslappen) entspricht die Lichtempfindung und auf ihrer Grundlage bildet sich die räumliche Gesichtswahrnehmung.

Wir haben demnach zu betrachten:

I. Die Lehre von den Wegen des Lichtes im Auge, oder, da es sich hier fast nur um Lichtbrechung handelt, die Dioptrik des Auges.

II. Die Lehre von den Empfindungen des Sehnervenapparates.

III. Die Lehre von den Gesichtswahrnehmungen.

I. Die Dioptrik des Auges.

Das menschliche Auge gleicht einer photographischen Kamera, in welcher die an der Vorderseite befindliche Konvexlinse auf dem Hintergrunde ein umgekehrtes verkleinertes Bild der Aussenwelt entwirft. Der Konvexlinse der Kamera entspricht im Auge ein System brechender Flächen, den Hintergrund stellt die Netzhaut dar. Daß auf dieser in der Tat die außen befindlichen Gegenstände umgekehrt und verkleinert abgebildet werden, läßt sich direkt durch den Versuch an dem herausgeschnittenen Auge eines Kaninchens zeigen: Durch die Sklera sieht man das auf die Netzhaut geworfene Bild durchscheinen (Scheiner, 1609).

Die lichtbrechenden Flächen.

Während in der photographischen Kamera nur eine einfache Linse zur Bilderzeugung dient, muß der zur Netzhaut gehende Lichtstrahl folgende fünf brechende Medien durchsetzen:

1. die Tränenschicht, welche die Hornhaut überzieht;
2. die Hornhaut;
3. den Humor aqueus der vorderen Kammer;
4. die Linse;
5. den Glaskörper.

Um den Gang der Lichtstrahlen durch diese Medien zu verfolgen, muss man kennen:

a) Den Brechungsindex jedes dieser Medien (d. h. diejenige Zahl, welche angibt, wievielmal beim Übergang aus der Luft in das betreffende Medium der Sinus des

Einfallswinkels grösser ist als der Sinus des Brechungswinkels).

b) Die Form der brechenden Medien.

c) Die Entfernung der brechenden Flächen von einander und von der Netzhaut.

a) Der Brechungsexponent oder -index der Tränenschicht vor der Hornhaut, der Hornhaut selbst, des Humor aqueus und des Glaskörpers ist fast genau gleich, nämlich (der Brechungsexponent der Luft = 1 gesetzt) = 1.34, also etwas grösser als der des Wassers = 1.33. Die Linse, die beim Menschen etwa 4 mm dick ist, besteht aus konzentrischen Schichten, deren Brechungsvermögen kontinuierlich von außen nach innen zum Linsenkern zunimmt. Durch die Schichtung ist erreicht, daß das gesamte Brechungsvermögen, „Totalindex", der Linse noch größer ist, als wenn sie bei gleicher äußerer Gestalt nur aus ihrer Kernsubstanz bestände. Wir nehmen der Vereinfachung halber an, daß die Linse gleichmäßig aus einer Substanz gebildet ist, deren Brechungsvermögen 1.437 (= Totalindex der Linse) beträgt, sodaß die brechende Wirkung dieser hypothetischen Linse gleich der der wirklichen geschichteten ist.

Wir haben dann für die Berechnung des Ganges der Lichtstrahlen nur 3 Medien im Auge zu berücksichtigen:

1. ein vorderes, vor der Linse gelegenes (Tränenschicht + Hornhaut + Humor aqueus);
2. die Linse;
3. ein hinteres, der Glaskörper, von gleichem Brechungsexponenten wie Medium 1.

Da die Brechungsexponenten der 3 Medien viel weniger von einander verschieden sind, als der des ersten Medium von dem der Luft, so werden die Lichtstrahlen an der Cornea am stärksten gebrochen. In der Tat werden die Lichtstrahlen auch dann noch im Auge gebrochen und zu einem allerdings unscharfen Bilde vereinigt, wenn die Linse z. B. wegen Trübung (grauer Star) aus dem Auge entfernt worden ist.

b) Die Form der brechenden Flächen, d. h. 1. der Vorderfläche der Hornhaut (als Begrenzung des vorderen Mediums), 2. der vorderen Linsenfläche; 3. der hinteren Linsenfläche.

Alle drei Flächen sind annähernd zentriert und sphärisch. Die Größe ihrer Krümmung wird ausgedrückt durch die Größe

ihres Krümmungshalbmessers. Die (verkleinerten) Spiegelbilder von sphärischen Spiegeln sind um so kleiner, je kleiner ihr Krümmungsradius, je gewölbter also die Spiegelfläche ist. Aus der Größe der Spiegelbilder, welche die Hornhaut und die beiden Linsenflächen von leuchtenden Gegenständen liefern, werden ihre Krümmungshalbmesser berechnet. Um diese Spiegelbilder wahrzunehmen, beleuchte man im Finstern ein Auge von der einen Seite her durch eine Kerzenflamme und beobachte von der anderen Seite; man erblickt dann auf dem dunklen Hintergrund der Pupille drei Spiegelbildchen der Flamme (Purkinje-Sansonsche Bildchen, s. Fig. 58).

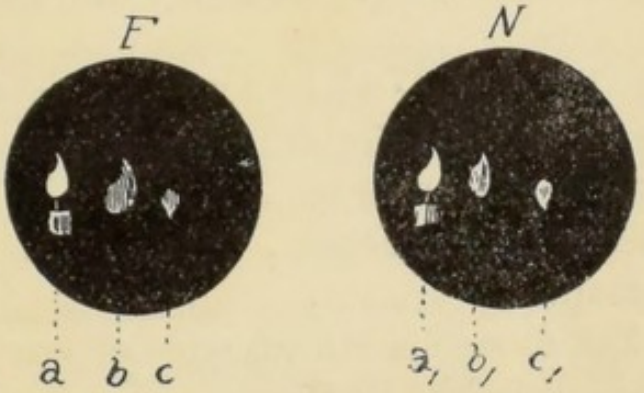


Fig. 58. Purkinje-Sansonsche Spiegelbildchen im Auge. F beim Sehen in die Ferne, N in die Nähe. a Spiegelbild auf der Hornhaut, b auf der vorderen, c auf der hinteren Linsenfläche, a′, b′, c′ entsprechend.

1. Ein helles aufrechtes von der Hornhaut.
2. Ein „aufrechtes" größeres, aber lichtschwächeres von der vorderen Linsenfläche.
3. Ein umgekehrtes, stark verkleinertes, aber ziemlich lichtstarkes von der hinteren Linsenfläche.

Um die Größe dieser Spiegelbildchen am lebenden Auge zu messen, konstruierte Helmholtz das Ophthalmometer. Vor dem Objektiv eines Fernrohres sind zwei Glasplatten angebracht, welche gegen die Axe des Fernrohrs geneigt sind und von welchen die eine nur die eine Hälfte, die andere nur die andere Hälfte des Objektivs bedeckt. Durch die schräge Stellung der beiden Glasplatten erscheint ein durch sie betrachteter Gegenstand seitlich verschoben und doppelt. Die gegeneinander drehbaren Glasplatten werden nun so gestellt, daß die doppelt erscheinenden Spiegelbildchen eines leuchtenden Objekts sich mit ihren inneren

Rändern berühren. Aus der Größe der Winkelstellung beider Platten kann man bei Kenntnis der Größe des Objekts und seiner Entfernung vom Auge die Größe des Spiegelbildchens und aus dieser wiederum die Größe des Krümmungshalbmessers berechnen.

So sind folgende Werte ermittelt worden:

der Krümmungshalbmesser der Vorderfläche der Hornhaut (in ihrem Scheitel) . . . . . = 8 mm.

der Krümmungshalbmesser der vorderen Linsenfläche (bei erschlaffter Akkommodation . . = 10 mm.

der Krümmungshalbmesser der hinteren Linsenfläche . . . . . = 6 mm.

c) der Abstand der lichtbrechenden Flächen.

Abstand vom Scheitel der vorderen Hornhautfläche:

der vorderen Linsenfläche . . . . . 3,7 mm,

der hinteren Linsenfläche . . . . . 7,5 mm,

der Netzhaut . . . . . 22,8 mm.

Alle diese Zahlen stellen Mittelwerte der von verschiedenen Untersuchern angegebenen Werte dar.

Die optische Achse verbindet die Krümmungsmittelpunkte der drei brechenden Flächen und geht vom Mittelpunkte der

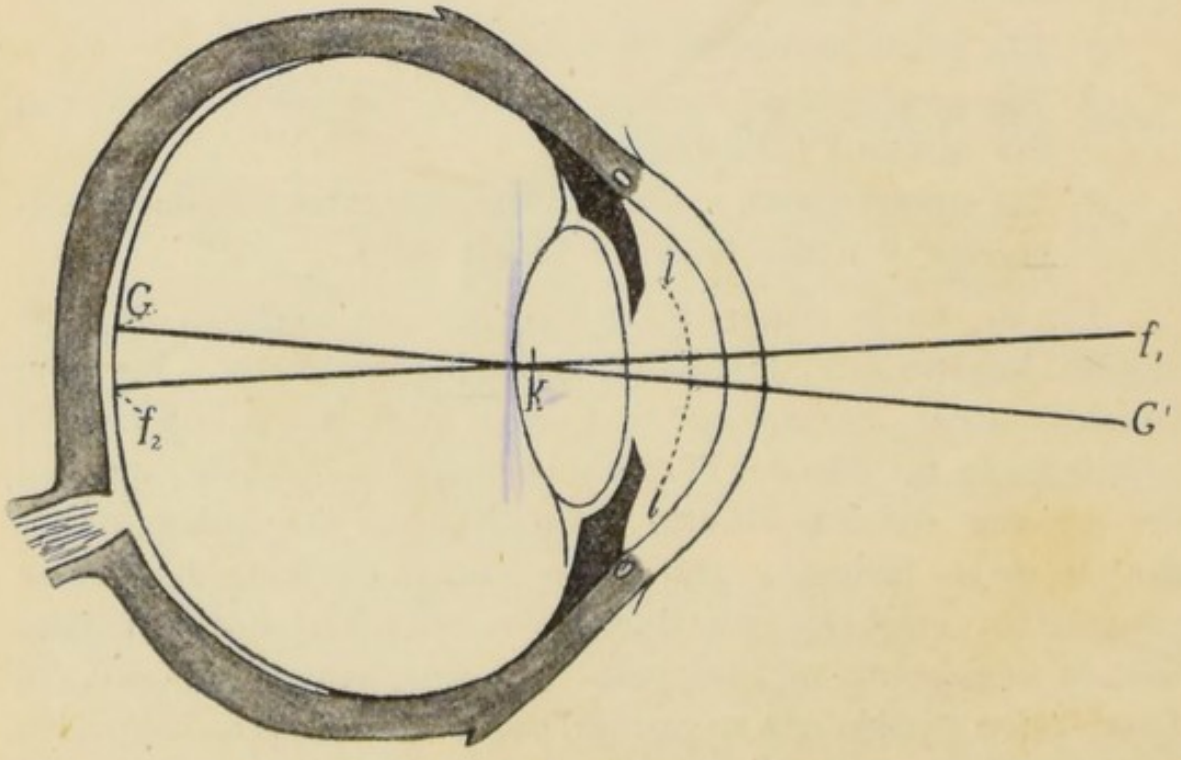


Fig. 59.

Hornhaut durch die Mitte des Auges nach hinten zu einer zwischen dem gelben Fleck und dem Eintritt des Sehnerven gelegenen Stelle ($f_1 f_2$, Fig. 59).

Das Auge stellt demnach ein zentriertes System brechender Flächen dar.

Auf Grund der unter a, b und c angegebenen Werte kann man ein „schematisches Auge" (Listing) als optisches, zentriertes System von drei brechenden sphärischen Flächen und zwei Medien mit verschiedenen Brechungsexponenten konstruieren. Um an diesem mit Hilfe optisch-mathematischer Gesetze den Gang der Lichtstrahlen zu verfolgen, kann man, ohne zu große Fehler zu begehen, eine noch weitere Vereinfachung vornehmen.

Man denkt sich dann, das Auge bestehe aus nur einem brechenden Medium vom Brechungsexponenten des Humor aqueus = 1.34, mit einer vorderen, konvexen Fläche (Fig. 59) ll, deren Krümmungsmittelpunkt den Knotenpunkt K bildet, und deren Radius 5 mm beträgt. „Das reduzierte Auge" (Listing) $f_1 f_2$ ist die optische Achse des reduzierten Auges.

In einem solchen reduzierten Auge findet man für einen bestimmten Objektpunkt den zugehörigen Bildpunkt an der Stelle, an welcher eine Linie vom Objektpunkt durch den Knotenpunkt gezogen die Netzhaut trifft.

Eine solche Linie heißt Richtungslinie oder Sehstrahl; für mehrere solcher Linien ist der Knotenpunkt der Kreuzungspunkt der Richtungslinien.

Der Winkel, den die von den äußersten Punkten des Objektes ausgehenden Richtungsstrahlen am Knotenpunkt einschließen, heißt der Sehwinkel oder Gesichtswinkel.

Diejenige Richtungslinie, welche die Fovea centralis trifft, die Stelle des deutlichsten Sehens, heißt Gesichtslinie oder Sehachse (G G_1, Fig. 59). Sie fällt nicht mit der optischen Achse zusammen, sondern bildet mit ihr einen Winkel (von 4°—7°).

Das Bild, das eine sphärische Linse von einer ebenen Fläche entwirft, ist sphärisch gekrümmt. Daher erscheinen auf der Platte der Camera obscura, wenn der zentrale Teil des Bildes scharf eingestellt ist, die peripherischen Teile verwaschen und verzerrt, weil für sie der Ort des deutlichsten Bildes weiter vorn liegt. Der Hintergrund des Auges stellt nun eine Hohlkugel-

fläche vor, wobei die peripherischen Teile mehr nach vorn liegen, als das Zentrum; daher werden auf der Netzhaut auch die seitlichen Teile des Objektes scharf abgebildet. Diese Eigenschaft des Auges nennt man seine Periskopie.

Akkommodation.

Im ruhenden Auge, wie wir es bisher betrachtet haben, liegt die Netzhaut im Brennpunkt des brechenden Systems; es werden daher nur solche Strahlen auf der Netzhaut zum Bildpunkt b vereinigt, die von einem Objektpunkt aus unendlicher Entfernung kommend parallel einfallen (siehe Fig. 60). Nahe

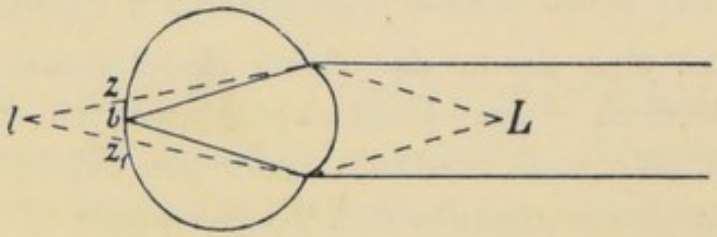


Fig. 60. Das ruhende Auge vereinigt parallele Strahlen auf der Netzhaut in B. Strahlen die von einem nahegelegenen Punkte L ausgehen, haben ihren Vereinigungspunkt hinter der Netzhaut in l und werden unscharf abgebildet, ZZ_1.

Objektpunkte (L), von welchen die Strahlen in divergierender Richtung ausgehen, haben erst hinter der Netzhaut ihren Bildpunkt (l), auf der Netzhaut selbst geben die noch nicht vereinigten Strahlen einen Bildkreis, Zerstreuungskreis (ZZ_1).

Durch Zerstreuungskreise wird das Sehen undeutlich; wenn nämlich von zwei Punkten zwei getrennte punktförmige Bilder auf der Netzhaut entworfen werden, so werden die Punkte

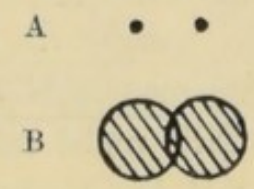


Fig. 61. Unscharfe Abbildung. A Zwei Punkte, B deren Zerstreuungskreise auf der Netzhaut.

leicht als solche erkannt. Wenn jedoch an Stelle jedes Punktes ein Zerstreuungskreis auf der Netzhaut sich bildet, so decken sich die beiden Kreise bei geringem Abstande teilweise, und es

wird nur ein unscharf erscheinender Punkt wahrgenommen (Fig. 61).

Damit nun auch von nahen Objektpunkten in der Netzhaut keine Zerstreuungskreise sondern Bildpunkte entstehen, werden die einfallenden Strahlen stärker gebrochen, das Auge vergrößert seine lichtbrechende Kraft. Dies geschieht durch eine Gestaltsveränderung der Linse, welche in einer stärkeren Krümmung besonders der vorderen Fläche derselben besteht. Diese Fähigkeit des Auges, sich auf Objekte in verschiedener Entfernung scharf einzustellen, heißt seine Akkommodation. Die Akkommodation erhöht also die Lichtbrechung im Auge; im nichtakkommodierten Auge (bei Akkommodationsruhe) hat die Lichtbrechung ihr Minimum.

Bei stärkster Akkommodation verkleinert sich der Krümmungsradius der vorderen Linsenfläche von 10 auf 6 mm, der der hinteren von 6 auf 5,5 mm. Infolge dieser Verdickung der Linse rückt ihre Vorderfläche nach vorn nach der Cornea zu und schiebt den ihr aufliegenden Irisrand gleichfalls nach vorn, während die hintere Linsenfläche infolge des Widerstandes des Glaskörpers fast unverändert an ihrem Ort bleibt.

Die Fähigkeit des Auges, sich dem Sehen für die Nähe und Ferne anzupassen, wird durch den Pater Scheinerschen Versuch demonstriert.

Wenn man durch zwei kleine Stichöffnungen in einem Kartenblatt, deren gegenseitiger Abstand kleiner als der Durchmesser der Pupille ist, auf einen nahen leuchtenden Punkt blickt, so erscheint er einfach, sieht man an ihm vorbei in die Ferne, so erscheint er doppelt. Im ersten Falle haben sich die beiden von dem leuchtenden Punkt durch die Stichöffnungen in das Auge gelangenden Strahlenbündel auf der Netzhaut vereinigt, im letzten Fall treffen sie dort an zwei Stellen die Netzhaut, und ihre Vereinigung findet erst hinter ihr statt.

Die Veränderungen selbst, die bei der Akkommodation eintreten, lehren die bereits erwähnten Purkinje-Sansonschen Bildchen kennen. Bei der Akkommodation verändert sich den Gestaltsveränderungen der Linse entsprechend das Bildchen a gar nicht, b wird erheblich kleiner und rückt näher an a, c wird nur wenig kleiner. Vergl. Fig. 59.

Mechanismus der Akkommodation (nach Helmholtz).

Das ruhende Auge ist für die Ferne eingestellt. Bei dieser Ruhestellung wird durch das Ligamentum suspensorium lentis

s. Zonula Zinnii die elastische Linse fixiert und durch die Spannung des Bandes infolge des intraokularen Druckes ein Zug auf den Äquatorialrand derselben ausgeübt, so daß der Äquatorialdurchmesser größer, der Dickendurchmesser kleiner, die Flächen also weniger gewölbt sind. Bei der Einstellung für die Nähe wird durch die Kontraktion des aus glatten Muskelfasern bestehenden M. tensor chorioi deae s. ciliaris die Ursprungsstelle der Zonula Zinii an der Chorioidea nach vorn gezogen und damit die Spannung der Zonula vermindert. Das bewirkt, daß die Linse, ihrer Elastizität folgend, sich stärker wölbt.

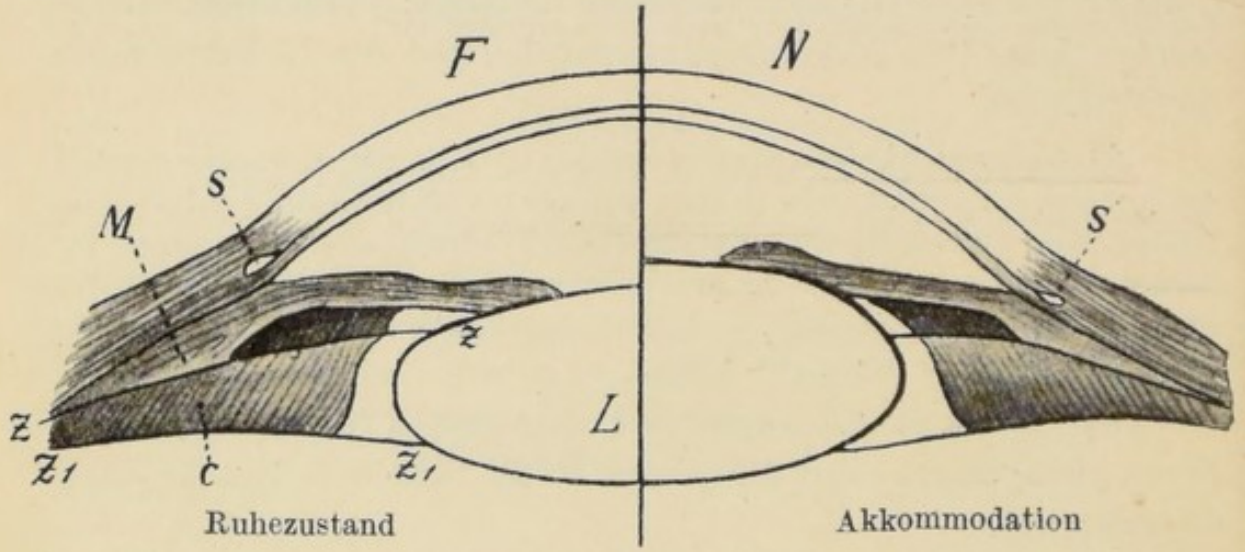


Fig. 62. Gestaltveränderung der Linse bei der Akkommodation nach Helmholtz. — F = Ferne, N = Nähe, M = M. ciliaris, ZZZ, Z_1 = Zonula Zinnii, C = Ciliarfortsatz, L = Linse.

Innerviert wird der Akkommodationsmuskel von den Nn. ciliares breves, die im Ganglion ciliare mit Neuronen des Oculomotorius in Kontakt treten.

Die Akkommodation ist mit der Kontraktion des M. rectus medialis und des Sphincter iridis (Konvergenz der Augenachsen und Pupillenverengung) assoziiert (cf. S. 349).

Grenzen der Akkommodation.

Der weiteste Punkt, der auf der Netzhaut scharf abgebildet wird und daher deutlich gesehen werden kann, heißt der Fernpunkt. Auf ihn ist das ruhende Auge eingestellt. Durch die Bestimmung des Fernpunktes wird die brechende Kraft des Auges in der Ruhe, der statische Refraktionszustand des Auges, bestimmt.

Der dem Auge nächste Punkt, der noch bei stärkster Akkom-

modation auf der Netzhaut scharf abgebildet und deutlich gesehen werden kann, heißt Nahepunkt.

Bei dem normalen oder emmetropen Auge liegt der Fernpunkt im Unendlichen, der Nahepunkt 10—13 cm vor dem Auge.

Wenn man den Fernpunkt und den Nahepunkt eines Auges kennt, ist es sehr leicht zu berechnen, um wieviel die Lichtbrechung im Auge durch die Akkommodation zunimmt. Diese Zunahme, die Akkommodationskraft des Auges, wird nämlich durch diejenige Linse bestimmt, welche den vom Nahepunkt kommenden Strahlen eine solche Richtung erteilt, als ob sie vom Fernpunkt kämen. Die Brennweite dieser Linse gibt die Akkommodationsbreite des Auges an.

Die brechende Kraft einer Linse $\left(\frac{1}{f}\right)$ steht im umgekehrten Verhältnis zu ihrer Brennweite (f). Als Einheit der Brechkraft gilt die einer Linse, von 1 m Brennweite, Dioptrie $\left(= \frac{1}{100} \text{ cm}\right)$ genannt. Eine Linse von 20 cm Brennweite hat die 5 fache Brechkraft, nämlich $\frac{1}{20} \cdot \frac{1}{100} = \frac{100}{20} = 5$ Dioptrien.

Die Akkommodationsbreite eines normalen Auges, dessen Nahepunkt 12 cm vor dem Auge liegt, ist gleich 100 :12 = 8,3 Dioptrien.

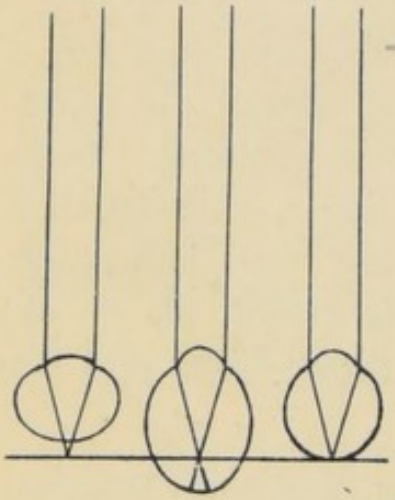
Altersveränderung der Akkommodation.

Mit zunehmenden Jahren rückt der Nahepunkt allmählich vom Auge ab, indem die Elastizität der Linse nachläßt und so die Zunahme ihrer Brechkraft bei der Akkommodation sich mehr und mehr verringert. Die Abnahme der Akkommodation wird dann störend, wenn der Nahepunkt soweit vom Auge fortrückt, daß die Ausführung feinerer Arbeiten in der Nähe erschwert wird. Diese physiologische Abnahme der Akkommodationsbreite pflegt sich gegen Mitte der vierziger Jahre störend geltend zu machen, erfordert den Gebrauch von Konvexgläsern und wird als Presbyopie bezeichnet.

Refraktionsanomalien.

Von dem Refraktionszustand des normalen, emmetropischen Auges finden sich häufig Abweichungen, Ametropien, die ihren Grund am häufigsten in einer abnormen Lage der Netzhaut haben,

Bei der Myopie oder Kurzsichtigkeit liegt die Netzhaut hinter dem Brennpunkt des brechenden Systems (Fig. 63). Parallel einfallende Strahlen vereinigen sich vor der Netzhaut; damit dies erst auf der Netzhaut geschehe, müssen die Strahlen divergent gemacht werden; dies wird bewirkt durch eine vorgesetzte Konkavlinse.



Hyper-metropie Myopie Emme-tropie

Fig. 63.

Bei der Hypermetropie oder Übersichtigkeit liegt die Netzhaut vor dem Brennpunkt des brechenden Systems (siehe Fig. 63). Parallel und divergent einfallende Strahlen vereinigen sich erst hinter der Netzhaut. Damit dies schon auf der Netzhaut geschehe, müssen die Strahlen konvergent gemacht, stärker gebrochen werden. Dies wird bewirkt durch eine vorgesetzte Konvexlinse.

Die dioptrische Bedeutung der Chorioidea und der Iris.

Wie in allen optischen Instrumenten die Innenwände geschwärzt sind, damit nicht die einfallenden Lichtstrahlen, die auf sie treffen, reflektiert und unregelmäßig zerstreut werden, so verhindert auch im Auge das reichliche schwarze Pigment der Chorioidea und Iris, daß die Lichtstrahlen, nachdem sie die Netzhaut durchsetzt haben, in erheblichem Maße reflektiert werden. Der schwarze Augenhintergrund absorbiert vielmehr den größten Teil des einfallenden Lichtes.

Die Iris hat zwei besondere Funktionen:

1. dient sie als Blende. Eine stärker gekrümmte, sphärische Fläche vereinigt die parallel auffallenden Strahlen nicht in einem Punkt, sondern in einer gekrümmten Fläche, der diakaustischen Brennfläche, weil die Randstrahlen stärker gebrochen werden, als die zentralen (sphärische Aberration). In den optischen Instrumenten bringt man daher Blenden an, welche die störenden Randstrahlen abhalten und nur die annähernd gleich stark gebrochenen axialen Strahlen einlassen.
   Genau dasselbe bewirkt die Iris.

2. reguliert die Iris vermittels der beiden in ihr befindlichen Muskeln (Sphinkter vom N. oculomotorius und Dilatator vom N. sympathicus innerviert) auf reflektorischem Wege die Menge des einfallenden Lichtes. Je größer diese ist, um so kleiner ist die Pupille, wodurch die Netzhaut vor der schädlichen Wirkung zu starken Lichtes geschützt wird. Im Dunkeln hat die Pupille maximale Weite, etwa 10 mm.

Die Pupillen sind beide gleich groß; die Pupillenweite ändert sich beim Menschen beiderseits gleichzeitig, auch wenn der Lichteinfall nur für ein Auge geändert wird (konsensuelle Pupillenreaktion). Auch mit der Akkommodation und der Konvergenzbewegung der Augen verengen sich gleichzeitig die Pupillen.

Die Pupille wird

a) verengt: bei Lichteinfall, bei Konvergenz der Sehachsen, durch Gifte (Eserin, Muscarin), im Schlaf;

b) erweitert: im Dunkeln, durch Gifte (Atropin, Kokain), durch sensible Reize, im Zustand höchster Dyspnoe.

In der Narkose sind die Pupillen wie im Schlafe verengt, der Eintritt starker Pupillenerweiterung bedeutet höchste Gefahr.

Das Säugetierauge.

Der optische Bau des Säugetierauges stimmt im wesentlichen mit dem des Menschen überein. Für das sich durch besondere Größe auszeichnende Pferdeauge gelten folgende Maße:

	Pferd	Mensch
Krümmungsradius der Hornhaut	18,8 mm	7,8 mm
Krümmungsradius der vorderen Linsenfläche	17,3 mm	10 mm
Krümmungsradius der hinter. Linsenfläche	11,3 mm	6 mm
Abstand vom Hornhautscheitel der vorderen Linsenfläche	7 mm	3,7 mm
Abstand vom Hornhautscheitel der hinteren Linsenfläche	20,2 mm	7,5 mm
Abstand vom Hornhautscheitel der Netzhaut	44,1 mm	22,8 mm

Auch für das Pferdeauge hat man das „reduzierte Auge" berechnet, das eine sphärische Fläche mit der Brechkraft des Wassers und einer Krümmung von 10 mm Radius darstellt,

deren Mittelpunkt 17 mm hinter dem Hornhautscheitel, also 3,2 mm von der hinteren Linsenfläche, liegt.

Die meisten Säugetieraugen sind hypermetropisch, beim Pferde kommen Emmetropie, Hypermetropie und Myopie geringen Grades vor. Mit Ausnahme der Affen besitzen die Säugetiere eine viel geringere Akkommodationskraft als der Mensch.

Die Pupille ist wie die menschliche rund bei Hund und Kaninchen, queroval bei den großen Pflanzenfressern, bei den Katzentieren bildet sie ein senkrechtes Oval, das sich bei Belichtung zu einer senkrechten Spalte verengt.

Augenleuchten und Augenspiegel.

Wenn von einer Lichtquelle Licht in das Auge einfällt, so werden die von dieser Lichtquelle kommenden Strahlen auf der Netzhaut des auf die Lichtquelle richtig eingestellten Auges zu einem scharfen Bilde vereinigt. Da nach dem optischen Gesetz der konjugierten Vereinigungspunkte ein leuchtender

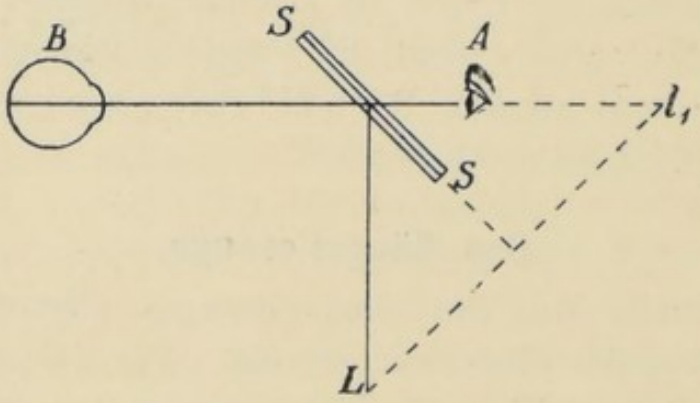


Fig. 64. Schema des Helmholtzschen Augenspiegsls, B Auge des Beobachteten. SS Der aus mehreren unbelegten Glasscheiben bestehende Spiegel. Die Lichtquelle L spiegelt sich so, dass ihre Strahlen wie von l′ kommend in das Auge B fallen. Der Beobachter in A sieht durch die Glasplatten in der Richtung l′B in das Auge B hinein.

Gegenstand und seine optische Abbildung vertauschbar sind, so kehren die von der beleuchteten Netzhautstelle zurückgeworfenen Strahlen wieder zur Lichtquelle zurück. Damit also der Beobachter von diesem zurückkehrenden Lichte etwas auffange und die beleuchtete Netzhautstelle wahrnehme, muß Lichtquelle und Auge des Beobachters zusammenfallen. Diese Forderung erfüllte Helmholtz bei Erfindung des Augenspiegels dadurch, daß er das Licht scheinbar vom beobachtenden Auge

ausgehen ließ. (Fig. 64.) Zwischen dem beobachtenden Auge A und dem untersuchten B befindet sich eine schräg gestellte Glasscheibe SS, welche das von der Lampe L kommende Licht nach dem Auge B so zurückwirft, als ob es von l', dem Spiegelbilde von L, käme. So wird die Netzhaut von B beleuchtet, die von ihr zurückgehenden Strahlen gehen in der Richtung nach l_1. Auf diesem Wege treffen sie die Glasplatte SS, ein Teil wird nach L zurückgeworfen, ein anderer Teil geht durch das Glas hindurch und gelangt in das Auge des Beobachters A, der die Pupille von B rot leuchten sieht. Diese Anordnung gestattet dem Beobachter, nahe an das untersuchte Auge heranzugehen; er sieht dann durch die brechenden Medien des untersuchten Auges wie durch eine Lupe hindurch ein in der Brennweite derselben gelegenes Objekt: den Hintergrund des untersuchten Auges. Die Lupe entwirft ein aufrechtes, vergrößertes Bild von Gegenständen, die in der Brennweite gelegen sind, daher erscheint der Hintergrund aufrecht und vergrößert. Diese Untersuchung mit dem Augenspiegel läßt nicht nur alle Einzelheiten des Augeninneren erkennen, sondern gestattet, die Refraktion des untersuchten Auges zu bestimmen. Wenn dasselbe emmetropisch und akkommodationslos ist (siehe Fig. 65a), so treten die Strahlen parallel aus und vereinigen sich beim Eintritt in das Auge des emmetropen und akkommodationslosen Beobachters auf dessen Netzhaut zu einem scharfen Bilde. Wenn das beobachtete Auge aber myopisch ist, d. h. auf divergent einfallende Strahlen eingestellt ist, so treten die Strahlen konvergent heraus (siehe Fig. 65b); der emmetrope Beobachter muß, um sie parallel zu machen, und auf seiner Netzhaut zu vereinigen, eine Konkavlinse vorsetzen.

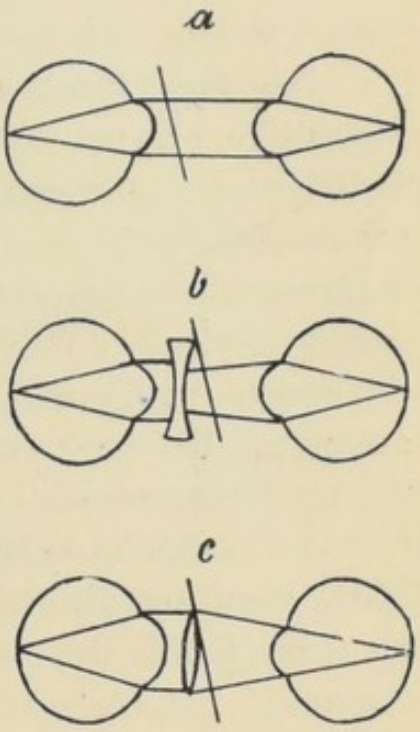


Fig. 65. Refraktionsbestimmung mit dem Augenspiegel. a bei emmetropischem, b bei myopischem, c bei hypermetropischem Auge. Der Spiegel ist durch den schrägen Strich angedeutet. Das beobachtete Auge steht links.

Wenn das beobachtete Auge hypermetropisch, d. h. auf konvergente Strahlen eingestellt ist, so treten die Strahlen

divergent heraus (siehe Fig. 65c), der emmetrope Beobachter muß, um sie parallel zu machen und auf seiner Netzhaut zu vereinigen, eine Konvexlinse vorsetzen. Wegen der größeren Lichtstärke benutzt man jetzt nicht mehr Glasscheiben als Augenspiegel, sondern belegte Spiegel mit zentraler Durchbohrung, durch welche der Beobachter hindurchblickt.

Das Augenleuchten vieler Tiere, besonders der nächtlichen Raubtiere (Katze, Hund, Fuchs, Hyäne) ist ohne besondere Hilfsmittel wahrnehmbar, weil sie statt einer gleichmäßig schwarzen Fläche eine metallisch glänzende, stark reflektierende Membran, das sogenannte Tapetum lucidum, im Augenhintergrunde besitzen. Das Pigmentepithel entbehrt an diesen Stellen des Pigments, die innersten Schichten der Chorioidea sind eigenartig modifiziert: a) in lichtreflektierende Bindegewebsfibrillen, Tapetum fibrosum bei Wiederkäuern, Pferd, Elefant, b) in platte, farblose Kristalle enthaltende Zellen, Tapetum cellulosum, bei Raubtieren und Robben. Das Tapetum nimmt im wesentlichen die obere Hälfte des Augenhintergrundes ein. Die vom Tapetum erzeugten Interferenzfarben verleihen dem Augenhintergrunde ein goldig-grün und blau schillerndes Aussehen.

Bei den Albinos erscheint die Pupille rot, weil infolge des Mangels an Pigment Licht nicht bloß durch die Pupille, sondern auch durch Iris, Sklera und Chorioidea in das Auge eindringt und daher auch von den verschiedensten Punkten des Hintergrundes in verschiedenen Richtungen eine Rückstrahlung erfolgt. Wenn man einen undurchsichtigen Schirm mit einem Loche von der Größe der Pupille vor die Pupille des albinotischen Auges hält, so erscheint die Pupille schwarz.

Unvollkommenheiten des dioptrierten Apparates.

1. Astigmatismus.

Der Astigmatismus besteht darin, daß die brechenden Flächen des Auges, besonders die vordere Fläche der Cornea, nicht in allen Meridianen gleiche Krümmung haben. Bei den meisten Menschen ist die Hornhaut im vertikalen Meridian stärker gekrümmt, als im horizontalen, so daß sich die vertikalen Strahlen vor den horizontalen vereinigen, und ein gemeinsamer Brennpunkt fehlt. Das normale Auge sieht von zwei feinen, sich rechtwinklig kreuzenden Linien die vertikale in etwas größerer Entfernung als die horizontale, ist also für horizontale Gegenstände kurzsichtiger, als für vertikale.

Höhere Grade dieses Fehlers korrigiert man durch Vorsetzen von zylindrischen Gläsern. Die Strahlen, welche auf eine solche Zylinderlinse innerhalb der durch die Achse des Zylinders gelegten Ebene auffallen, werden nicht abgelenkt, während die innerhalb der auf der Achse senkrechten Ebene verlaufenden Strahlen, der konvexen oder konkaven Krümmung des Zylindermantels entsprechend gebrochen werden.

2. Die monochromatische oder sphärische Aberration.

Wie schon erwähnt, brechen die Randteile kugeliger Flächen Strahlen von derselben Wellenlänge, monochromatisches Licht, stärker als die zentralen Teile, so daß sich die gebrochenen Strahlen nicht in einem Punkt, sondern in der „kaustischen Brennlinie" vereinigen. Linsen, bei denen dieser Fehler durch schwächere Krümmung des Randes vermieden ist, nennt man „aplanatische".

Beim Auge wird dieser Fehler dadurch unmerklich, daß infolge der stärkeren Krümmung der Hornhaut in der Mitte auch die zentralen Strahlen stärker gebrochen werden, und dadurch, daß die Iris als Blende die stärker gebrochenen Randstrahlen zum Teil abhält.

3. Chromatische Abweichung, Chromasie.

Eine Konvexlinse vereinigt Strahlen weißen Lichtes nur theoretisch in einem Punkte, faktisch wird jeder Strahl in eine Anzahl farbiger, aus welchen das weiße Licht zusammengesetzt ist, zerlegt, so daß statt eines Punktes ein farbiger Zerstreuungskreis entsteht. Die farbigen Strahlen haben nämlich eine verschiedene Brechbarkeit, jene, welche das rote Ende des Spektrums bilden, werden am schwächsten, die violetten am stärksten gebrochen.

Der Vereinigungspunkt der roten Strahlen liegt also von der Linse am entferntesten, derjenige der violetten am nächsten der Linse. Der Abstand dieser beiden Punkte ist der Ausdruck für die Größe der Farbenzerstreuung (Dispersion) des brechenden Mediums.

Diese chromatische Abweichung kommt auch dem Auge zu, ist aber so gering, daß sie für gewöhnlich nicht bemerkt wird, und es besonderer Veranstaltungen bedarf, um sie wahrzunehmen. Wenn man z. B. durch ein Kobaltglas, das nur rote und blaue Strahlen durchläßt, nach einem leuchtenden Punkte blickt,

so erscheint derselbe, je nach der Einstellung des Auges für rote oder blaue Strahlen, nicht rötlichblau, sondern blau von einem roten oder rot von einem blauen Hofe umgeben.

4. Irradiation des Lichtes.

Unter Irradiation versteht man die merkwürdige Erscheinung, daß uns helle Objekte, z. B. ein weißes Quadrat, auf dunklem Grunde größer erscheinen, als eben so große, dunkle Objekte, z. B. ein schwarzes Quadrat, auf hellem Grund.

Dies rührt nicht davon her, daß etwa die Erregung in der Netzhaut von den direkt getroffenen Stellen übergreift auf benachbarte, sondern daß infolge ungenügender Akkommodation an den Grenzen heller Gegenstände Zerstreuungskreise entstehen, das wird bewiesen dadurch, daß solche Irradiationen bei Korrektion des Auges durch Benutzung passender Gläser eingeschränkt werden.

5. Entoptische Erscheinungen.

Trübungen der Augenmedien, die auch im normalen Auge vorkommen, wie Körperchen oder Schleimhautflocken auf der Hornhaut, Trübungen und Zellen im Glaskörper u. a. werfen einen Schatten auf die Netzhaut und stören das Gesichtsfeld. Man erkennt sie am besten, wenn man die hellerleuchtete Öffnung eines Nadelstiches in einem dunklen Schirm in den vorderen Brennpunkt des Auges bringt, so daß die Strahlen von diesem Punkt parallel durch das Auge treten und einen Kernschatten von den Körperchen auf die Netzhaut entwerfen. Man erkennt dann unregelmäßige dunkle Flecken, von der Cornea herrührend, eine meist sechsstrahlige Figur durch den Bau der Kristallinse entstehend, Mouches volantes von zelligen Elementen im Glaskörper bedingt u. a.

Hierher gehört auch die Purkinjesche Aderfigur, von den in der Nervenfaserschicht der Retina liegenden Gefäßstämmen herrührend, welche einen Schatten auf die in der äußersten Schicht gelegenen perzipierenden Elemente, die Stäbchen und Zapfen, werfen. Gewöhnlich werden diese Schatten nicht wahrgenommen, da die dauernd beschatteten Stellen lichtempfindlicher als ihre Umgebung sind. Wenn man aber durch seitlichen Lichteinfall die Schatten nicht genau hinter den Gefäßen, sondern

seitlich hinter den Gefäßen, also an gewöhnlich nicht beschatteten Stellen erzeugt, so sind die Aderfiguren sichtbar.

Man bewege z. B. im Dunkeln geradeaus blickend ein Licht unterhalb des Auges mäßig schnell hin und her, sofort tauchen die Schatten der Gefäßbäume mit ihren feinsten Verzweigungen im Gesichtsfelde auf.

Auch die Bewegungen der Blutkörperchen in den Netzhautkapillaren werden beim Sehen gegen große, helle Flächen als leuchtende Pünktchen wahrgenommen.

II. Die Lichtempfindung.

Bau der Retina.

Die Retina stellt die End-Ausbreitung des Sehnerven dar. An seiner Eintrittsstelle bildet er die Papilla nervi optici. Lateral

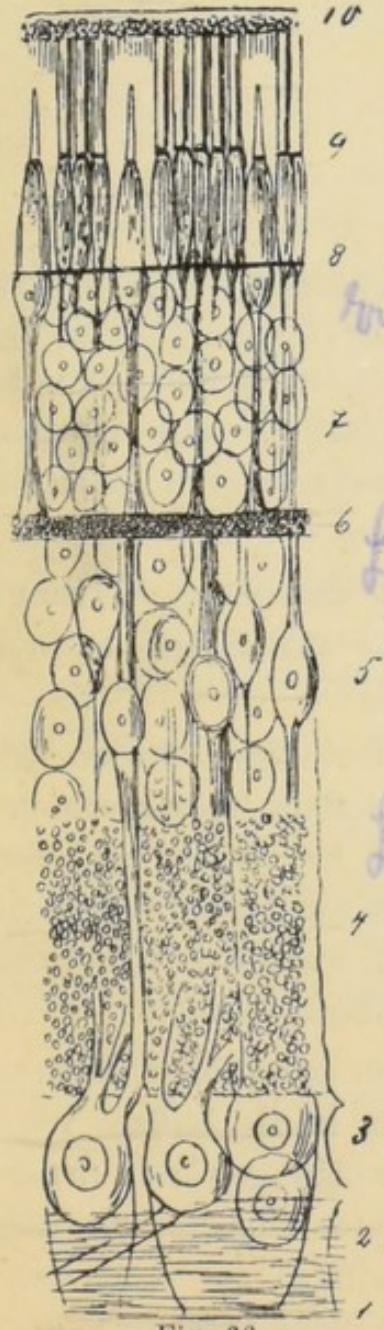


Fig. 66.

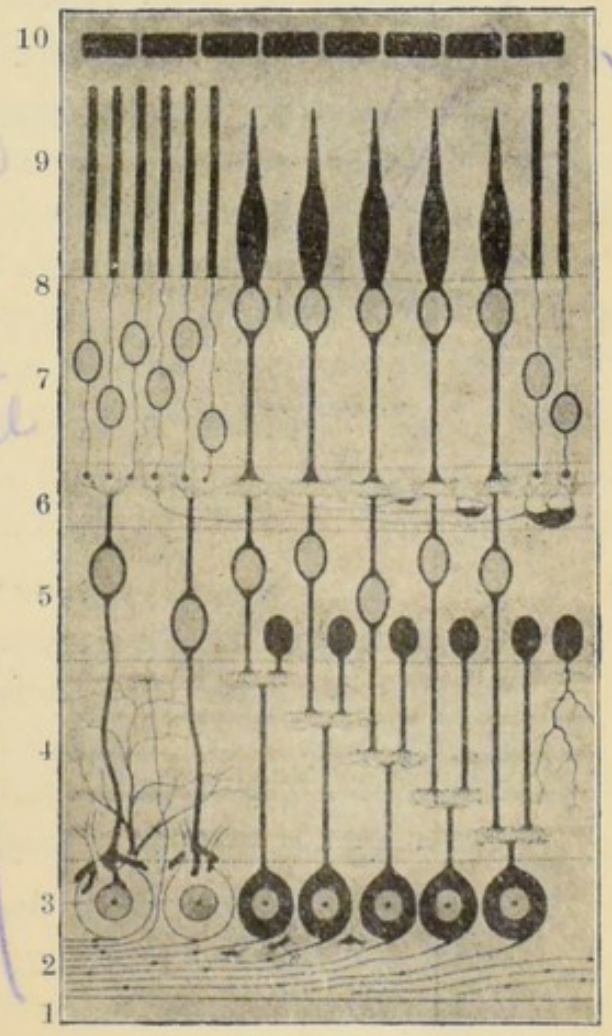


Fig. 67. Schema des Zusammenhanges der retinalen Zellen nach Golgi von Greeff.

davon liegt die kreisförmige Macula lutea, die an der Leiche gelb aussieht; sie zeigt in der Mitte eine Vertiefung, die Fovea centralis. Die Netzhaut besteht aus verschiedenen Schichten; es sind in der Richtung, wie der Lichtstrahl sie durchsetzt, von innen nach außen:

1. Membrana limitans interna s. hyaloidea,
2. die Opticusfaserlage,
3. die Ganglienzellenlage oder innere gangliöse Schicht,
4. die innere retikuläre, granulierte oder plexiforme Schicht,
5. die innere Körnerschicht oder äußere gangliöse Schicht.
6. die äußere, retikuläre, granulierte oder plexiforme Schicht,
7. die äußere Körnerschicht,
8. die Membrana limitans externa,
9. die Stäbchen- und Zapfenschicht,
10. die Pigmentepithelschicht.

Die mosaikartig angeordneten Stäbchen und Zapfen bilden mit den 6 eckigen Pigmentepithelzellen, die ihnen mützenartig aufsitzen, den äußersten Teil der Retina. Sie stehen in leitender Verbindung mit den nackten Achsenzylindern des Opticus der 2. Schicht. Stäbchen- und Zapfenleitung ist durch die ganze Dicke der Retina von einander getrennt.

Nach der Neuronen-Theorie faßt man die ganze Netzhaut als drei hintereinander gelegene Schichten von Neuronen auf (siehe Fig. 67):

1. Die Stäbchen und Zapfen sind die äußeren Enden der kernhaltigen Sehzellen, welche die äußere Körnerschicht bilden; sie sitzen den zellulipetalen Fortsätzen auf, die durch Löcher der Limitans externa zu diesen Sehzellen hindurchtreten. Die zellulifugalen Fortsätze der Sehzellen enden in der äußeren retikularen Schicht.
2. Die bipolaren Zellen in der äußeren gangliösen Schicht senden einen zentripetalen Fortsatz in die äußere retikuläre Schicht, wo seine Endverzweigungen mit denen der Sehzellenfortsätze in Kontakt treten (für die Fortsätze mehrerer Stäbchen ist nur eine Bipolare), für jeden einzelnen Zapfenfortsatz ist je eine Bipolare bestimmt, und

einen zellulifugalen Fortsatz in die innere retikuläre Schicht, wo seine Endigungen mit den Dendriten der
3. multipolaren Ganglienzellen in der inneren gangliösen Schicht in Verbindung treten. Die Neuraxone dieser Ganglienzellen sind die Opticusfasern.

Die nervösen Elemente werden durch ein bindegewebiges Stützgerüst getragen, die Müllerschen Fasern, deren breite Basis die Limitans interna bildet.

In der ganzen Retina finden sich Stäbchen und Zapfen gemischt, nur in der Macula lutea kommen allein Zapfen vor. Hier haben auch alle Schichten an Mächtigkeit abgenommen, in der Fovea centralis sind sogar davon nur noch die äußeren Körner und Zapfen übrig geblieben.

Die lichtempfindlichen Elemente.

Die Stäbchen und Zapfen sind diejenigen Elemente der Netzhaut, die durch die transversalen Ätherschwingungen des Lichtes erregt werden; dadurch wird sekundär das Nervenprinzip im N. opticus ausgelöst.

Wenn man mit einer Konvexlinse das Bild einer Lichtquelle auf der Sklera entwirft, und dieses Bild bewegt, so kann man aus der Größe der Bewegungen, die dann die Purkinjesche Aderfigur zeigt, den Abstand zwischen den schattenwerfenden Gefäßen und der lichtperzipierenden Schicht berechnen. Nach dieser Berechnung liegt die erregbare Schicht 0,2–0,3 mm hinter der gefäßführenden Schicht; an diesem Ort befindet sich die Stäbchen- und Zapfenschicht.

Blinder Fleck.

Ferner ist die Eintrittsstelle des Sehnerven, wo keine Stäbchen und Zapfen, sondern nur Nervenfasern vorhanden sind, unempfindlich für Licht: Mariottes blinder Fleck

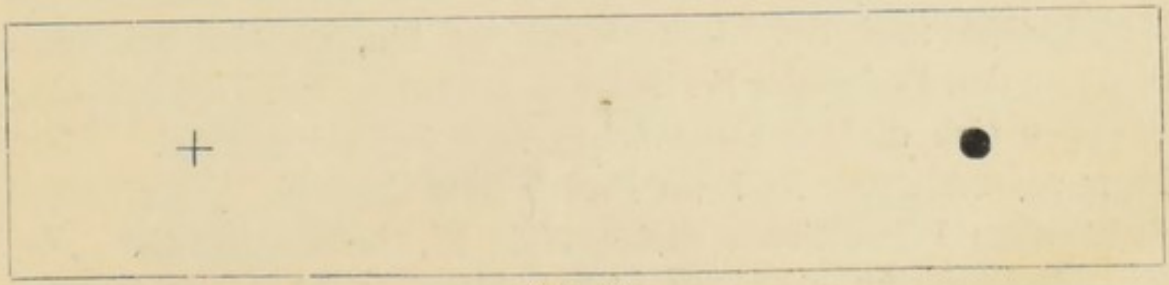


Fig. 68.

Man halte das Buch etwa $^1/_4$ m vom Auge entfernt, schließe das linke Auge und fixiere mit dem rechten, ohne die Blickrichtung zu ändern, das Kreuz. (Fig. 68.) Der schwarze Kreis verschwindet dann, weil sein Bild auf den Sehnerveneintritt fällt. Wir füllen die Lücke mit der weißen Farbe des Grundes aus.

Auch wenn man direkt mittels eines Spiegels ein Flammenbild auf die Stelle des Sehnerveneintritts wirft, entsteht keine Lichtempfindung, ein Beweis, daß die Sehnervenfasern gegen Licht gänzlich unempfindlich sind.

Die objektiven Prozesse in der Netzhaut. Photochemische Prozesse. Sehpurpur.

Die Außenglieder der Stäbchen enthalten einen roten Farbstoff, das Sehrot oder den Sehpurpur, der unter der Einwirkung des Lichtes schnell erblasst zu „Sehweiß" (Kühne). Am gesättigtsten ist die Farbe des Sehpurpurs in den Augen von Tieren, die mehrere Stunden im Dunkeln waren. Da der Sehpurpur nur an den direkt bestrahlten Teilen der Netzhaut erbleicht, so gelingt es, am herausgenommnen Auge durch Bleichung des Sehpurpurs Bilder äußerer Objekte auf der Netzhaut zu erzeugen, „Optogramme". Der Sehpurpur ist also eine Substanz, die wie die Silbersalze der photographischen Platten durch die Einwirkung des Lichtes zersetzt wird.

Beim Sehen wird beständig Sehpurpur zersetzt und an Stelle des zersetzten neuer gebildet; die Regeneration geht von den Pigmentepithelzellen aus. Da die Zapfen keinen Sehpurpur enthalten, und in der Fovea centralis, der Stelle des schärfsten Sehens, nur Zapfen vorhanden sind, so kann der Sehpurpur keine Substanz sein, die für jede Art des Sehens unentbehrlich ist. Man schreibt ihm (und den Stäbchen) vielmehr die Eigenschaft zu, das Sehen bei geringer Helligkeit, das sogenannte Dämmerungssehen zu ermöglichen.

Morphologische Vorgänge. Am Pigmentepithel wandert das Pigment bei Belichtung aus der Zellbasis in die Zellfortsätze nach der Limitans externa hin, um sich besonders dicht an den Enden der Fortsätze anzuhäufen. Bei Verdunkelung bewegen sich die Pigmentteilchen zum Zellleib zurück. Diese Pigmentwanderung ist beim Frosch sehr deutlich, kommt aber nicht allen Wirbeltieren gleichmäßig zu, beim Säugetier- und Menschenauge ist sie noch nicht sichergestellt.

Bei allen Wirbeltieren tritt dagegen durch Belichtung eine Kontraktion der Zapfeninnenglieder ein, die sich im Dunkeln wieder ausdehnen. Die Bedeutung der Zapfenkontraktion für die Auslösung der Nervenerregung durch Licht ist noch unbekannt.

Elektrische Vorgänge. Die Netzhaut zeigt bei Verbindung durch Elektroden mit einem Galvanometer einen Ruhestrom, dessen elektromotorische Kraft bei Belichtung in Form einer positiven Schwankung zunimmt.

Die subjektiven Lichtempfindungen.

Inadaequate Reize. Die Retina kann auch durch andere Reize als das Licht erregt werden. So erzeugt ein örtlich beschränkter Druck bei geschlossenem Auge oder im Dunkeln eine umschriebene Lichterscheinung, „Newtons Druckfigur". Vollführt man bei geschlossenem Auge Rotationen des Augapfels, so sieht man einen kleinen Kreis oder Halbkreis. Auch nimmt man im Finstern bei plötzlichem Nachlassen starker Akkommodationsanstrengung einen hellen Ring in der Peripherie des Gesichtsfeldes wahr.

Selbst in tiefster Dunkelheit sieht man eine äußerst schwache, unregelmäßige Erleuchtung, Eigenlicht der Netzhaut oder Lichtchaos, wahrscheinlich infolge mechanischer Reizung der Netzhaut durch die Bewegung des Blutes.

Heftige mechanische Reizung des Sehnerven soll ebenfalls Lichtempfindung erzeugen, was aber von anderer Seite auf eine Mitreizung (Zerrung) der Retina bezogen wird.

Auch durch den konstanten Strom wird die Netzhaut gereizt; ein von den Nervenfasern zur Stäbchen-Zapfenschicht aufsteigender Strom bewirkt Erhellung, der entgegengesetzte Verdunklung des Gesichtsfeldes. Im Moment der Schließung wird ein Lichtblitz wahrgenommen.

Die Röntgenstrahlen und die Strahlen der radioaktiven Substanzen erzeugen im Dunkelraume eine Lichtempfindung.

Unterscheidungsvermögen der Netzhaut.

Sehschärfe.

Als Sehschärfe wird die Fähigkeit bezeichnet, getrennte Punkte gesondert zu sehen. Als Maß der Sehschärfe gilt der

Gesichtswinkel des kleinsten gegenseitigen Abstandes zweier Punkte, die gesondert wahrgenommen werden können. Ein normales Auge kann zwei schwarze Punkte auf weißem Hintergrunde bei guter Beleuchtung unterscheiden, wenn sie unter einem Gesichtswinkel von 1 Minute erscheinen. Der Abstand der Netzhautbilder zweier Punkte, die einen Winkelabstand von 1 Minute haben, beträgt 0,004 mm; ebenso viel mißt die Dicke eines Zapfens.

Man kann hieraus schließen, daß zwei Punkte räumlich wahrgenommen werden, wenn sie zwei Zapfen erregen, und mindestens ein zwischen diesen liegender Zapfen unerregt bleibt.

Die Sehschärfe ist in der Fovea centralis, wo die Zapfen am dichtesten stehen, am größten (zentrale Sehschärfe) und nimmt in den peripherischen Teilen der Netzhaut ab (peripherische Sehschärfe). Um daher einen Gegenstand scharf wahrzunehmen, fixieren wir ihn, d. h. wir bewegen Kopf und Augen so, daß er auf der Fovea zentralis abgebildet wird.

Die Sehschärfe ist scharf von der Sehfähigkeit, die durch die Refraktion bedingt ist, zu unterscheiden.

Zeitlicher Verlauf der Netzhautempfindung.

Wie bei jeder Nervenerregung, verstreicht auch bei der Netzhauterregung eine gewisse Zeit, bis der Reiz zu wirken anfängt, „Anklingen der Lichtempfindung"; ebenso hört die Lichtempfindung nicht sofort gleichzeitig mit dem einwirkenden Lichtreiz auf, sondern sie verschwindet erst allmählich „Abklingen der Lichtempfindung".

Auf letzterem Umstand beruhen die sogenannten positiven Nachbilder. Wird z. B. im Dunkeln ein Stück glühender Kohle im Kreise herumgeführt, so sieht man nicht einzelne leuchtende Punkte, sondern einen feurigen Kreis. Werden diskontinuierliche Lichterscheinungen mit einer gewissen Geschwindigkeit wiederholt, mindestens 25 mal in der Sekunde, so entsteht der Eindruck des Kontinuierlichen. Werden daher Bilder, die die verschiedenen Phasen eines Bewegungsvorganges darstellen, hinreichend schnell vor dem Auge vorbeigeführt, so stellt sich die Bewegung in kontinuierlichem Ablauf dar (Stroboskop, Kinematograph).

Die Stärke der Netzhauterregung.

Die Stärke der Netzhauterregung wächst von der „Reiz-

schwelle“ an in gewissem Verhältnis mit der Intensität des Lichtes.

Der höchste Grad der Erregung heißt Blendung.

Bei andauernder Reizung läßt die Stärke der Licht-Empfindung nach, die Netzhaut ermüdet. Blickt man dann auf eine helle, gleichmäßige Fläche, so erscheinen die vorher hellen Stellen dunkel: negatives Nachbild, Sukzessivkontrast.

Das Auge ist nicht imstande, die absolute Größe der Helligkeit anzugeben, sondern nur Unterschiede, und zwar ist die Unterschiedsempfindlichkeit im Bereich mittlerer Lichtstärken am größten.

Die Empfindlichkeit für einfache Sehwellenwerte, d. h. für die geringsten zur Erzeugung einer merklichen Empfindung noch hinreichenden Lichtstärke ist von dem Erregbarkeitszustande der Netzhaut in höchstem Grade abhängig. Die Lichtempfindlichkeit nimmt zu, wenn die Netzhaut längere Zeit nicht belichtet wird, und nimmt bei andauernder Belichtung ab. Diese Steigerung der Lichtempfindlichkeit im Dunkeln und Abnahme im Hellen befähigt das Auge, sich verschiedenen Helligkeitsgraden anzupassen (Adaptation).

Tritt man aus einem hellen in einen dunklen Raum, so sieht man zuerst nichts, bis sich die Netzhaut von der vorhergegangenen starken Reizung wieder erholt hat, dann wird sie für sehr geringe Lichtintensitäten erregbar. Ähnlich im umgekehrten Falle; das aus dem Dunkeln kommende Auge fühlt sich durch Lichtintensitäten geblendet, die bei längerem Aufenthalt im Hellen als durchaus nicht blendend empfunden werden.

Je nach der Adaptation erhält das Auge eine ganz verschiedene „Stimmung“. Dies ist ganz besonders für die Farbenwahrnehmung von Einfluß, so daß man hier ein Tagsehen und ein Dämmerungssehen unterscheiden muß.

Die Farbenwahrnehmung.

Das weiße oder Tageslicht stellt eine Mischung von Ätherwellen von verschiedener Länge, die verschiedene Schwingungszahl in der Zeiteinheit haben, dar. Man kann es in die verschiedenen Wellen mit zunehmender Länge ihrer verschiedenen Brechbarkeit entsprechend zerlegen (dispergieren), wenn man es durch ein Prisma gehen läßt. Das dann erscheinende farbige Spektrum stellt den Teil der Ätherwellen dar, durch den unser Auge erregt wird, „sichtbares Spektrum“. Die einzelnen einfachen Farben

entstehen also durch Einwirkung von Licht, das eine bestimmte Wellenlänge und bestimmte Schwingungszahl in der Zeiteinheit hat[1]).

An einer Farbe unterscheidet man:

1. ihre Helligkeit, d. i. die Intensität der Lichtschwingungen; sie ist abhängig von der Schwingungsamplitude, und
2. die Sättigung; eine Farbe ist um so weniger gesättigt, je mehr weißes Licht sie enthält, die gesättigtsten Farben sind die des reinen Spektrums bei Ausschluß alles weißen Lichtes.

Die farblosen Empfindungen sind Schwarz und Weiß. Grau ist lichtschwaches Weiß.

Durch Vermischung einzelner Farben entstehen Mischfarben.

Die Methoden der Farbenmischung sind: 1. Man läßt am Farbenkreisel verschiedenfarbige Sektoren so schnell rotieren, daß die Eindrücke der einzelnen Farben zur Mischfarbe verschmelzen. 2. Man entwirft zwei Spektren und läßt das eine über das andere gleiten; so kann man jede spektrale Farbe gleichzeitig mit einer beliebigen anderen zusammen auf dieselbe Stelle der Netzhaut einwirken lassen.

Vereinigung sämtlicher Farben des Spektrums erzeugt Weiß.

Es gibt Paare unter den Spektralfarben, die gemischt ebenfalls Weiß ergeben, Komplementärfarben, z. B. Rot und Grünblau, Orange und Graublau und so im Spektrum fortschreitend bis zum Grün. Grün hat keine einfache Komplementärfarbe im Spektrum; sie wird erhalten durch Mischung der an den Enden des Spektrums liegenden Farben: Rot und Violett = Purpur. Also Purpur und Grün ebenfalls gleich Weiß.

Die Young-Helmholtzsche Theorie nimmt zur Erklärung der verschiedenen Farbenwahrnehmungen an, daß die

---

[1]) In der folgenden Tabelle gibt die erste Reihe die Buchstaben der Fraunhoferschen Linien an; die zweite in $\mu\mu$ (1 μ = 1 Tausenstel, 1 $\mu\mu$ = 1 Millionstel Millimeter) die Wellenlänge des Lichtes, welches etwa diesen Buchstaben entspricht; die dritte Reihe den Bereich der entsprechenden Farben. Links von A liegen im Spektrum die durch ihre Wärmewirkung nachweisbaren ultraroten, rechts von H die durch ihre chemische Wirkung auf die photographische Platte nachweisbaren ultravioletten Strahlen.

A	B	C	D	E	F	G	H
760	690	656	540	527	486	430	397
Rot			Orange	Gelb	Grün	Blau	Violett

Gesamtheit aller Farbenempfindungen durch gleichzeitige oder gesonderte Erregung von drei ihrer Natur nach unbekannten Elementarbestandteilen verursacht wird. Der Erregung jedes einzelnen dieser drei Elemente entspricht die Grundempfindung Rot, Grün und Violett. Die rotempfindenden Elemente werden vom Licht mit größter Wellenlänge (rot), die grünempfindenden vom Licht mit mittlerer Wellenlänge und die violettempfindenden von dem Lichte kleinster Wellenlänge am stärksten erregt.

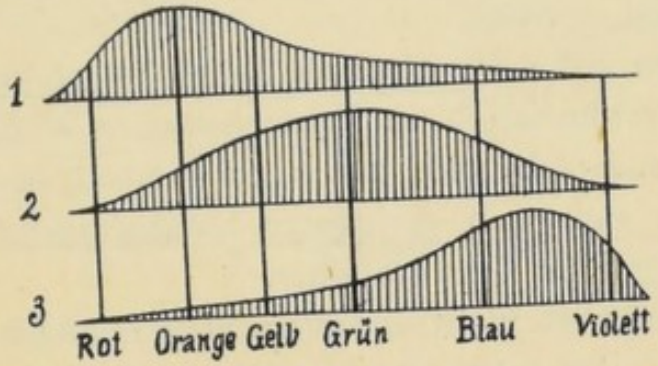


Fig. 69. Die 3 Kurven stellen die Erregungsstärke der drei Elementarbestandteile dar: 1. der rotempfindenden, 2. der grünempfindenden, 3. der violettempfindenden für die in horizontaler Reihenfolge aufgetragenen Spektralfarben. (Nach Helmholtz.)

Durch die Mischung der drei Grundempfindungen kommen die Empfindungen der verschiedensten Mischfarben zustande.

Gleichzeitige und gleichstarke Erregung aller drei Elemente erzeugt die Empfindung des Weiß.

Die Heringsche Theorie nimmt sechs einfache Empfindungskomponenten an, Weiß und Schwarz, Gelb und Blau, Rot und Grün, welchen ein Prozess besonderer Art in den drei Sehsubstanzen (Weißschwarz-Substanz, Rotgrün-Substanz, Gelbblau-Substanz) entspricht. Weiß wird empfunden infolge der Dissimilierung der Schwarzweiß-Substanz; bei ihrer Assimilierung in der Ruhe wird Schwarz empfunden. Ebenso wird in den anderen beiden Substanzen die eine Farbe (Rot oder Gelb) bei der Dissimilierung, die Gegenfarbe (Grün oder Blau) bei der Assimilierung empfunden. Jede Farbe wirkt zugleich dissimilierend auf die Schwarz-weiß-Substanz ein; wirken nun auf eine der farbigen Sehsubstanzen die beiden Gegenfarben gleich stark im entgegengesetzten Sinne, assimilierend und dissimilierend, so bleibt von beiden nur noch die dissimilierende

und daher sich addierende Wirkung auf die Schwarzweiß-Substanz übrig, es entsteht die Empfindung Weiß.

Farbenempfindlichkeit der Netzhaut.

Die Farbenempfindungen kommen nur in dem breiten Bereich der mittleren Lichtstärke zustande, bei zu starker oder zu geringer Intensität werden die farbigen Empfindungen farblos. Bei abnehmender Intensität, z. B. in der Dämmerung, verschwinden zuerst die roten Farben, während die blauen am längsten gesehen werden.

Alle Farben nehmen, wenn sie lichtschwach werden, eigentümliche Farbentöne an; ein lichtschwaches Weiß wird grau, ein lichtschwaches Gelb wird braun, ein lichtschwaches Rot wird braunrot usw. Bei noch geringerer Lichtintensität gehen alle Farben schließlich in Schwarz über.

Die Netzhaut ist nicht an allen Stellen gleich empfindlich für alle Farben. Am schärfsten werden die Farben an der Stelle des deutlichsten Sehens, an der Fovea centralis, empfunden; daher die Zapfen als besonders empfindliche Apparate anzusehen sind. Nach der Peripherie zu nimmt die Farben-Empfindlichkeit ab.

Der äußerste Rand der Netzhaut ist total farbenblind, hier wird nur Hell und Dunkel unterschieden.

Angeborene Farbenblindheit.

Bei manchen Individuen (Männern mehr wie Frauen) betrifft die Farbenblindheit die ganze Netzhaut. Im Gegensatz zu den normalen, den Farbentüchtigen (Trichromaten nach Helmholtz) unterscheidet man die

1. Total-Farbenblinden, Monochromaten, die nur Hell und Dunkel unterscheiden. Ihnen erscheint das Spektrum als Streifen von zunehmender und wieder abnehmender Helligkeit. Das Maximum liegt da, wo wir sattes Wiesengrün sehen;
2. Partiell-Farbenblinden (Dichromaten nach Helmholtz). Rot, Gelb und Grün rufen keine verschiedenfarbige Empfindung hervor, sondern Rot und Grün gleichen dem Gelb. Die Hauptfarben sind nur Gelb und Blau. Ein solcher Farbenblinder ist für rote und grüne Gegenstände

keinesfalls blind, aber verwechselt gleich helles Rot und Grün. Eine Stelle im Spektrum, die zwischen 485 bis 500 $\mu\mu$ gelegen ist, erscheint farblos.

Diese Partiell-Farbenblinden zerfallen in zwei Gruppen, die Hering unter dem Namen der Rot-Grünblinden zusammenfaßt, Helmholtz in Rot- (Protanopen nach v. Kries) und Grünblinde (Deuteranopen) sondert. Für die eine Gruppe (Rotblinde) haben nämlich die langwelligen Lichter des Spektrums einen relativ geringen Reizwert, so daß sie erstens das Spektrum am roten Ende verkürzt sehen, zweitens ein dem Farbentüchtigen oder Grünblinden gleich hell erscheinendes Rot und Grün nicht als gleich hell anerkennen, sondern das Rot für die dunklere Farbe erklären.

Farbige Nachbilder.

Ebenso wie beim weißen Licht erscheinen auch beim farbigen Licht positive und negative Nachbilder. Bei ersteren überdauert die Farbenempfindung den Reiz, man sieht die gleichen Farben noch fortbestehen; bei letzteren treten an Stelle der ursprünglichen Farben die dazu komplementären, sukzessiver Kontrast. Zu unterscheiden davon ist der simultane Kontrast: Bei Betrachtung einer gefärbten Fläche treten in der Umgebung oder an einer anderen Stelle komplementär gefärbte Partien gleichzeitig auf. Legt man z. B. ein ~~graues~~ schwarzes Papierschnitzelchen auf eine größere Fläche von gesättigter Farbe und überdeckt das Ganze mit durchscheinendem Seidenpapier, so erscheint das ~~graue~~ schwarze Schnitzelchen in der Komplementärfarbe.

III. Die Gesichtswahrnehmungen.

Das monokulare Sehen.

Die durch den Gesichtssinn erhaltenen Zeichen (Gesichtsempfindungen) sind ihrer Intensität (Helligkeit) und Qualität (Farbe) nach verschieden, außerdem noch nach der Stelle der gereizten Netzhaut; sie sind in dieser Beziehung Lokalzeichen.

Gemäß der Erfahrung sehen wir als Ursache der Netzhauterregung einen leuchtenden Punkt außerhalb unseres Körpers an und verlegen ihn auf die gerade Linie (Richtungsstrahl), welche von dem erregten Netzhautelement durch den Knoten-

punkt nach außen gezogen wird. In welchem Punkt dieser Linie der leuchtende Punkt liegt, bleibt zunächst unbekannt. Mit einem Auge orientieren wir uns daher nur über die Richtung, in welcher das Objekt sich befindet.

Wie schon erwähnt, ist die Fovea centralis diejenige Stelle der Netzhaut, mit welcher am deutlichsten und schärfsten gesehen wird; man nennt das Sehen mit der Fovea centralis das direkte oder zentrale Sehen, das mit den übrigen Teilen der Netzhaut das indirekte oder peripherische. Die durch die Fovea centralis gezogene Richtungslinie heißt Gesichtslinie (Sehaxe, Fig. GG_1), oder, da der direkt gesehene Objektpunkt auch Fixationspunkt oder Blickpunkt genannt wird, Fixationslinie, Blicklinie. Die durch die Blicklinie gelegte Ebene heißt Blickebene.

Beim monokularen Sehen geschieht die Schätzung der Entfernung bei Objekten, deren Größe bekannt ist, nach der Größe des Netzhautbildchens; dies kann aber bei ungleicher Größe der Objekte gleich groß ausfallen, wenn die Objekte so verschieden weit vom Auge entfernt sind, daß sie gleichen Sehwinkel bilden, d. i. derjenige Winkel, den die von dem äußersten Punkte des Objektes durch den Knotenpunkt gezogenen Richtungsstrahlen ergeben. Deswegen wird noch zu Hilfe genommen die Akkommodationsanstrengung (bei näherem Gegenstand akkommodieren wir stärker), die Vergleichung mit bekannten Objekten, die Schattengebung des Objekts, die Luftperspektive, die (scheinbare oder wirkliche) Lageveränderung des Objektes bei Veränderung des Standpunktes des beobachtenden Auges oder bei Bewegung des Objekts. Trotz alledem bleibt die monoculare Entfernungsschätzung unsicher. Beim Sehen mit einem Auge, dessen Drehpunkt seinen Ort im Raume nicht wechselt (keine Kopfbewegung!) können wir ohne Zuhilfenahme der Akkommodation die eine Dimension, die Entfernung, nicht unterscheiden. Wir sehen die Objekte nicht mehr im dreidimensionalen Raume, sondern wie an einer zweidimensionalen Fläche verteilt.

Die Grenzen des Raumes, aus welchen ein unbewegtes Auge noch Lichteindruck zu empfangen vermag, heißen das Gesichtsfeld.

Irrtümer bei der Beurteilung der Richtung, Lage, Bewegung und Größe von Objekten heißen optische Täuschungen.

Augenbewegungen.

Der Augapfel dreht sich in seinem Fettlager wie die Kugel in einer Pfanne. Die durch die Augenachse gelegten Ebenen heißen Meridianebenen, die größten Kreise darin Meridiane. Die im Mittelpunkte der Augenachse auf ihr senkrechte Ebene heißt Äquatorialebene. Der größte Kreis ist ihr Äquator. Der vertikale Durchmesser desselben ist die Höhenachse, der horizontale die Querachse des Auges. Der Drehpunkt des Auges liegt etwa 13 mm hinter dem Hornhautscheitel auf der Augenachse.

Primärlage der Augen ist diejenige, bei welcher die Augen geradeaus in die Ferne gerichtet sind, also die Augenachsen parallel und sagittal stehen, und die Querachsen eine gerade Linie bilden. Diese Lage betrachtet man als Ruhelage, von der aus alle übrigen Lagen bestimmt werden.

Sekundärlagen sind diejenigen, bei welchen die Drehung um zwei Achsen der Primarlage erfolgt: Um die Höhenachse beim Blicken nach rechts und links, um die Querachse beim Blicken nach oben und unten.

Tertiärlagen nennt man diejenigen, bei welchen noch Drehungen um die dritte Achse, die Augenachse, hinzukommen, also Raddrehungen des Auges erfolgen.

Es wäre theoretisch denkbar, daß die Augen sich von der Primär- in eine Sekundärstellung mit Raddrehung bewegen. Tatsächlich werden sie aber hierbei um eine Achse bewegt, welche auf der primären und sekundären Richtung der Sehachsen senkrecht steht (Listings Gesetz).

Beide Augen werden stets gleichzeitig bewegt und zwar nach oben und unten stets in gleichem Sinne. Bei seitlichen Bewegungen können die Sehachsen auch in geringem Grade nach vorn divergieren und in starkem Grade konvergieren.

Die Augenmuskeln.

Sie bilden drei Paare von Antagonisten: Rectus ext. und int., Rect. sup. und inf., Obliquus sup. und inf. Der Rectus ext.

wird vom N. abducens, der Obliquus sup. vom N. trochlearis, die übrigen drei vom N. oculomotorius innerviert.

Der Rectus lat. und med. drehen das Auge nach außen und innen, ihre Drehungsachse fällt mit der Höhenachse zusammen.

Der Rectus sup. dreht den Hornhautscheitel nach oben, der Rectus inf. nach unten, jeder gleichzeitig etwas nach innen (nasalwärts) wegen seines schrägen Verlaufs von dem Ursprung am Foramen opticum zum Augapfel. Ihre Drehungsachse fällt daher nicht ganz mit der Querachse zusammen, sondern bildet mit ihr einen Winkel (a) von 20°.

Die Obliqui inserieren im Gegensatz zu den Recti an der hinteren Bulbushälfte. Ihre Drehungsachse fällt nicht mit der Augenachse zusammen, sondern bildet mit ihr einen Winkel (β) von 35°. Da der Oliquus sup. die hintere Bulbushälfte hebt und nasalwärts zieht, wird die Cornea gesenkt und geht temporalwärts; bei Kontraktion des analog wirkenden Obliquus inf. geht die Cornea nach oben und temporalwärts.

Hieraus ergibt sich, daß für eine Drehung um die Querachse der Rectus sup. und Obliquus inf. (senkrechte Erhebung des Blickes) oder Rectus inf. und Obliquus sup. (senkrechte Senkung) nötig ist.

Für die Tertiärlagen sind drei Muskeln erforderlich: Zu den beiden, die das Auge nach oben und unten bewegen, kommt noch der Rectus ext. oder inf. hinzu.

Das binokulare Sehen.

Beim Sehen mit beiden Augen schneiden die beiden Sehachsen einander in dem fixierten Punkt, dem binokularen Blickpunkt. Die Größe des von den Sehachsen gebildeten Konvergenzwinkels, binokularen Gesichtswinkels, ist ein wichtiger Anhaltspunkt für die Schätzung der Entfernung im Bereiche des Nahepunktes, und damit der Größe eines Gegenstandes; das feine Muskelgefühl belehrt uns über den Grad der zur größeren oder geringeren Konvergenz der Sehachsen notwendigen Anstrengungen der Augenmuskeln. Doch gilt auch dies nur für nahe Gegenstände, da, je größer die Entfernung ist, um so geringer die Veränderung des Konvergenzwinkels wird.

Binokulares Einfachsehen.

Durch einen psychischen Akt werden die von einem Objekte auf beiden Netzhäuten entworfenen Bilder zu einem verschmolzen, das Objekt wird einfach gesehen. Diejenigen Stellen in beiden Netzhäuten, deren Bilder zu einem gemeinsamen Bilde verschmelzen, heißen identische oder korrespondierende Punkte. Dazu gehört der gelbe Fleck, ferner alle Punkte, die von ihm aus gleich weit und symmetrisch gelegen sind.

Bilder, die auf nicht identischen Punkten liegen, können bei hinreichender Aufmerksamkeit doppelt gesehen werden, z. B. der eine von zwei hintereinander befindlichen, gleichzeitig betrachteten Gegenständen.

Ebenso wird doppelt gesehen, wenn wegen Lähmung eines Augenmuskels die Gesichtslinie des einen Auges von dem fixierten Gegenstande abirrt (Schielen).

Die Gesamtheit aller derjenigen Punkte im Raum, welche bei einer bestimmten Augenstellung auf korrespondierende Punkte fallen, heißt Horopter, d. i. Sehgrenze.

Körperliches Sehen.

Beim Betrachten eines Körpers bekommt jedes Auge ein perspektivisch verschiedenes Bild. Mit dem rechten Auge allein sieht man mehr von der rechten, mit dem linken mehr von der linken Seite des Körpers. Von zwei hintereinander befindlichen Objekten wird das Netzhautbild des Näheren im Verhältnis zum Entfernteren vom rechten Auge mehr nach links, vom linken Auge mehr nach rechts verlegt. Indem diese beiden inkongruenten Netzhautbilder in der Wahrnehmung zu Einem verschmelzen erhalten wir den Eindruck des Körperlichen. Dies läßt sich dadurch beweisen, daß, wenn man von einem Körper zwei Bilder von zwei der Lage der Augen entsprechenden Stellen des Raumes aufnimmt, und jedem Auge sein entsprechendes Bild darbietet, statt der beiden flächenhaften Bilder ein körperlicher Gegenstand gesehen wird. Apparate, die diese Betrachtungen erleichtern, und den Eindruck des Körperlichen erhöhen, nennt man Stereoskope.

Wenn man bei den stereoskopischen Aufnahmen den Abstand größer

als den gegenseitigen Abstand der Augen nimmt, so wird die Plastik des stereoskopischen Sammelbildes gesteigert.

Wenn von zwei stereoskopischen Bildern diejenigen Stellen des einen schwarz sind, welche im anderen weiß sind, so erhält man nicht den der Verschmelzung von Schwarz und Weiß entsprechenden Eindruck des Grau, sondern den des Glanzes. Bei der unmittelbaren Betrachtung glänzender Objekte erhält nämlich das eine Auge weißes reflektiertes Licht, das andere Auge von derselben Stelle mehr oder weniger dunkles, der Eigenfarbe des Objekts entsprechendes. Sieht man nun im Stereoskop an der nämlichen Stelle weißes und dunkles Licht, so wird das Objekt für glänzend gehalten.

Anhang.

Schutzorgane des Auges.

Das vordere frei zutage liegende Segment des Augapfels kann durch die Augenlider vor äußeren Schädlichkeiten geschützt werden. Der M. orbicularis palpebrarum (N. facialis) schließt die Lider, zur Öffnung der Lidspalte wird nur das Oberlid durch einen besonderen Muskel, M. levator palpebrae sup. (N. oculomotorius) gehoben.

Die glatten Muskeln der Lider (M. tarsalis superior u. inferior) werden vom N. sympathicus innerviert, dessen Reizung den Tonus der glatten Muskeln vermehrt (Erweiterung der Lidspalte), dessen Lähmung den Tonus aufhebt (Verengung der Lidspalte).

Der Schluß der Augenlider erfolgt

1. willkürlich,
2. unwillkürlich im Schlaf,
3. reflektorisch bei Reizung der Konjunktiva oder Cornea, und auf Lichtreiz (Blinzeln).

Beim Schluß der Augenlider bewegt sich der Augapfel zugleich nach oben, so daß auch bei unvollkommenem Schluß der Lidspalte im Schlafe die Hornhaut durch das Oberlid bedeckt wird.

Die Hornhaut wird durch die Tränenflüssigkeit bespült und gereinigt. Sie kommt von der im oberen äußeren Teil der Augenhöhle gelegenen Tränendrüse und gelangt zum „Tränensee“ am inneren Augenwinkel. Durch das Sekret der Meibomschen Drüsen werden die Lidränder befettet, sie verhindern so ein Überfließen. Aus dem Tränensee gelangt die Flüssigkeit wahrscheinlich durch kapillare Ansaugung in die Tränenpunkte und

durch die Tränenröhrchen in den Tränensack, von da durch den Tränennasenkanal in den unteren Nasengang.

Die Augenbrauen sollen das Auge vor dem herabrinnenden Stirnschweiß schützen.

Intraokularer Druck.

Im Innern des Augapfels herrscht ein Druck von 20—30 mm Quecksilber. Der Bulbus fühlt sich daher fest und prall an. Der intraokulare Druck ist in letzter Instanz von dem in den Aderhaut- und Netzhautgefäßen herrschenden Blutdruck abhängig.

Gehörssinn.

Das Gehörorgan ist ein Sinnesorgan, welches uns Bewegungen und Bewegungsarten von Objekten anzeigt. Beispiel: Eine Stimmgabel schwingt. Durch Schwingungen versetzt die umgebende Luft in eine bestimmte rhythmische Bewegung. Wir vernehmen einen Ton.

Anatomie des Gehörorgans.

A. Schalleitender Apparat.

a) Äußeres Ohr.

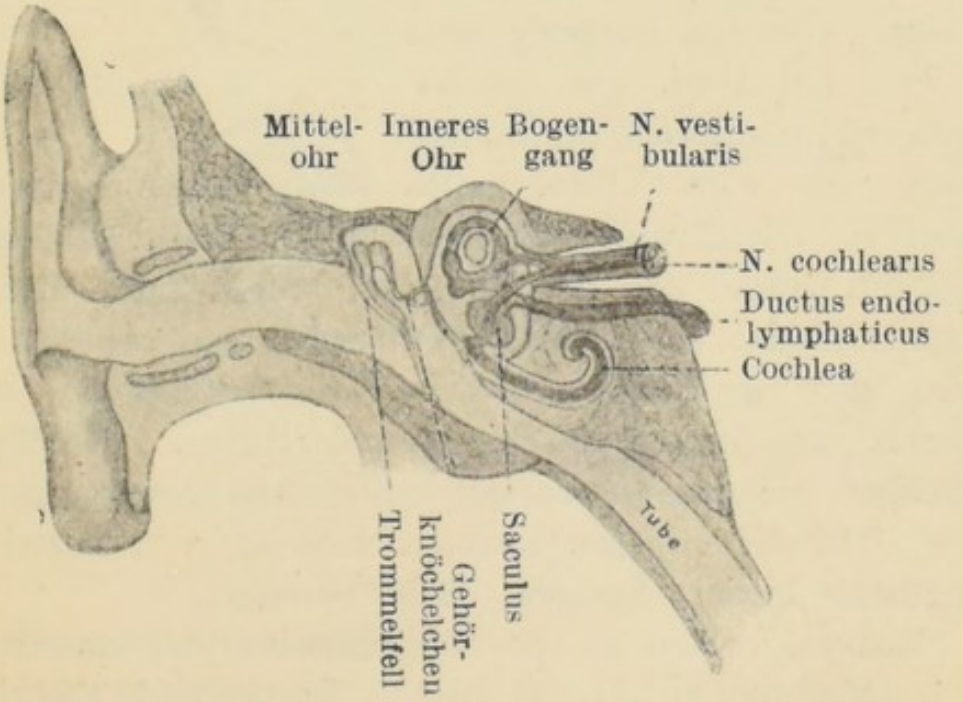


Fig. 70.

1. Ohrmuschel,
2. äußerer Gehörgang. Er ist gekrümmt.
   α) Knorpliger,
   β) knöcherner.

b) Mittelohr, Paukenhöhle, von ihr abgehend Tuba Eustachii. Äußere Begrenzung: Trommelfell (nach innen trichterförmig eingezogen. Tiefste Stelle: Nabel des Trommelfells. Dem Nabel entspricht an der Hinterfläche des Trommelfells das Manubrium mallei.)

Inhalt der Paukenhöhle.

Gehörknöchelchen der Reihe nach:

1. Hammer,
2. Amboß (Gestalt eines Backenzahns),
3. Steigbügel.

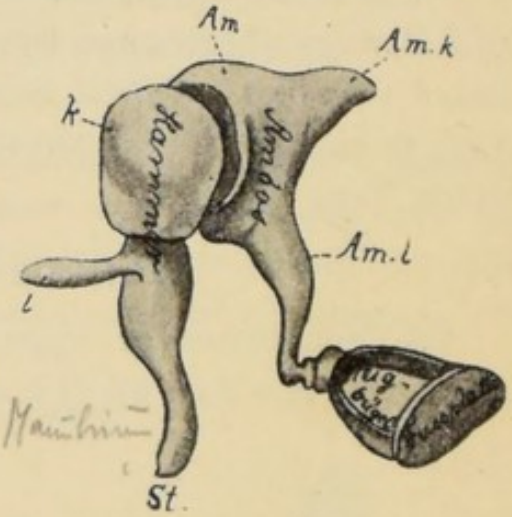


Fig. 71.

Die Verbindung der Gehörknöchelchen miteinander, sowie ihren Bau siehe nebenstehende Abbildung.

Das Manubrium des Hammers (St.) ist mit dem Trommelfell in fester Verbindung. Der Hammer hat Haltebänder. Zwei von ihnen bilden eine physiologische Einheit. Von den letzteren sitzt das eine am Proc. ant. mallei (Ligamentum anterius) (e) an, das andere geht vom Collum mallei nach hinten (Ligamentum posterius). Die Kontinuität beider Bänder bildet die Drehungsachse, um welche sich der Hammer drehen kann. Die beiden anderen Bänder (Ligamentum externum und superius mallei) dienen nur zur Fixation. Die Gelenkverbindung zwischen Hammer und Amboß ist eine Amphiarthrose. Der Steigbügel artikuliert mit dem Processus lenticularis cruris longi incudis. (Aml.) Mit der entgegengesetzten Seite ist er vermittelst eines Ringbandes in der Fenestra ovalis befestigt.

Muskeln, welche an die Gehörknöchelchen ansetzen:

1. Musculus tensor tympani. Er verläuft oberhalb der Tube, von dieser durch ein Septum getrennt, und setzt

am Manubrium mallei an. Seine Funktion ist das Trommelfell zu spannen. Innerviert vom Trigeminus.

2. Musculus stapedius. Er entspringt an der Eminentia Stapedii und sendet seine Ansatzsehne zum Amboß-steigbügelgelenk. Seine Funktion ist noch nicht ganz sicher. Er bewegt wahrscheinlich das Trommelfell nach außen. Innerviert vom Facialis.

c) Das innere Ohr oder Labyrinth.

I. **Knöcherner Teil** (Teil des Felsenbeins). An zwei Stellen ist die knöcherne Hülle durchbohrt. Die Löcher sind mit Membranen überspannt.

a) Fenestra ovalis. An sie stößt der Steigbügel.

b) Fenestra rotunda.

Teile: 1. Zur Gehörswahrnehmung dienende: Cochlea, enthaltend das Labyrinth (Schnecke),

2. Utriculus, Saccus nebst Canalis endolymphaticus und Bogengängen.

II. **Membranöser Teil**, eingebettet im knöchernen. (Wiederholung der knöchernen Teile.) Röhrenförmige, mit Lymphe gefüllte Räume, welche im knöchernen Teil nicht fest anschließend eingebettet liegen. Zwischen der knöchernen Wand und dem membranösen Teil liegt wieder ein Lymphraum (sogenannter perilymphatischer).

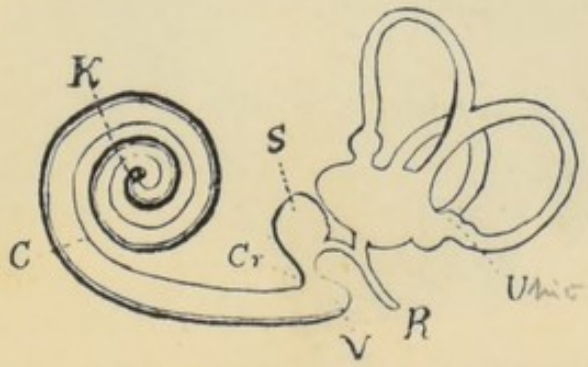


Fig. 72. Schema des häutigen Labyrinths. U = Utriculus mit Ampullen und Bogengängen; S = Saccus R. Ductus endolymphaticus; C = Cochlea; Cr = Canalis reuniens; V = Vorhofblindsack; K = Kuppelblindsack.

Die Schnecke (Cochlea).

A. Das knöcherne Gehäuse

a) Außenwandung der Schnecke, $2^3/_4$ Windungen,

b) Achse der Schnecke (Modiolus).

Von ihr ausgehend eine spiralig gewundene, knöcherne Lamelle (Lamina spiralis ossea). Diese knöcherne Lamelle geht nach der Außenwandung der Schnecke hin in eine Membran über, welche sich an der Außenwandung der Schnecke anheftet (Lamina spiralis membranacea = Membrana basilaris). Durch diese Lamina spiralis (Ossea + membranacea) werden die Schneckenwindungen in zwei Etagen geteilt, die miteinander nur an der Spitze der Schnecke, dem sogenannten Helicotrema, in Verbindung stehen. Die obere heißt Scala vestibuli, die untere Scala tympani. Letztere ist durch die Fenestra rotunda in Verbindung mit der Paukenhöhle, erstere durch die Fenestra ovalis mit dem Vestibulum und den Gehörknöchelchen (Steigbügel). Von dem Rande der Lamina spiralis ossea geht in Richtung auf die Spitze der Schnecke und außen zur Wandung der häutigen Schnecken ebenfalls eine Membran (Membrana vestibularis Reisneri). Von

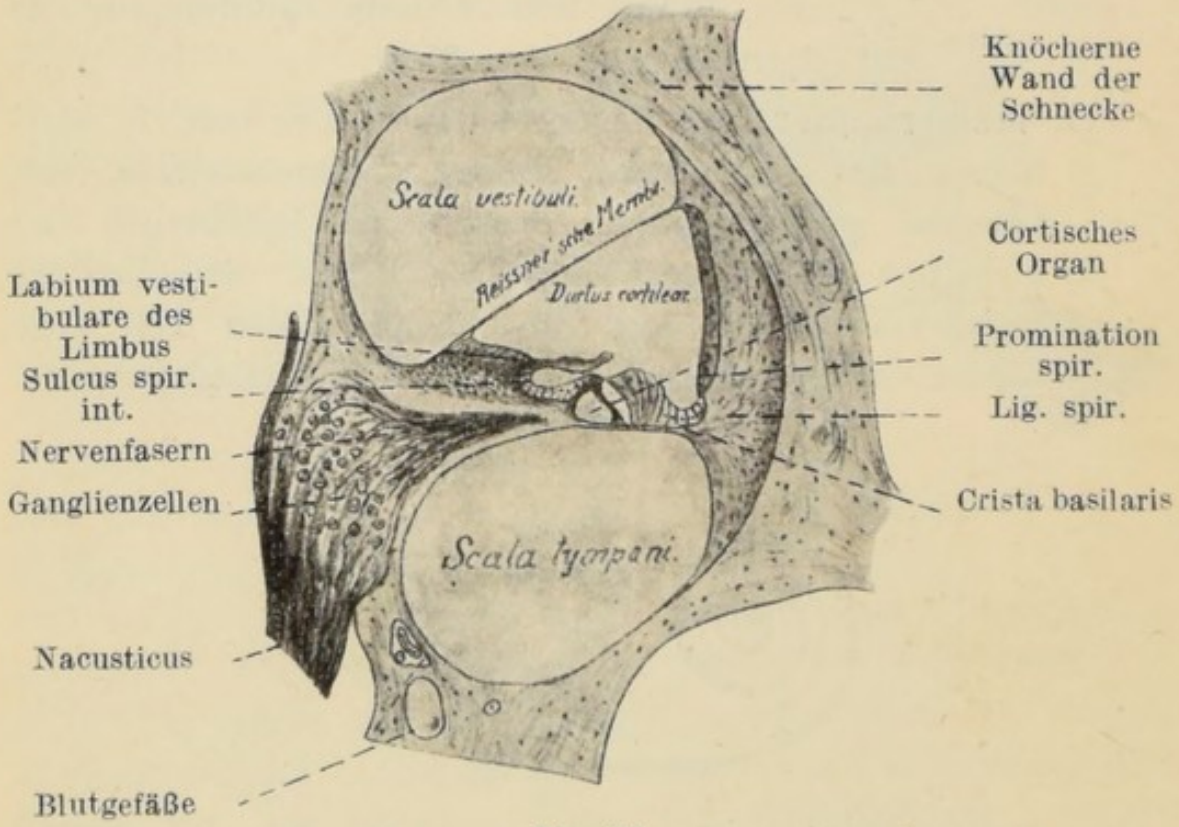


Fig. 73.

dieser, der Außenwand der häutigen Schnecke und der Membrana basilaris wird ein auf dem Querschnitt dreieckig erscheinender Kanal gebildet: der Ductus cochlearis. Er liegt in der Scala vestibuli. In ihm befindet sich das eigentliche Reiz perzipierende nervöse Endelement.

B. Der Reiz perzipierende Nervenendapparat, das Cortische Organ. Dasselbe findet sich im Ductus chochlearis. Es ist aufgelagert der Pars membranacea der Lamina spiralis, der Basilarmembran. Ihre Struktur ist recht eigenartig. Sie spielt eine wichtige Rolle in der Theorie des Hörens. Die Membrana basilaris besteht im wesentlichen aus radiär verlaufenden und demgemäß verschieden langen elastischen Fasern, die kürzesten an der Schneckenbasis, die längsten an der Spitze der Schnecke. Ihre Zahl beträgt ungefähr 15—20 000. Nebenstehend die Abbildung des Cortischen Organs.

An ihm sind zu unterscheiden die

1. eigentlichen Hörsinneszellen, Cortischen Zellen (dieselben zeigen wie fast alle Sinneszellen einen Saum feiner Härchen);
2. die Hülfszellen, Stützzellen, welche die Sinneszellen tragen (Deiterssche Zellen),
3. die Cortischen Pfeiler (beide zusammen bilden den Cortischen Bogen. Durch den Tunnelraum des Bogens ziehen Fasern des N. cochlearis),

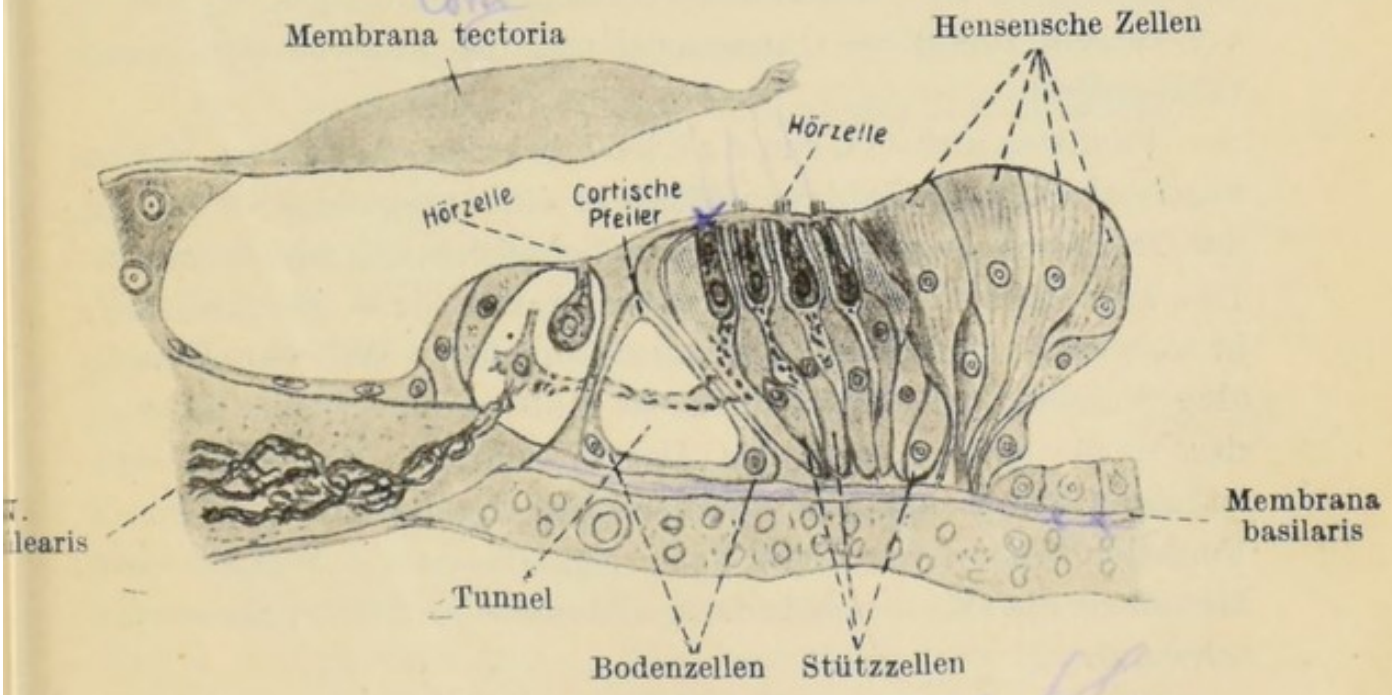


Fig. 74. Cortisches Organ.

4. die Membrana reticularis, welche eine Fortsetzung der Pfeiler ist und welche die Oberfläche der Zellen überspannt. In ihr sind ganz feine Löcher für den Durchtritt der Härchen der Sinneszellen ausgespart. Die Membran dient zur Fixation der Zellen,

5. die Membrana tectoria (Cortische Membran).
   Sie überdeckt die Sinneszellen.

C. Der Reiz zentral fortleitende Apparat (Sinnesnerv).

Der Sinnesnerv des Gehörorgans ist der N. cochlearis. Derselbe tritt gemeinsam mit dem N. vestibularis, der mit dem Hören nichts zu tun hat, in den Meatus auditorius internus des Felsenbeins. Der N. cochlearis zieht zur Basis der Schneckenachse und breitet sich von ihr ohne Markscheide auf der Scheidewand aus, welche die Scala vestibuli von der Scala tympani trennt. Es zieht in der aus der Abbildung zu ersehenden Weise zu den Sinneszellen (siehe Tunnelfasern des N. cochlearis).

Physiologie des Gehörorgans.

Der adäquate Reiz des Gehörorgans sind Schwingungen der Luft. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit dieser Schwingungen in der Luft beträgt 332,8 m per Sekunde. Sie breiten sich nach allen Richtungen gleichmäßig aus. Infolgedessen nimmt ihre Intensität proportional dem Quadrate der Entfernungen ab. Trifft ein Schall das Gehörorgan, so hat er von diesem zuerst die Ohrmuschel und den äußeren Gehörgang zu passieren.

Funktion der Ohrmuschel bei den Tieren: (denen durch eine große Zahl von Muskeln eine ausgiebige Bewegung der Ohrmuscheln möglich ist). Die Schallrichtung zu bestimmen. Das Tier stellt mit seinen Ohrmuskeln das Ohr in die Richtung, in welcher es den Schall am lautesten hört. Will der Mensch eine Schallrichtung bestimmen, so muß er den ganzen Kopf in der Weise bewegen wie das Tier die Ohren. Beim Menschen ist die Ohrmuschel ein rudimentäres Organ. Die Art ihrer Funktion ist noch nicht ganz sichergestellt. Werden dem Menschen die Ohrmuscheln fortgenommen, so hört er nur wenig schwerer.

Funktion des äußeren Gehörgangs. Derselbe leitet die Schwingungen der Luft weiter zum Trommelfell. Der Gehörgang hat wie jeder geschlossene röhrenförmige Raum seinen Eigenton. Derselbe liegt infolge der Kürze des Ganges sehr hoch in der Gegend des f^4. Schwingungen der Luft, welche an Frequenz annähernd der des f^4 entsprechen, werden demnach verstärkt. Der Gehörgang dient in dem Falle als Resonator.

Durch seine Krümmungen und Haare verhindert er das Eindringen von Fremdkörpern. Das Ohrenschmalz schützt die Wände des Gehörganges und das Trommelfell vor Eintrocknung und dient wohl auch dazu, in den Gang gelangende kleine Fremdkörper zu fixieren.

Funktion des Trommelfells. Werden die Schwingungen der Luft im äußeren Gehörgang fortgeleitet, so treffen sie auf das Trommelfell. Dasselbe ist vermöge seines anatomischen Baues (trichterförmige Gestalt), seiner Faserstruktur, sowie durch die einseitige Belastung mit den Gehörknöchelchen eine stark „gedämpfte" Membran. (Unter gedämpfter Membran versteht man eine solche, welche keinen bestimmten oder besonders ausgezeichneten Resonanzton hat und kein Nachschwingen zeigt, sondern mit vielen, ideell bei allen Tönen zum Mitklingen zu bringen ist.)

Die Belastung des Trommelfells mit den Gehörknöchelchen bewirkt:

1. Beseitigung des Eigentones des Trommelfells,
2. als Dämpfung (wie der Dämpfer beim Klavier, um ein Nachschwingen des Trommelfells zu vermeiden.)

Das Trommelfell dient also als resonierende Membran.

Funktion der Gehörknöchelchen. Ist sie zum Schwingen gebracht, so werden von ihr die Schwingungen auf die Kette der Gehörknöchelchen übertragen, zuerst auf den Hammergriff, der mit dem Trommelfell fest verbunden ist. Der Hammer schwingt um eine Achse, welche dem Verlauf des Achsenbandes entspricht. Seine Bewegung überträgt er auf den Amboß.

Die Art der Übertragung: Das Gelenk zwischen Hammer und Amboß ist ein Ginglymus, und zwar zugleich ein sogenanntes Sperrgelenk. Die Drehungsachse des Amboß entspricht seinem Crus breve. Die Sperrzähne am Hammer und Amboß sind derartig angeordnet, daß bei schon sehr geringer Bewegung des Hammers nach innen das Capitulum gegen den Sperrzahn des Amboß stößt und ihn um seine Drehungsachse bewegt; bei einer Bewegung des Hammergriffs nach außen muß die Exkursion desselben ca. 9 mal größer sein, damit die Sperrzähne der Gelenke wieder ineinander greifen und sich der Amboß wiederum, diesmal aber in entgegengesetzter Richtung wie vorher,

bewegt. Bei einer Schwingung des Hammergriffs nach innen bewegt sich das Capitulum mallei nach außen, die Sperrzähne des Hammer - Amboßgelenks greifen ineinander. Der Amboß bewegt sich um seine Drehungsachse (das Crus breve) nach oben und labyrinthwärts. Durch diese Bewegung wird auch der durch ein Kugelgelenk mit dem Amboß artikulierende Steigbügel mitgenommen. Er wird hauptsächlich labyrinthwärts, aber auch etwas nach oben bewegt. Seine Basalplatte wird in die Fenestra ovalis eingedrückt. Schwingt der Griff des Hammers nach außen, so greifen bei schwacher Schwingung die Sperrzähne des Hammer-Amboßgelenks nicht ineinander, bei starker nimmt das nach innen gehende Capitulum den Amboß mit, der sich um seine Drehungsachse nach unten bewegt, der Steigbügel rückt ein wenig von der Fenestra ovalis ab, die größtmöglichen Exkursionen der Steigbügelbasis betragen nur ungefähr $^1/_{18}$ mm.

Funktion der Tuba Eustachii. Im allgemeinen ist das Tubenlumen nach der Mundhöhle hin geschlossen. Die Tube hat die Funktion zeitweilige Luftdruckdifferenzen zwischen Paukenhöhle und äußerem Gehörgang auszugleichen.

Nachweis durch Valsalvaschen Versuch: Zuleiten von Luft in die Paukenhöhle durch Exspirationsbewegung bei Schluß der Nase und des Mundes. Vorwölbung des Trommelfells. Negativer Valsalvascher Versuch, Inspiration unter den gleichen Bedingungen wie oben. Einziehung des Trommelfells nach vorn. Bei beiden Versuchen ist das Gehör herabgesetzt. Tätigkeit des M. levator veli palatini und Tensor tympani.

Die Funktion der Gehörknöchelchen. Muskeln. Der M. tensor tympani spannt das Trommelfell durch Zug an seinem Ansatzpunkt und wölbt es nach innen. Hierdurch wird die Resonanz des Trommelfells für hohe Töne eine besonders starke, für tiefe Töne wird sie schwächer. Eine andere Funktion ist nicht sichergestellt.

Über den Musculus stapedius siehe vorher Seite 373. Er ist wahrscheinlich ein Entspanner des Trommelfells. Der M. tensor tympani und M. stapedius wären also Antagonisten.

Funktion des inneren Ohres. Sind die Gehörknöchelchen durch Schwingungen des Trommelfells in Bewegung

versetzt, so dringt die Basalplatte des Steigbügels in die Fenestra ovalis ein und stößt gegen die dieselbe verschließende Membran und setzt sie ebenfalls in Schwingung. Die Membran sieht nach der Scala vestibuli, versetzt die Gehörlymphe (= Gehörwasser) in Bewegung, und durch diese wird auch das Cortische Organ zum Mitschwingen gebracht. Über die Art und Weise der Funktion des Cortischen Organs sind die Ansichten noch geteilt. Es bestehen über diese zwei besonders gut begründete Hypothesen. Ihrem Ansehen nach geordnet sind es:

I. Die Helmholtzsche, sogenannte Resonanzhypothese.

Die Schwingungen des Gehörwassers werden auf die Membrana basilaris übertragen. Diese Fasern derselben sind verschieden lang, an der Schneckenbasis am kürzesten, an der Spitze am längsten. Jede Faser ist auf einen bestimmten Ton abgestimmt (Eigenton). Erklingt ein Ton, so schwingen nur die Fasern der Membran mit, welche als Eigenton die gleiche oder annähernd gleiche Schwingungszahl oder die eines Obertons, des schwingenden Hörwassers, haben. Die Bewegung der Fasern der Basilarmembran wird durch die Stützzellen auf die Hörzellen übertragen. Es schwingen die den schwingenden Basilarmembranfasern entsprechenden Hörzellen mit. Die Härchen dieser Zellen wischen im Rhythmus ihrer Schwingungen an die Membrana tectoria und werden so gereizt.

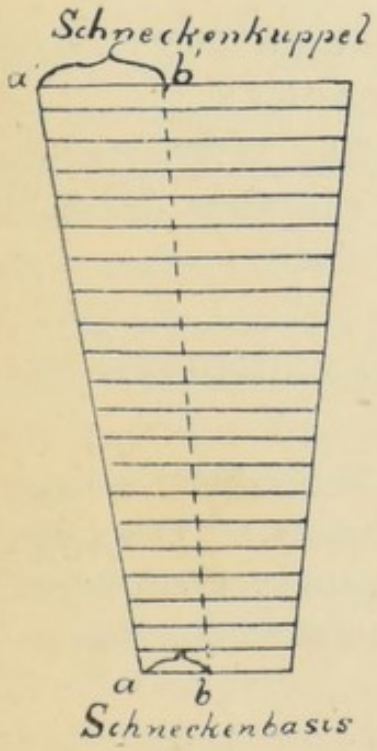


Fig. 75. Schematische Darstellung der Membrana basilaris, die abgewickelt und gerade gestreckt gedacht wird.

Diese ursprüngliche Form der Helmholtzschen Hypothese hat eine Modifikation erfahren: Der innere Cortische Pfeiler schwingt nie mit. Es vollführt der nach außen gelegene Teil der Membran bei Schwingungen derselben eine rotierende Bewegung um den inneren Cortischen Pfeiler als Achse. Hierbei werden die Härchen der Hörzellen an der Membrana tectoria

gerieben. Diese Modifikation ist nötig, da anzunehmen ist, daß die Membrana tectoria im ersteren Fall gleichsinnig mit den Hörzellen schwingt und dann eine Berührung letzterer mit der Membrana tectoria nicht statt hat.

II. Die Ewaldsche Theorie.

Nach ihr versetzen die Schwingungen des Labyrinthwassers die gesamte Basilarmembran in Mitbewegung. Dieselbe schwingt unter dem Bilde einer Reihe stehender Wellen. Dieses Schwingungsbild der Membran, Schallbild genannt, erregt durch Vermittlung der Sinneszellen und des Nervus cochlearis die Tonempfindung im Gehirn. Bei gleichzeitigem Erklingen mehrerer Töne überlagern sich die Wellenbewegungen auf der Membran. Eine Änderung der Wellenlängen tritt aber nicht ein, so daß also eine Analyse der stehenden Wellen möglich ist.

Bedenken gegen die Helmholtzsche Theorie: Es ist bisher nicht möglich, zu erklären, wie so kleine Fasern, wie die der Basilarmembran sind (0,041—0,5 mm), bei den gebräuchlichen Tönen der Tonleiter mitklingen (resonieren) können.

Wesentliche Punkte, welche für die Helmholtzsche Hypothese sprechen:

1. Aus der Anatomie. Es gibt ungefähr 24 000 Radialfasern in der Basilarmembran. Ihre Zahl entspricht der Zahl der Töne, die uns zu unterscheiden möglich sind.

2. Aus der Psychologie. Die Hypothese gibt uns eine physikalische Erklärung dafür, daß es uns möglich ist, Klänge in ihre Einzeltöne zu zerlegen.

3. Aus der Pathologie. Es sind Leute beobachtet, die nur einzelne Töne nicht hören (Tonlücken aufweisen). Diese Erscheinung ist nach der Helmholtzschen Hypothese leicht durch Erkrankung oder Fehlen der entsprechenden Fasern der Basilarmembran zu erklären.

Wesentliche Punkte, welche für die Ewaldsche Theorie sprechen:

Es ist Ewald gelungen, auf Membranen, die ihren Spannungsbedingungen nach denen der Basilarmembran entsprachen und durch Stimmgabeln in Schwingung versetzt wurden, Schall-

bilder und Schallzerlegungsbilder zu erhalten, die genau denen seiner Theorie entsprachen.

Knochenleitung.

Die Reizübertragung auf das Gehörorgan auf dem gewöhnlichen Wege nennt man die durch Luftleitung. Ist bei einem Menschen die Gehörknöchelchenkette vernichtet, so braucht der Mensch nicht völlig taub zu sein. Hat er dann noch eine Gehörsempfindung, so erfolgt die Reizleitung auf anderem Wege wie gewöhnlich. Die Luftwellen treffen auf den Kopf, die Kopfknochen und werden so zum Labyrinth und dem Cortischen Organ weitergeleitet. Diese Art der Leitung nennt man indirekte Knochenleitung.

Direkte Knochenleitung: Setzt man eine tönende Stimmgabel auf die Kopfknochen auf, so wird der Schall durch die Kopfknochen wie im vorhergehenden Falle fortgeleitet, und man hat auf beiden Ohren eine Schallempfindung. Dieselbe dauert am längsten beim Aufsetzen der Gabel auf den Processus mastoideus.

Rinnes Versuch (praktisch wichtig): Tönende Stimmgabel, am Processus mastoideus aufgesetzt, wird dort ausklingen gelassen. Sie wird dann vor eine Ohrmuschel gehalten und wird dann beim Ohrgesunden wieder hörbar (die Leitung durch das Trommelfell und die Gehörknöchelchenkette ist, wenn diese gesund, besser als die durch die Kopfknochen).

Webers Versuch (praktisch ebenfalls wichtig): Der eben erwähnte Versuch wird in der Weise modifiziert, daß die Stimmgabel auf die Kopfknochen aufgesetzt wird, die eine Ohrmuschel bleibt geöffnet, die andere wird verschlossen. Der Klang der Stimmgabel wird in das verschlossene Ohr hineinverlegt. (Es werden durch die Kopfknochen die Schwingungen auf die Gehörknöchelchen und beide Trommelfelle übertragen. Die Schallempfindung ist nun auf dem Ohr stärker, auf welchem der Schall nicht „abfließen“ kann.)

Die Einrichtungen des Gehörorgans unter dem Gesichtspunkt physikalischer Zweckmäßigkeit.

1. Das Trommelfell resoniert auf sehr viele Töne sehr gut,

da es seinem Bau und seiner Struktur nach physikalisch zu sehr stark gedämpften Membranen gehört.

2. Die Kraftübertragung vom Trommelfell auf das Labyrinthwasser.

   a) Zur Ausnutzung der Energie ist erforderlich: Die von der Luft Energie aufnehmende Fläche muß groß, die Masse des ganzen schalleitenden Apparates muß gering, die die Energie an das Gehörwasser abgebende Fläche muß kleiner sein als die erste. Dies ist der Fall, da das Trommelfell mehrmals so groß als die Membran der Fenestra ovalis ist; das Trommelfell, die Gehörknöchelchen und die Membran der Fenestra ovalis haben eine geringe Masse.

   b) Um das verhältnismäßig schwer bewegliche Labyrinthwasser in Bewegung zu setzen, ist es notwendig, die großen Amplituden des Trommelfells in kleinere, mehr energiehaltende zu verwandeln. Dies geschieht im Gehörorgan nach dem Prinzip des Krafthebels.
   Ein solcher Krafthebel ist:

      α) Hammer. Amboß. In ihrer Kontinuität stellen sie einen Winkelhebel dar, bei welchem der Arm, an dem die Kraft angreift, $1\frac{1}{2}$ mal so lang ist als der Arm, an welchem die Last angreift.

      β) Die Radiärfasern des Trommelfells in Verbindung mit dem Hammergriff. Sie stellen einen Hebel dar, dessen langer Arm durch die gekrümmten Radiärfasern des Trommelfells und den größten Teil des Hammergriffs gebildet wird. Der kurze Arm ist die Spitze des Hammergriffs (siehe Fig. 71). Die Kraft greift an dem freien Ende der Radiärfasern an, die Last ruht an der Hammerspitze.

3. Der für gewöhnlich vorhandene Verschluß der Tube. Würde die Tube ständig offen sein, so würde das Trommelfell von beiden Seiten von Wellenbewegungen gleicher Phase getroffen werden, d. h. die Exkursionen des Trommelfells würden gestört (vermindert).

Die Gehörsempfindungen.

Wir ordnen unsere Gehörsempfindungen in zwei große Kategorien:

I. Geräuschempfindungen,
II. Tonempfindungen.

Bei Geräuschen haben wir das Empfinden des Unebenen, Nichtglatten,

Bei Tönen das Empfinden der Ebenheit, des Geordneten.

Suchen wir nach äquivalenten, physikalischen Unterschieden, so finden wir nach Ewald (vergl. vorher S. 380), daß Geräusche auf den oben angegebenen Membranen keine stehenden Schwingungen geben im Gegensatz zu den Tönen. Nach der Helmholtzschen Theorie ist es schwer, einen physikalischen Unterschied zu finden. Es ist nur sicher, daß Geräuschempfindungen hervorgerufen werden können durch Tonempfindungen unter besonderen Bedingungen:

1. bei sehr kurzen Tönen,
2. bei schnellem Wechsel der Tonhöhe,
3. beim Zusammenklingen vieler Töne von geringem Tonunterschied.

Infolgedessen neigen die, welche die Helmholtzsche Theorie annehmen, zu der Ansicht, daß Geräusche nicht ganz etwas anderes sind wie Töne, sondern daß sie sich aus Tönen, die für unser Ohr nicht analysierbar sind, zusammensetzen.

Die Geräusche. Sie zeichnen sich durch große Mannigfaltigkeit aus. Wir können an ihnen Höhe und Tiefe unterscheiden.

Die Tonempfindungen haben als physikalischen Parallelvorgang Sinusschwingungen[1]) der Luft.

Abhängigkeit der Tonempfindung von physikalischen Faktoren:

1. von der Schwingungszahl (Anzahl der Schwingungen per Sekunde). Bei geringer Schwingungszahl ist der Ton tief, bei hoher hoch;

[1]) Anm.: Sinusschwingungen, da die Entfernungen der schwingenden Teilchen von ihrer Gleichgewichtslage proportional dem Sinus der vom Schwingungsbeginn verflossenen Zeit sind.

2. von der Schwingungsweite (Amplitude). Bei großer Amplitude ist der Ton stark, bei kleiner schwach.

Hörgrenze: 1. Abhängigkeit von der Schwingungszahl. Ein Ton wird nicht gehört, wenn die Schwingungen der Luft pro Sekunde weniger als 12—14 oder mehr als 20 000—30 000 betragen. (Prüfung für hohe Töne mit Galtonpfeifen: Pfeifen mit im Rohr verstellbarem Stempel, mit den Königschen Klangstäben, Stäben, deren Schwingungszahl genau berechnet ist, und für tiefe Töne mit Orgelpfeifen.)

2. Abhängigkeit von der Intensität der Schwingungen (Hörschärfe). Die Intensität selber ist schwer zu bestimmen.

In praxi wird die Bestimmung in der Weise vorgenommen, daß die Schallquelle entfernt wird, bis der Untersuchte nichts mehr hört. Die Schallintensität nimmt nämlich umgekehrt proportional dem Quadrate der Entfernungen ab: Man notiert die Entfernung, in der ein Ton oder Geräusch eben gehört wird.

Bestimmung der Hörschärfe durch einen elektrischen Hörprüfungsapparat. Ein Telephon wird durch einen Strom zum Tönen gebracht. Es wird soviel Widerstand in den Stromkreis eingeschaltet, daß man das Telephon eben hört.

3. Von der Schwingungsdauer. Schwingungen, die ganz kurze Zeit andauern, werden nicht gehört, bleiben unter der Empfindungsschwelle. Im Bereich der Kontraoctave bis zur 4 gestrichenen Oktave genügen 2 Schwingungen, um eben gehört zu werden und auch eine genaue Definition des Tones zu ermöglichen.

Die Tonfarbe der Töne verschiedener Schwingungszahlen. Tonfarbe heißt man die Begleitempfindungen, welche wir beim Wahrnehmen der Töne verschiedener Schwingungszahlen haben. Bei Tönen frequenter Schwingung haben wir die Empfindung des Hellen, Scharfen, Kleinen, bei Tönen geringer Schwingungszahl die Empfindung des Breiten, Großen, Dumpfen.

Die Empfindungsintensität von Tönen verschiedener Schwingungszahl. Obgleich es nicht möglich ist, genaue Empfindungsintensitäten zu vergleichen, so kann man doch sicher sagen, daß Töne von frequenter Schwin-

gungszahl lauter gehört werden als solche von geringer bei physikalisch annähernd gleicher Intensität.

Die Unterschiedsempfindlichkeit für Töne verschiedener Wellenlänge. Wir können nicht jeden Ton, der sich von einem anderen durch eine verschiedene Schwingungszahl auszeichnet, von diesem unterscheiden. Es kommt auf den Teil der Tonskala an, an welchem wir die Unterschiedsempfindlichkeit prüfen. Wir können bei Tönen von sehr geringer und sehr großer Schwingungszahl nicht so gut geringe Differenzen der Schwingungszahlen heraushören, wie in dem mittleren Teil der Tonskala.

Beispiel: Schwingungszahlen von 500 und 500,3 bei Zungenpfeifen werden noch als verschieden empfunden.

Intensitätsschwelle: Erst bei einer bestimmten Intensität der Schwingungen tritt in unserem Empfinden ein Ton über die Schwelle. Diese Intensität im Maße der Amplituden anzugeben, ist nicht leicht. Die Schwellenamplitude beträgt für einen Ton mittlerer Höhe ungefähr 0,066 $\mu\mu$.

Unterschiedsempfindlichkeit für verschiedene Tonstärke: Es gilt für dieselbe das Webersche Gesetz (siehe vorher S. 337).

Anklingen — Abklingen eines Tones. Streichen wir eine Stimmgabel an, so scheint uns während der Zeit ihres Schwingens unsere Empfindung zu schwanken. Zuerst ist unsere Empfindung relativ schwach, sie wird dann stärker, um dann wieder nachzulassen und schließlich aufzuhören. Das Maximum der Empfindungsintensität liegt für Schwingungen verschiedener Frequenz in verschiedenen Zeiten vom Eintritt der ersten Empfindung an gerechnet.

Ermüdung des Gehörorgans. Sie tritt für einen Reiz von bestimmter Schwingungszahl ein, wenn die Intensität des Reizes eine sehr große ist. Es wird dann also ein Ton, der unter gewöhnlichen Verhältnissen gehört wird, nicht mehr wahrgenommen, wenn man den gleichen Ton vorher mit großer Intensität erklingen läßt. Wenn es so scheint, daß eine Ermüdung des Gehörorgans auch bei Reizen von geringer Intensität statt hat, so ist das ein Irrtum. Wenn wir zum Beispiel den leisen Ton einer Stimmgabel nach einer gewissen Zeit nicht

mehr wahrnehmen, so beruht das darauf, daß wir unsere Aufmerksamkeit nicht zu konzentrieren vermögen.

K l a n g. Versetzt man die Luft durch zwei Instrumente von ungleicher Schwingungszahl in Schwingungen (2 Sinusschwingungen, s. S. 383 Anm.), so setzen sich die beiden Sinuskurven in der Luft zu einer neuen Schwingungszahl (keine Sinuskurve mehr) zusammen.

Die diesem physikalischen Vorgang entsprechende Empfindung ist keine einfache. Wir vermögen diese zusammengesetzte Empfindung in eine Empfindung einzelner Töne aufzulösen. Als Empfindungston haben wir beim Zusammenklingen mehrerer Töne einen angenehmen oder unangenehmen.

P h a s e n u n g l e i c h h e i t zweier gleichzeitig erklingender Töne ist auf unsere Klangempfindung, obwohl physikalisch die resultierende Welle anders aussieht als bei Phasengleichheit, ohne Einfluß.

K l a n g a n a l y s e. Es ist uns, wie eben bemerkt, möglich, durch unser Gehörorgan den Klang in seine Partialtöne wieder aufzulösen (physiologische Klanganalyse). Andererseits können wir objektiv die Partialtöne in einem Klange nachweisen (physikalische Klanganalyse):

1. durch die Helmholtzschen Resonatoren, Metallhohlkugeln, die an einem Ende, mit dem sie an das Ohr gehalten werden, eine trichterförmige, an der anderen, der Klangquelle zugewendeten Seite eine weite Öffnung haben, von denen jede ihren Eigenton hat und bei Erklingen desselben resoniert;
2. am Klavier. Aufheben der Dämpfung. Die Saite klingt mit, deren Ton man in das Klavier hineinertönen ließ;
3. nach König durch Beobachtung eines Gasflammenbildes. im rotierenden Spiegel. Die Gasleitung ist mit einem Helmholtzschen Resonator in Verbindung, über dessen Öffnung eine Membran gespannt ist. Das Bild der Flamme im Spiegel ist das einer Klangwelle, aus der sich leicht die Wellen der Partialtöne finden lassen.

S c h w e b u n g e n: Läßt man zwei Töne erklingen, die sich in ihrer Schwingungszahl nur wenig unterscheiden, so ist die Empfindung, die wir haben, eine diskontinuierliche, eine unangenehme. Wir hören einen resultierenden Klang, der in

der Zeiteinheit eine bestimmte Zahl von Intensitätsschwankungen aufweist, d. h. anschwillt und wieder schwächer wird. Die Zahl der Schwankungen, die man Schwebungen heißt, ist gleich der Differenz der Schwingungszahl beider Töne. Als physikalisches Analogon finden wir die Konstruktion der aus beiden Tönen resultierenden Klangkurve (Schwebungskurve), ein An- und Abschwellen der Amplituden.

Die Erscheinung der Schwebungen unter der Perspektive der Helmholtzschen Resonanztheorie: Helmholtz sagt, daß durch einen bestimmten Ton nicht nur eine der resonierenden Fasern der Basilarmembran in Schwingungen versetzt wird, sondern auch die nächstbenachbarten, allerdings in geringerem Grade als erstere. Erklingen nun 2 Töne von geringem Schwingungszahlen-Unterschied, so resonieren erstens die beiden Fasern, welche den erregten Tönen entsprechen. Es werden aber auch die zwischen den beiden resonierenden Fasern liegenden zum Mitschwingen gebracht, und zwar von beiden Tönen im Rhythmus dieser. Die Schwingungsform der Mittelzone ist also die einer Klangkurve und zwar der einer Schwebungskurve (siehe vorher). Hiermit wird das An- und Abschwellen auch der Empfindung erklärt.

Summations- und Differenztöne: Mathematisch ist deduziert worden, daß man beim Zusammenklingen zweier an Schwingungszahl wenig verschiedener Töne noch neben der typischen Schwebungskurve Kurven von der Summe und Differenz der Schwingungszahlen der beiden Töne erhält (Summations- und Differenztöne). Dieselben sind auch öfter gehört worden.

Tonpsychologie und Musikalisches.

Das Wesen der Musik beruht auf den Empfindungstönen, welche den einzelnen Tönen oder einer Kombination derselben, den Klängen und einer bestimmten Tonfolge zugeordnet sind.

Konsonanz — Dissonanz: Haben wir beim Erklingen mehrerer Töne die Empfindung des Kontinuierlichen, Fließenden, Glatten und damit zugleich einen angenehmen Empfindungston und werden die Töne in unserer Empfindung gut miteinander verschmolzen, so sprechen wir von einer Kon-

sonanz. Haben wir die Empfindung des Diskontinuierlichen, Intermittierenden, werden die Töne in unserer Empfindung nicht miteinander verschmolzen, so sprechen wir von einer Dissonanz. Zwei Töne werden um so eher miteinander verschmolzen, je mehr Obertöne sie miteinander gemein haben (siehe nächsten Absatz).

Instrumententöne: Die Töne aller unserer Instrumente sind keine Töne im strengen Sinne. Es sind Klänge. Es schwingt nicht nur der Grundton, sondern stets noch eine Zahl von Obertönen mit.

Beispiel: Eine gestrichene Violinsaite schwingt nicht nur als Ganzes, sondern auch in Teilen. (Die Teilschwingungen entsprechen den Schwingungen der Obertöne.) Leicht zu veranschaulichen durch auf den Monokord, eine gespannte Metallsaite, gesetzte Reiterchen. In den Ruhepunkten, Schwingungsknoten, bleiben die Reiterchen auf der Saite sitzen, an den Bäuchen fallen sie herunter.

Die Klangfarbe der Instrumente beruht auf der Zahl der mitschwingenden Obertöne:

Beispiele:

1. Relativ obertonfreie Instrumente, Stimmgabeln, Klang weich, nicht kräftig;
2. Instrumente, bei denen Obertöne bis zum sechsten vorvorkommen: Klavier, voller Klang;
3. Instrumente, bei denen die ungeraden Obertöne mitklingen. Klarinette, näselnder Charakter;
4. Instrumente mit vornehmlich hohen Obertönen, Trompeten, scharfer Ton.

Tonskala, Tonleiter: Von der sehr großen Zahl der für das Ohr unterscheidbaren Töne wird nur eine kleine Zahl zu musikalischen Zwecken verwandt. Die ganz hohen und tiefen fallen ganz fort, da sie uns nicht angenehm. Man hat die Töne entsprechend ihrer für unser Ohr unterscheidbaren Tonfolge von tiefen zu höheren Tönen in eine Tonskala, Tonleiter, eingeordnet. Als sogenannter Normalton, auf welchen alle übrigen bezogen werden, ist das sogenannte a^1 = Kammer a mit 435 Schwingungen pro Sekunde gebräuchlich. Die Schwingungszahlen der Töne der Tonleiter stehen zu dem Grundton (Ausgangston) alle in einem einfachen Verhältnis. die Schwingungszahlen im

Dur-Akkord C E G C = 4 : 5 : 6 : 8. Man bezeichnet das Verhältnis der Schwingungszahlen = Intervallen:

1 : 1 mit Prime,
8 : 9 mit Sekunde,
5 : 6 mit kleine Terz,
4 : 5 mit große Terz,
3 : 4 mit Quarte,
2 : 3 mit Quinte,
5 : 8 mit kleine Sexte,
3 : 5 mit große Sexte,
5 : 9 mit kleine Septime,
8 : 15 mit große Septime.

Absolutes Tonbewußtsein, absolutes Gehör: Die meisten Menschen pflegen das Erinnerungsbild eines Tones nicht in assoziativer Verbindung mit der gebräuchlichen Tonbezeichnung im Gehirn zu haben. Sie gehen deshalb, wenn man ihnen aufgibt, einen gesungenen Ton zu bezeichnen oder selbst einen bestimmten Ton zu singen, von einem Grundton aus und suchen von diesem aus den erlangten Ton zu finden. Menschen, die das Verlangte leisten können, haben ein absolutes Gehör oder absolutes Tonbewußtsein.

Anhang.

Das Labyrinth. Wie oben erwähnt, wird von den Anatomen zum Gehörorgan auch das Labyrinth gerechnet. Dasselbe hat mit dem Hören jedoch gar nichts zu tun.

Anatomie: Wir unterscheiden am Labyrinth:

I. das knöcherne im Felsenbein,
II. das häutige (Wiederholung des knöchernen).
    1. Saccus,
    2. Utriculus,
    3. die drei Bogengänge,
        a) einen horizontalen lateralen,
        b) zwei vertikale, einen vorderen und einen hinteren. Die beiden vertikalen verlaufen in einer Ebene, die zwischen der frontalen und sagittalen liegt. Die hinteren Schenkel der vertikalen Bogengänge vereinen sich vor Eintritt in den Utriculus. Die Bogengänge zeigen an einem Ende eine Erweiterung

(Ampulle). Saccus, Utriculus und Bogengänge sind mit Lymphe gefüllt (Endolymphe).

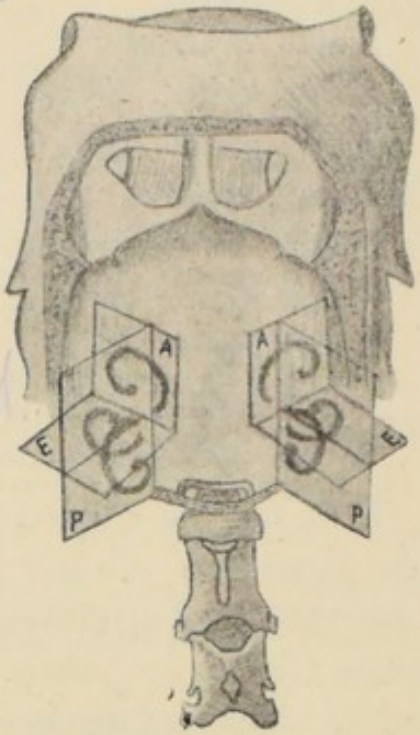


Fig. 76. Lage der Bogengänge im Schädel. A = vorderer, P = hinterer, E = lateraler.

Das Sinnesepithel: Es sind zylindrische Zellen, die einen langen Haarsaum tragen. Die Haare in den Bogengängen sind länger als im Utriculus und Saccus.

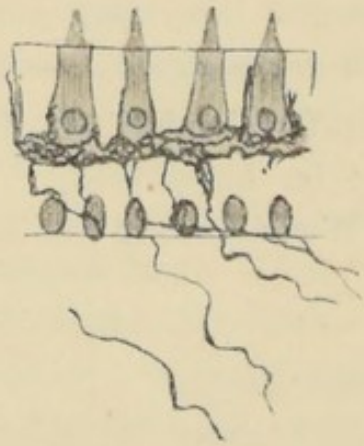


Fig. 77.
Sinnesepithel und Nervenendigungen in den Ampullen. (Silberbehandlung.)

Der Sitz des Sinnesepithels sind die Cristae acusticae in den Ampullen der Bogengänge und die Maculae acusticae im Saccus und Utriculus.

Als besondere Einrichtungen sind im Saccus und Utriculus noch die sogenannten Otolithen zu erwähnen, kleine, durch Schleim aneinandergebackene Kalkkörnchen, welche dem Sinnesepithel aufliegen und mit demselben derartig verbunden sind, daß sie auf dasselbe auch einen Zug auszuüben vermögen. Der Sinnesnerv ist der N. vestibularis.

Der adäquate Reiz für das Sinnesepithel ist die Schwerkraft.

Funktion der Bogengänge. 1. Die Bogengänge dienen der Empfindung der Bewegungsänderung des Kopfes und indirekt auch des Rumpfes. Es geschieht dies in folgender Weise (Mach-Breuersche Theorie): Bei plötzlichen Bewegungen des Kopfes bleibt anfangs die Bewegung der Lymphe in den Bogengängen hinter der Bewegung des Kopfes nach dem Gesetz der Trägheit zurück. Es prallt die zurückbleibende Flüssigkeit gegen die Haare der Sinneszellen in den Ampullen. Die Haare übertragen den Reiz auf die Zellen selbst und auf die Nerven. Wir haben dann als Bewegungsempfindung eine der der Bewegung der Haare der Sinneszellen gegensinnige. Es erfolgt die Reizung der Sinneszellen natürlich immer in den Bogengängen, in deren Ebene oder Ebenen die Drehung erfolgt. Es ist aus dem eben Gesagten auch ersichtlich, daß jede Empfindung aufhören muß, sobald sich die Lymphe in den Bogengängen auf die gleiche Geschwindigkeit eingestellt hat wie die des Kopfes.

Funktion des Saccus und Utriculus: Der Saccus und Utriculus dienen der Lageempfindung des Kopfes und ebenfalls indirekt d. Rumpfes. Die Otholithen gehorchen dem Gesetz der Schwere und üben demgemäß je nach der Haltung des Kopfes einen Druck oder Zug auf die Haare der Sinneszellen aus. Dieser Druck und Zug dient als Reiz für die Sinneszellen. Im Gehirn wird eine der Kopfhaltung entsprechende Lageempfindung ausgelöst.

Weitere Funktionen des gesamten Labyrinths.

Reflexorgan: Es besorgt reflektorisch:

1. die Erhaltung des Muskeltonus,
2. die kompensatorischen Augen- und Körperbewegungen.

Bringt man den Kopf eines Menschen in eine ungewöhnliche Lage, so macht das Auge kompensierende Rollbewegungen,

niedere Tiere, wie Schlange und Frosch, entsprechende Bewegungen des Körpers, um das Auge in die Normallage zu bringen.

Erscheinungen bei labyrinthlosen Tieren.

Beispiel I:

1. Taube zeigt Anfälle von eigenartigen Drehbewegungen des Kopfes bei einseitiger Labyrinthentfernung.
2. Sie zeigt sich beim Fliegen sehr ungeschickt bei beiderseitiger Labyrinthentfernung.
3. Die Körperkraft ist sehr vermindert bei beiderseitiger Labyrinthentfernung.

Beispiel II:

Frosch zeigt:

1. dauernde Kopfverdrehung (nach einseitiger Labyrinthentfernung),
2. benimmt sich sehr ungeschickt beim Springen und Schwimmen (überschlägt sich), bei beiderseitiger Labyrinthentfernung,
3. er ist sehr kraftlos.

Der Geruchssinn.

Er ist mit dem Geschmackssinn eng verwandt, insofern er die gleiche Funktion hat wie dieser, und wir für gewöhnlich gar nicht streng auseinanderhalten, was wir riechen und was wir schmecken.

I. Anatomie des Riechorgans.

Der Sitz der riechtüchtigen Nervenendelemente ist die Schleimhaut der Nase, und zwar ein Teil der oberen Muschel und der ihr gegenüberliegende Teil des Septum nasi. Dieses Gebiet heißt Regio olfactoria, im Gegensatz zur Regio respiratoria. Makroskopisch unterscheidet sich die Regio olfactoria von der respiratoria durch ihre gelbbraune Färbung.

Mikroskopisch besteht die Regio olfactoria im wesentlichen aus zwei Elementen:

1. aus den nervösen Endelementen, langen, spindelförmigen Zellen, die an der Oberfläche einen Haarsaum besitzen.

Das proximale Zellenende geht direkt in den Nerven über (Olfactoriusfasern). Im Bulbus olfactorius beginnt das zweite Neuron;



Fig. 78. Riech- und Stützzellen aus der Riechschleimhaut des Menschen.

2. aus Stützzellen, zylindrischen Zellen, welche zwischen den Sinneszellen liegen (siehe Abbildung).

Der Sinnesnerv ist der Nervus olfactorius. Seine Fasern ziehen von den Sinneszellen durch die Lamina cribrosa des Siebbeins zum Bulbus olfactorius (erstes Neuron). Im Bulbus olfactorius tritt er mit den Fasern des zweiten Neuron in Verbindung. Die Regio olfactoria erhält aber auch Nervenfasern vom Trigeminus (II. Ast); derselbe hat in der Regio olfactoria die gleiche Funktion wie die Sinnesnerven der Haut. Er vermittelt uns die Temperaturempfindungen und bei Gerüchen die Begleitempfindungen des Brennenden und Stechenden.

II. Physiologie des Geruchs.

Der adäquate Reiz ist für das Geruchsorgan ein chemischer. Im allgemeinen befindet sich der Reizkörper im gasförmigen Aggregatzustand. Das Gas wird im Schleim der Regio olfactoria gelöst und wirkt so auf die Sinneszellen.

Riechstoffe: Wie diese Stoffe chemisch definiert sein müssen, um überhaupt als adäquater Reiz auf die Nervenendigungen der Geruchsnerven zu wirken und fernerhin, welcher Zusammenhang zwischen chemischer Konstitution und Qualität der Gerüche besteht, ist nicht genügend bekannt. Soviel ist sicher: Es finden sich die Elemente, welche riechende Verbindungen eingehen oder selbst Riechstoffe sind, nur in ganz bestimmten Klassen des chemischen, periodischen Systems, und zwar in den höheren und ferner bei den Kohlenwasserstoffen.

Bei letzteren zeigt sich entsprechend dem Fortschreiten in den homologen Reihen eine Qualitäts- und Intensitätsänderung der Geruchsempfindung. Physikalisch zeigen die Riechstoffe eine konstante Eigenschaft und zwar die der Flüchtigkeit.

Qualitäten der Geruchsempfindung. Bei Reizung der Nervenendelemente durch einen Riechstoff haben wir als psychischen Parallelvorgang eine Empfindung. Die Empfindungsmodalitäten im Bereich des Geruchsorgans sind viel zahlreicher als bei jedem anderen Sinnesorgan. Man kann eine genaue Zahl gar nicht angeben, und eine einwandfreie Einteilung der Modalitäten ist bisher auch nicht möglich gewesen.

Weg der riechenden Substanzen: Beim gewöhnlichen ruhigen Atmen kommen die riechenden Gase nur durch Diffusion in die Regio olfactoria. Beim Schnüffeln wird ein großer Teil der Inspirationsluft an der oberen Muschel vorbeigeleitet. Beim Kauen und Schlucken wird von hinten her durch die Choanen ein Luftstrom zur oberen Muschel hingeführt, und wir riechen dann, was wir essen. Diese Art der Geruchswahrnehmung bezeichnen wir im gewöhnlichen Leben mit Geschmack. (Beispiel: Wir sagen, etwas schmeckt nach Vanille Wir können aber Vanille nur riechen. Bei verschlossener Nase haben wir keinen Vanillegeschmack.)

Riechschärfe: Die Schärfe der Geruchsempfindungen schwankt bei den verschiedenen Menschen in gewissen Grenzen. Gemessen wird die Riechschärfe:

1. durch das Olfaktometer (Grundsatz, auf dem das Instrument beruht: Die Intensität des Geruches ändert sich proportional mit der riechenden Fläche.)

   Das Instrument besteht aus einem nach oben gebogenen Glasrohr. Das nach oben gebogene Ende wird in ein Nasenloch gesteckt. Über das Glasrohr wird an der der Nase abgewandten Seite ein anderes, über dem ersteren verschiebliches Glasrohr geschoben, welches an seiner Innenseite mit einer Riechsubstanz (Kautschukschlauch) ausgekleidet ist. Durch Verschieben des zweiten Rohres kann man nun die riechende Fläche verkleinern oder vergrößern;
2. indem man bestimmt, in welcher Verdünnung ein Riechstoff bei konstanter Entfernung von der Nase eben noch

gerochen wird. Es sind in 1 Liter Luft noch wahrnehmbar 5 Millionstel Milligramm Moschus.

Die Ermüdbarkeit des Geruchsorgans ist eine verhältnismäßig starke. Es beruht auf ihr die Erscheinung daß wir Gerüche, denen wir längere Zeit ausgesetzt sind, nicht mehr wahrnehmen.

Verhalten unserer Geruchsempfindung bei Einwirkung von Mischungen riechender Substanzen. Wir erhalten neue Geruchsqualitäten, wenn wir bestimmte Gerüche gleichzeitig auf unser Geruchsorgan einwirken lassen oder verschiedenartige Riechsubstanzen heben sich manchmal in ihrer Wirkung auf. Eine bestimmte Regel, wann dies oder jenes der Fall ist, läßt sich nicht geben.

Das Webersche Gesetz in Beziehung zum Geruchssinn: Das Webersche Gesetz scheint eine annähernde Gültigkeit zu haben.

Bedeutung des Geruchssinns für Tiere und Menschen: Beim Tier erweckt es

1. den Begattungstrieb (Geruch des Weibchen);
2. es dient zur Anregung der Absonderung der Verdauungssäfte (Nachweis am Hund mit Pawlowscher Magenfistel),
3. zur Untersuchung des zur Nahrung Tauglichen vom Untauglichen.

Für den Menschen kommt im wesentlichen nur Punkt 2 und 3 in Betracht.

Das Geschmacksorgan.

I. Anatomie.

Als Geschmacksorgane sind eigenartige Gebilde, die sogenannten Geschmacksknospen oder Schneckbecher anzusprechen. Sie liegen in der Mundhöhle. Es handelt sich bei diesen Gebilden (s. Fig. 79) im wesentlichen um zwei Elemente:

1. Deckzellen, welche in der Peripherie der Knospe liegen, und die eigentlichen Sinneszellen. Die Deckzellen sind langgestreckte Epithelzellen;
2. Sinneszellen oder eigentliche Geschmackszellen. Dieselben sind ebenfalls langgestrekte Epithelzellen, welche in ihrem oberen Abschnitte zugespitzt sind und an ihrem

freien Ende ein kleines glänzendes Stiftchen (eine kutikulare Bildung) tragen.

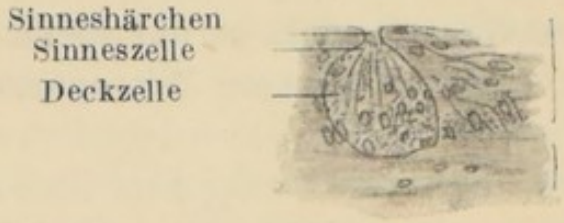


Fig. 79. Geschmacksknospe. Aus einem senkrechten Schnitte durch die Papilla foliata der Kaninchen. 185 mal vergrössert.

Die Geschmacksknospen liegen im Epithel der Mundschleimhaut eingebettet; sie ruhen mit der Basis auf der Tunica propria. Das obere Ende der Geschmacksknospen ragt in einen kleinen Kanal (Geschmacksporus), welcher durch Einstülpung des Schleimhautepithels zustande gekommen ist, hinein.

Topographie der Geschmacksknospen. Sie finden sich 1. in den Papillen der Mundschleimhaut, besonders in den Papillae circumvallatae, und zwar in deren Seitenwänden. An jeder Papilla circumvallata sind mehrere Hundert Geschmacksknospen. Diese liegen auf jeden Fall stets so angeordnet (Papillae circumvallatae-Seitenwände), daß sie vor direkter Berührung (taktilen Reizen) geschützt sind. Die Papillae filiformes tragen niemals Geschmacksknospen;

2. in der Schleimhaut des weichen Gaumens der Rückseite des Gaumensegels und im Schlunde;
3. in der Schleimhaut der Epiglottis und im Kehlkopfinnern.

Die örtliche Ausdehnung und die Zahl der Geschmacksknospen nimmt mit zunehmendem Alter des Individuums ab.

Der Sinnesnerv: Es gibt keinen einheitlichen Sinnesnerven. Sinnesnerven sind:

1. der Nervus lingualis (3. Trigeminusast). (Er innerviert die vorderen $^2/_3$ der Zunge.) Die Fasern des N. lingualis verlaufen teils im Stamm des Trigeminus aufwärts, teils trennen sie sich vom Lingualis und ziehen in der Chorda tympani zum Glossopharyngeus, teils ziehen sie in der Portio intermedia Wrisbergii des N. facialis zentralwärts;
2. der Nervus glossopharyngeus. (Er innerviert den Zungengrund und weichen Gaumen);

3. der Nervus vagus. (Er innerviert die Epiglottis und das Kehlopfinnere).

Die Sinnesnerven treten marklos in die Geschmacksknospen ein. Die Fasern verteilen sich zwischen den Zellen und dringen nach der Oberfläche hin bis fast an den Geschmacksporus vor.

II. Physiologie.

A. Der Reiz.

α) Der adäquate Reiz ist ein chemischer. Vorbedingung für die Wirksamkeit des Reizes ist, daß die Reiz erregenden Substanzen im Mundspeichel, wenn auch nur in Spuren, löslich sind.

β) Inadäquate Reizung des Geschmacksorgans. Als indäquater wirksamer Reiz kommt für das Geschmacksorgan besonders der elektrische Strom in Betracht. An der Anode, welche die Zunge berührt, haben wir einen sauren, an der Kathode, welche ebenfalls der Zunge anliegt, einen scharfen, laugenhaften Geschmack. Es ist noch nicht sicher, inwiefern hierbei elektrolytische Vorgänge eine Rolle spielen. (Salzlösungen werden durch den elektrischen Strom so zerlegt, daß an der Anode saure, an der Kathode alkalische Reaktion entsteht.)

Spezifische Disposition des Geschmacksorgans. Die einzelnen Papillen zeigen den verschiedenen chemischen Stoffen gegenüber, welchen bestimmte Empfindungsqualitäten zugeordnet sind, eine ungleichartige Reizbarkeit (spezifische Disposition), d. h. die einen sprechen bei Reizung mit sauren, die anderen bei Reizung mit süßen Substanzen an usw.

Spezifische Energie des Sinnesnerven: Mechanische oder elektrische Reizung der Chorda tympani in der Paukenhöhle hat eine Geschmacksempfindung zur Folge (gewöhnlich metallischer Geschmack).

B. Geschmacksempfindung.

Qualitäten der Geschmacksempfindung: Wenn Substanzen unter der eben bezeichneten Voraussetzung auf unser Geschmacksorgan einwirken, so haben wir verschiedenartige Empfindungen. Aus der großen Zahl aller möglichen heben sich einige wenige als einfache, nur dem Geschmacksorgan zugehörige deutlich hervor, andere erkennen wir leicht als Mischempfindungen, welche durch Mitwirken auch anderer

Sinnesorgane (der taktilen, Kälte- und Wärmesinnorgane) zustande kommen. Die ersteren, die sogenannten Geschmacksqualitäten, sind:

1. Süß,
2. Sauer,
3. Bitter,
4. Salzig,

vielleicht auch noch

5. Laugenhaft,
6. Metallisch.

Beziehung zwischen Qualität und chemischer Konstitution: Im allgemeinen schmecken die Säuren sauer, die Salze salzig, die Alkaloide bitter und viele Kohlehydrate süß. Von dieser Regel kommen aber viele Abweichungen vor.

Schwellenwerte der Geschmacks-Empfindung. Es wird der Reiz, d. h. die Konzentration eines Stoffes, in einer bestimmten Flüssigkeitsmenge bestimmt, welche eben eine merkbare Empfindung auslöst, z. B. 0,5 ccm einer 0,001 proz. Lösung von Strychninum sulfuricum, rufen eben eine Geschmacksempfindung hervor.

Das Webersche Gesetz scheint mit einer gewissen Annäherung zu gelten.

C. Funktion des Geschmacksorgans.

Die in den Mund gebrachten Speisen werden eingespeichelt, zum Teil in Lösung gebracht. Der Speisebrei sammelt sich bei Kaubewegungen besonders zu beiden Seiten der Zunge an, in der Gegend der Papillae foliatae. Er wird zwischen den einzelnen Papillen festgehalten. Desgleichen bleibt er in den Ringgräben der Papillae circumvallatae am Zungenrücken leicht liegen. Durch diese Umstände ist es möglich gemacht, daß die Schmecksubstanzen eine längere Zeit auf die Geschmacksknospen einwirken können, die Geschmacksempfindung also intensiver und anhaltender ist.

D. Die Bedeutung des Geschmackssinnes für Mensch und Tier.

1. Das Geschmacksorgan bewahrt uns und vor allem das Tier davor, unzuträgliche Substanzen zu verzehren.

2. Ist der einer Geschmacksempfindung zugeordnete Empfindungston ein angenehmer, so wirkt das Geschmacksorgan auf die Verdauung fördernd, insofern es die Sekretion der Verdauungssäfte anregt, ähnlich wie das Geruchsorgan.

Sinnesorgane der Haut, Muskeln und Gelenke.

I. Anatomie.

Als Sinnesorgane der Haut kommen die in der Haut gelegenen Nervenendapparate in Betracht. Es sind dies:

1. freie Nervenendigungen zwischen den Epithelzellen, welche terminal mit einer knopfförmigen Anschwellung versehen sind;
2. besondere Nervenendapparate im engeren Sinne;
   a) einfache Tastzellen, Epithelzellen, an deren Basis sich eine markhaltige Nervenfaser legt,
   b) zusammengesetzte Tastzellen (Grandrysche, Merkelsche Körperchen). Diese Tastzellen kommen nur in der Rüsselscheibe des Schweins, im Schnabel und der Zunge der Vögel vor,
   c) die Endkolben,

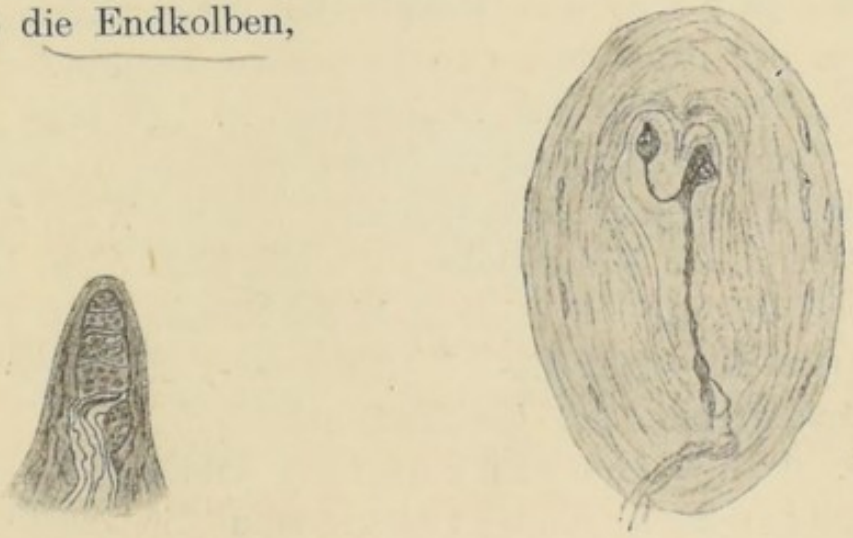


Fig. 80. Meissner'sches Körperchen. Vater-Pacinisches Körperchen.

   α) die Krauseschen Endkolben. Der Achsenzylinder ist von einem feinkörnigen Kolben umgeben, während das Neurilemm in die umgebende Hülle übergeht. Vorkommen: an den Genitalorganen, Bindehaut, Lippenrand,

β) die Meißnerschen Körperchen in den Papillen des Corium. Sie kommen besonders an haarlosen Stellen vor (siehe Fig. 80),

γ) die Vater Pacinischen Körperchen (siehe Fig. 80) 2—3 mm groß. Die größten aller Nervenendapparate. Vorkommen: Im Unterhautzellengewebe, in den Gelenken, am Bauchfell,

d) die Haare der Haut mit den den Haarbalg umspinnenden Nervenfasern.

II. Physiologie der Hautsinnesorgane.

Der adäquate Reiz ist ein mechanischer oder thermischer.

Die durch die Hautsinnesorgane vermittelten Empfindungsmodalitäten sind die

1. des Druckes oder Tastgefühls,
2. der Wärme,
3. der Kälte,
4. des Schmerzes.

Sinnespunkte der Haut: Nicht an allen Punkten der Haut empfinden wir Druck, Wärme, Kälte, Schmerz gleich stark. Es gibt besondere Punkte, bei deren Reizung wir ein Maximum der dem Reiz entsprechenden Empfindung haben. Diese Punkte heißt man Sinnespunkte. (Wärme-, Kälte-, Schmerz- und Druckpunkte.) Jeder Sinnespunkt reagiert besonders gut auf seinen adäquaten Reiz, also ein Wärmepunkt auf einen Wärme-, ein Kältepunkt auf einen Kälte-, ein Druck auf einen Druckreiz usw. Was die Zahl der Sinnespunkte anbetrifft, so zählt man 12—13 Kälte-, 1—2 Wärme-, 25 Druck- und ca. 200 Schmerzpunkte pro Quadratzentimeter.

Die den Sinnespunkten entsprechenden anatomischen Substrate sind die oben beschriebenen Nervenendigungen. Einer bestimmten Empfindungsmodalität scheint auch eine bestimmte Art von Nervenendapparaten zu entsprechen.

Experimentelle Feststellung der Sinnespunkte geschieht in folgender Weise: Zum Auffinden der Wärme- und Kältepunkte werden konische Metallspitzen verwandt, welche auf die gewünschte Temperatur gebracht werden.

Die Versuchsperson gibt an ob bei der Berührung der Haut Wärme oder Kälte empfunden wird. Beim Auffinden der Druck- und Schmerzpunkte wird ähnlich verfahren, nur dient als Reiz im ersteren Falle die Berührung mit einem Haar, im zweiten die Berührung mit einer scharfen Spitze.

Erklärung der Empfindung eines flächenhaften Reizes: Es ist wunderbar, daß wir bei flächenhafter Reizung der Haut, da doch nur die Sinnespunkte reizempfindlich sind, nicht das Gefühl punktförmiger Reizung haben. Es findet dieser Umstand darin seine Erklärung, daß wir psychisch uns die zwischen den Sinnespunkten liegenden Teile der Wahrscheinlichkeit nach ergänzen. In der Physiologie des Auges haben wir einen analogen Fall: Der blinde Fleck wird aus demselben eben angegebenen Grunde nicht wahrgenommen.

Druck- und Tastsinnesorgane sind das gleiche.

Drucksinn.

Anatomisch entsprechen den Druckpunkten die Meißnerschen Körperchen und das Nervengeflecht der Haarpapillen. Letzteres ist empfindlicher gegenüber dem Reiz, da der Reiz auf die Nervenendigung durch die Hebelwirkung des Haares übertragen wird.

Die Sinnesnerven verlaufen von der Haut aus in den entsprechenden größeren Nerven zu den hinteren Wurzeln der Spinalnerven durch die Ganglien der grauen Hinterhörner, durch die Hinterstränge derselben Seite aufwärts zur Medulla oblongata, treten dort auf die entgegengesetzte Seite über (Schleifenkreuzung), verlaufen durch Pons, Pedunculi cerebri (Haube), Capsula interna (innere Hälfte des hinteren Drittels), Stabkranz zum Parietallappen, dem Zentrum für die Druckempfindungen.

Der adäquate Reiz für die Drucknervenendigungen ist das Druckgefälle. Übt man einen Druck oder Zug auf die Haut aus, so nehmen von der Stelle, an welcher der Druck (+ Druck) oder Zug (— Druck) angreift, diese nach der Tiefe und den seitlich von der Druckstelle gelegenen Hautteilen allmählich ab (Druckgefälle). Taucht man die Hand in Wasser von Körpertemperatur, so haben wir keine Druckempfindung,

weil an den Punkten der Nervenendorgane kein Druckgefälle (adäquater Reiz) vorhanden ist.

Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung. Die Empfindung ist abhängig:

1. von der absoluten Größe der adäquaten Reizes,
2. von der Zeit, in welcher die Druckänderung eintritt. Je schneller sie eintritt, um so stärker unsere Empfindung,
3. von der Größe der gereizten Fläche. Wenn man bei gleichbleibendem Druck für die Flächeneinheit die Größe der Reizfläche variiert, so findet man eine Flächengröße (0,5 qmm), bei welcher unsere Druckempfindung am größten ist,
4. von dem Ort der Reizung. Die verschiedenen Hautstellen zeigen eine ungleiche Empfindichkeit, zum Teil findet dieser Umstand seine Erklärung in der ungleichförmigen Verteilung der Nervenendkörper, zum Teil in ihrer nicht gleichen Empfindlichkeit. Die Druckempfindlichkeit der Haut ist am größten an den Fingerspitzen.

Das Webersche Gesetz (siehe oben S. 337) ist von Weber selbst zuerst nur für Druckreize gefunden worden. Er prüfte die Unterschiedsempfindlichkeit auf zwei Arten:

1. Die Versuchsperson hatte auf jeder Hand entsprechendes Gewicht und mußte angeben, ob sie einen Gewichtsunterschied bemerke. (Es wurden zwei verschiedene Hautstellen geprüft).
2. Auf die Hand der Person wurden nacheinander zwei Gewichte zu dem gleichen Zweck wie oben gelegt.

Die letztere Methode ist die genauere. Bei dieser verhielten sich die Gewichte wie 29 : 30, wenn eben noch ein Gewichtsunterschied wahrnehmbar war.

Kälte- und Wärmesinn.

Die Wärme- und Kältepunkte wurden von Blix und Goldscheider aufgefunden. Das anatomische Äquivalent der Wärme- und Kältepunkte ist nicht bekannt. Soviel ist gewiß, daß die den Kältereiz perzipierenden Nervenendigungen oberflächlicher liegen als die den Wärmereiz perzipierenden. Was die Ausbreitung der Kälte- und Wärmepunkte betrifft, so ist

zu bemerken, daß sie fast über die ganze Haut und Schleimhaut verbreitet sind.

Die Sinnesnerven sind besondere Nerven (Wärmenerven, Kältenerven), welche der Leitung des Wärme- und Kältereizes dienen. Der Verlauf derselben ist folgender:

Von den Nervenendigungen in der Haut zu den hinteren Wurzeln der Spinalnerven, in die graue Substanz der Hinterkörper, durch die vordere Kommissur in den Seitenstrang der anderen Seite. Es findet eine Kreuzung der beiderseitigen Nervenfasern in der vorderen Kommissur statt. Weiter verlaufen die Nervenfasern in den Vorder-Seitensträngen (nach vorn und innen von den Pyramidenseitenstrangbahnen) nach aufwärts in die Schleifenschicht der Medulla oblongata, vereinigen sich hier mit den Drucknervenfasern und ziehen mit ihnen weiter zentralwärts. Bemerkenswert und praktisch wichtig ist, daß die Kreuzung der Drucknervenbahnen oberhalb der Temperaturnervenbahnen statt hat. Durch diesen Umstand ist es erklärlich, daß bei halbseitiger Durchschneidung des Rückenmarks für die Körperteile unterhalb der Durchschneidungsstelle auf der Seite der Durchschneidung eine Druck-, auf der anderen Seite eine Temperaturempfindungslähmung statt hat.

Der physiologische Nullpunkt: Haben wir an unserer Haut weder die Empfindung von Warm noch von Kalt, so sagen wir, die Temperaturnervenendigungen in der Haut sind auf den physiologischen Nullpunkt eingestellt. Der physiologische Nullpunkt weist entsprechend den Schwankungen der Hauttemperatur erhebliche Differenzen auf. Er ist ferner abhängig von dem Ort, an welchem die Prüfung vorgenommen wird. Am Handrücken kann er zwischen 23° und 33° C. liegen.

Der adäquate Reiz: Nach Weber werden die Wärmeendorgane durch Erhöhung, die Kälteendorgane durch Erniedrigung ihrer Temperatur erregt.

Inadäquate Reizung: Die Endorgane der Kältenerven sind gut inadäquater Reizung zugänglich. Sie reagieren auf mechanische, elektrische und auf Wärmereize mit ihrer spezifischen Sinnesenergie. Also wird ein Kältepunkt von einem Wärmereiz getroffen, so haben wir bei geeigneter Versuchsanordnung eine Kälteempfindung (paradoxe Kälteempfindung).

Die Endorgane der Wärmenerven sind schwer inadäquater Reizung zugänglich.

Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung. Die Intensität der Empfindung ist abhängig:

1. von der Geschwindigkeit der Änderung der Eigen-Temperatur der Nervenendigungen. Je schneller die Änderung, um so intensiver die Empfindung;
2. von der Größe der gereizten Fläche. Die Intensität der Empfindung wächst mit größerer Reizfläche;
3. von dem Orte der Reizung. Der Ort ist insofern von Bedeutung, als die Nervenendigungen an den verschiedenen Körperteilen eine ungleiche Empfindlichkeit aufweisen und nicht gleich dicht beieinander liegen. Wenig empfindlich sind im allgemeinen die Schleimhäute. Am wenigsten empfindlich ist die behaarte Kopfhaut. Große Empfindlichkeit zeigen Brust, Bauch, Oberarm, die seitlichen Teile der Stirn und die Augenlider. Nur für Kälte, aber nicht für Wärmereize stark empfindlich sind die Konjunktiva und Cornea, die Brustwarze und Glans penis. Es ist bemerkenswert, daß letzteres gerade Teile sind, welche eine relativ geringe Druckempfindlichkeit aufweisen;
4. von der Oberflächenbeschaffenheit des Reizkörpers. Je glatter ein Körper, um so inniger die Berührung mit der Hautfläche, um so stärker der Reiz;
5. von dem Wärmeleitungsvermögen des Reizkörpers. Je besser leitend der Körper, um so intensiver die Empfindung, da er schnell der Haut Wärme entzieht oder an sie abgibt.

Beispiel: Ein Stück Metall, ein guter Wärmeleiter, erscheint kälter als ein Stück Holz von gleicher Temperatur.

Die Unterschiedsempfindlichkeit für thermische Reize ist abhängig von der Art der Reizung. Als geringste noch wahrnehmbare Temperaturdifferenz wurde an der Streck- und Beugeseite des Ober- und Unterarms 0,2° C. gefunden; die feinste Unterschiedsempfindlichkeit soll zwischen 27° und 39° C. liegen.

Schmerzsinn.

a) Der Haut.

Das anatomische Äquivalent der Schmerzpunkte der Haut sind freie Nervenendigungen im Stratum germinativum der Haut.

Die Sinnesnerven sind besondere Nerven, die im allgemeinen die gleichen Bahnen wie die der Temperatur-Empfindung verfolgen.

Über den adäquaten Reiz für die Schmerznervenendigungen ist schwer etwas zu sagen. Im allgemeinen dürfte es ein mechanischer sein. Zur Prüfung dienen Nadelstiche. Doch sind die Schmerzpunkte fast ebensogut thermischen Reizen zugänglich.

Beziehung zwischen Reiz und Empfindung. Abhängigkeit der Empfindung:

1. von der Größe der Reizfläche. Je kleiner die Fläche des Reizkörpers, um so stärker die Empfindung;
2. von der Zahl der Reize. Mehrere Schmerzreize addieren sich in ihrer Wirkung.

Eigentümlichkeiten der Schmerzempfindung.

a) Der Gefühlston. Die Schmerzempfindung ist wie keine andere Empfindung gefühlsbetont. Ihr ist der Gefühlston der Unlust zugeordnet.

b) Die Apperzeptionszeit der Schmerzempfindung ist eine auffallend große, $1\frac{1}{4}$ Sekunden.

c) Die Schmerzempfindung zeigt eine sehr große Irradiation. Schneidet man sich in den Finger, so schmerzt nicht nur der Schnitt, sondern ein großer Teil des Fingers. Es beruht diese Erscheinung auf Überspringen des Reizes in den Hirnzentren auf die benachbarten Teile und Projektion der Erregung und Empfindung nach außen.

d) Die exzentrische Projektion der Empfindungen im allgemeinen ist besonders gut bei der Schmerzempfindung bemerkbar. Wird ein Schmerznervenfasern führender Nerv in seinem Verlauf gereizt, so entsteht eine Schmerzempfindung, die wir peripher lokalisieren.

Beispiel:

1. Bei Druck auf den Nervus ulnaris am Condylus internus humeri entsteht eine Schmerzempfindung, die wir in die Hand lokalisieren.
2. Amputierte haben Schmerzen in den amputierten Gliedmaßen.

b) Der Eingeweide und Knochen.

Neben der Haut zeigen auch Eingeweide und Knochen Schmerzempfindlichkeit. An den Eingeweiden ist es das Peritoneum parietale, und die Pleura parietalis welche die Schmerzempfindung vermitteln, an den Knochen ist es das Periost.

Die Eingeweide an sich, sowie das Knochenmark sind nicht schmerzempfindlich.

IV. Die Lokalisation der Hautempfindungen, insbesondere der Druckempfindungen.

Jede Empfindung, welche uns durch die Hautsinnesorgane vermittelt wird, lokalisieren wir an eine bestimmte Stelle. Diese Möglichkeit, unsere Empfindungen in dieser Weise zu lokalisieren, bezeichnete man früher mit Raumsinn. Man nahm also für diese Fähigkeit einen besonderen Sinn in Anspruch. Jetzt nimmt man an, daß sich jede Empfindung, welche durch Reizung einer bestimmten Hautstelle hervorgerufen wird, von einer durch Reizung einer anderen Hautstelle hervorgerufenen Empfindung durch ein besonderes Charakteristikum der Empfindung, das sogenannte Lokalzeichen, unterscheidet. Die Feinheit des Lokalisationsvermögens ist an verschiedenen Körperstellen ganz verschieden. Man kann Schwellenwerte für das Lokalisationsvermögen bestimmen.

Prüfung der Feinheit des Lokalisationsvermögens nach Weber.

1. Man setzt zwei stumpfe Zirkelspitzen auf die Haut und verändert ihren Abstand solange, bis die zwei Spitzen als eine empfunden werden. Der Spitzenabstand ist der Schwellenwert.
2. Man macht nach einer Berührung der Haut der Versuchs-

person mit einer abgestumpften Spitze eine neue, die entweder wieder den ersten Berührungspunkt oder einen anderen trifft. Die Versuchsperson gibt an, ob der erste Berührungspunkt wieder getroffen ist oder an welcher Stelle überhaupt die neue Berührung erfolgte. Der Schwellenwert ist dann der kleinste Abstand, bei dem die beiden Punkte bei aufeinanderfolgender Reizung noch getrennt wahrgenommen werden.

Diese beiden Methoden liefern nicht gleiche Resultate. Die Schwellenwerte der zweiten Methode sind kleiner als die der ersten.

Die nach der ersten Methode gefundenen Schwellenwerte bezeichnet man als Simultan-, die nach der zweiten Methode gefundenen als Sukzessivschwellen.

Als Simultanschwelle wurde von Weber gefunden:

Zungenspitze	1 mm
Volarseite des letzten Fingergliedes	2 „
Lippe	5 „
Wange	9 „
Stirn	23 „
Handrücken	34 „
Unterschenkel	40 „
Mitte des Oberarms und Oberschenkels	68 „

Die Sukzessivschwellen entsprechen ziemlich genau den Abständen der Sinnespunkte (Druckpunkte).

Empfindungskreise: Mißt man über irgend einer Hautstelle die Entfernung, in welcher zwei Spitzen eben noch als eine gefühlt werden, und führt an der gleichen Stelle die Messung nach vielen Richtungen hin aus und verbindet die Hauptpunkte, auf welche die Zirkelspitzen bei den Schwellenwerten aufgesetzt wurden, so erhält man kreisförmige oder ovale Figuren. An den Extremitäten sind die Figuren fast immer oval, da hier die Feinheit des Lokalisationsvermögens in der Longitudinal- nicht so fein ist wie in der Querrichtung. Diese Figuren hat Weber mit „Empfindungskreise“ bezeichnet.

Täuschungen in der Lokalisation kommen vor.

Beispiel: Eine Kugel, welche zwischen gekreuztem Zeige-

und Mittelfinger gehalten wird, erscheint uns als zwei Kugeln (Versuch des Aristoteles).

Die Täuschungen in der Lokalisation der Hautempfindungen werden für gewöhnlich durch andere Sinne kompensiert, z. B. durch Bewegungs- und Gesichtsempfindungen.

Hypothese über das Zustandekommen der Lokalisation der Druckempfindungen. Wie oben erwähnt, sind die Reize, welche zwei benachbarte Druckpunkte bei Sukzessivreizung treffen, voneinander zu unterscheiden. Man nimmt daher an, daß jeder Druckpunkt durch ein besonderes Nervenfäserchen mit dem Zentralnervensystem in Verbindung stehe. Der Umstand, daß bei Simultanreizung zwei benachbarte Druckpunkte nicht von einander unterschieden werden können, ist auf Irradiation der Erregung im Gehirn zurückzuführen.

Über das Lokalisationsvermögen der Temperatur- und Schmerzempfindungen steht sicheres noch nicht fest.

Muskel- und Lagesinn.

Sie vermitteln uns die Empfindungen der Lage und der Bewegung, der aktiven sowohl wie der passiven unseres Körpers, und ferner unterrichten sie uns über den Widerstand, den unsere Muskeln gegebenenfalls überwinden müssen. (Widerstands- oder Kraftempfindung.) Die Gesamtheit dieser Empfindungen bezeichnet man mit Muskelsinn oder Muskelgefühl. Der Reiz wird in den sensiblen Nerven zentripetal fortgeleitet. Reflektorisch werden dann die koordinierten Bewegungen ausgelöst, die zur Erhaltung des Gleichgewichts nötig sind. Bei Abnahme oder Fehlen dieser sensiblen Erregungen treten Störungen der Bewegungen der Glieder ein, die wir als „Ataxie" bezeichnen, wie bei der Tabes dorsalis; solche Kranke können im Dunkeln oder bei geschlossenen Augen nicht sicher sehen und Gegenstände nicht sicher ergreifen und halten.

Vermittelst der Widerstandsempfindung vermögen wir die Schwere gehobener Gegenstände zu beurteilen. Um die Feinheit der Empfindung zu prüfen, d. h. das kleinste wahrnehmbare Gewicht überhaupt und die kleinsten Gewichtsdifferenzen, die

von uns eben bemerkt werden, wendet man folgende Methode an: Es werden Gewichte in ein nach Art einer Schleuder zusammengelegtes Tuch eingewickelt und gehoben. Druckempfindung und Widerstandsempfindung unterstützen einander vielfach, doch ist die Widerstandsempfindung feiner, da man durch diese Gewichte unterscheidet, die sich wie 30 : 40 verhalten, während uns die Druckempfindung nur Gewichte, die sich wie 29 : 30 verhalten, voneinander trennen läßt.

Zusammengesetzte Hautempfindungen. Es gibt Empfindungen, welche uns durch die Haut- und tiefen (Muskel und Gelenk) sensiblen Nervenendigungen vermittelt werden, die uns bei unbefangener Beurteilung als einfache Empfindungen erscheinen, die aber sicherlich durch Reizung verschiedenartiger Nervenendorgane und der diesen zugeordneten Empfindungen, spezifischen Sinnesenergien, hervorgerufen werden. Zu diesen gehört die Tastempfindung, der Tastsinn. Zum Beispiel unsere Drucksinnesorgane allein können uns nicht das Gefühl von Glätte und Rauhigkeit vermitteln. Wir müssen den Gegenstand in der Hand verschieben, wenn wir beurteilen wollen, ob er glatt oder rauh ist. Es muß auch der Muskelsinn in Wirksamkeit treten. Desgleichen handelt es sich wahrscheinlich um eine Kombination der Tätigkeit zweier verschiedenartiger Sinnesorgane beim Gefühl des Juckens und Kitzels. Diese entstehen wahrscheinlich bei gleichzeitiger Reizung der Druck- und Schmerzpunkte.

13. Fortpflanzung.

A. Zeugung im Allgemeinen.

Unter Zeugung versteht man den Vorgang, durch den neue Individuen hervorgebracht werden. Man unterscheidet:

1. Urzeugung Generatio spontanea, die Entstehung belebter Wesen aus unbelebtem Stoff.

Die ältere Naturwissenschaft (Aristoteles) lehrte, daß selbst Wirbeltiere, wie Frösche und Aale, aus anorganischem Schlamm entständen. Spallanzani klärte 1760 die Fortpflanzung der Frösche und Insekten auf und bekämpfte die Lehre von der Urzeugung, die aber noch hundert Jahre hindurch für Infusorien und Protozoen gültig blieb.

Erst als wiederholt gezeigt worden war, daß in abgekochten Aufgüssen auf pflanzliches und tierisches Material nur dann lebende Wesen (Aufgußtierchen, Infusorien) entstehen, wenn durch die Luft lebende Keime hineinfallen können, entstand die heut geltende Lehre: Alles organische Leben geht aus vorhandenen Keimen hervor: „Omnis cellula e cellula."

Die Frage nach der allerersten Entstehung von Lebewesen bleibt offen.

Als Beweis für diese Lehre gilt der Schwannsche Versuch: In einer Nährflüssigkeit (Aufguß auf organisches Material) werden durch Kochen alle vorhandenen Keime abgetötet. Dann wird ihr durch besondere Vorrichtungen reichlich Luft zugeführt, so daß die Bedingungen für Entstehung von Lebewesen gegeben sind. Die zugeführte Luft ist aber durch Filter, durch Glühhitze, Streichen durch Schwefelsäure oder ähnliche Maßregeln keimfrei gemacht. Die Nährlösung bleibt dann frei von Lebewesen, bis man absichtlich Keime hineingelangen läßt.

Dieser Versuch hat für die Technik der Sterilisation und der Konservierung von Nahrungsmitteln große praktische Bedeutung.

Seitdem nimmt man als gegenwärtig beobachtet nur noch die 2. elterliche Zeugung oder Tokogonie an.

Neue Individuen entstehen nur aus gleichartigen elterlichen.

Man unterscheidet dabei eine ungeschlechtliche oder monogene Zeugung aus einem elterlichen Organismus.

A. Ungeschlechtliche oder monogene Zeugung:

1. durch Teilung. Der elterliche Organismus zerfällt in zwei oder mehrere gleichartige Stücke, deren jedes sich zu einem selbständigen Organismus fortentwickelt;
2. durch Sprossung oder Knospung. Durch unregelmäßiges Wachstum entsteht eine Hervorragung, Knospe, ein für das Muttertier nicht notwendiger Teil, der größer wird und zu einem selbständigen Individuum auswächst. Dabei löst es sich entweder vom mütterlichen Organismus oder bildet mit ihm vereinigt Kolonien, Tierstöcke (Polypen, Bryozoen);
3. durch Sporenbildung. Es bilden sich innerhalb des Organismus Keime, die sich herauslösen, fortleben und sich zu eben solchen Organismen weiter entwickeln.

B. Geschlechtliche oder **digene** Zeugung. **Zwei** verschiedene Zeugungselemente vereinigen sich:

1. das männliche: der Samen, Sperma, entsteht im Hoden;
2. das weibliche: das Ei, Ovulum, entsteht im Ovarium.

Gehen beide Elemente aus dem Körper eines und desselben Organismus hervor, so spricht man von Hermaphroditismus; sind sie auf zwei Individuen getrennt verteilt, von Geschlechtsdimorphismus.

Parthenogenesis, jungfräuliche Zeugung. Trotz Vorhandensein zweier Geschlechter und zweier verschiedener Zeugungsprodukte können sich auch Eier unbefruchtet (jungfräulich, d. h. ohne mit Sperma in Berührung gekommen zu sein), zu neuen Individuen entwickeln, z. B. bei den Bienen:

Königin = Weibchen mit vollkommen entwickeltem Geschlechtsapparat, Arbeiterinnen = Weibchen mit verkümmerten Geschlechtsorganen, Drohnen = männliche Bienen.

Beim Ausflug (sog. Hochzeitsflug) wird die Königin von einer Drohne begattet, empfängt sehr reichlich Samen, den sie in dem Receptaculum seminis aufbewahrt. Sie legt nun befruchtete und unbefruchtete Eier, je nachdem sie den vorbeitretenden Eiern Samen aus dem Receptaculum beimischt oder nicht. Unbe-

fruchtete Eier werden zu Drohnen. Befruchtete Eier werden zu weiblichen Bienen. Einige werden durch besonders reichliche Fütterung, das Königinnenbrot, in einer besonderen Wabe, der Weiselwiege, zu zeugungsfähigen Königinnen; aus den anderen werden geschlechtlich verkümmerte Arbeitsweibchen. Fluglahme, also nicht befruchtungsfähige Königinnen, legen nur unbefruchtete Eier, sind drohnenbrütig.

Metagenesis, Generationswechsel; es wechselt die Zeugungsform in dem Lebenskreise einer Art. So beim Bandwurm. Der fertige Bandwurm im Darm des Menschen besteht aus Kopf (Skolex) und Gliedern (Proglottiden).

Der Kopf erzeugt an seiner Basis in der Längsrichtung des Tieres fortwährend neue Glieder, die sich zwischen Kopf und die älteren Glieder einschieben, so daß das dem Kopf zunächst gelegene Glied stets das jüngste, das am weitesten entfernte stets das älteste ist. Der Kopf erzeugt also ungeschlechtlich durch Sprossung neue Glieder.

Jedes der Glieder stellt einen Hermaphroditen dar, es enthält männliche (Penis) und weibliche (Scheide) Geschlechtswerkzeuge dicht bei einander, begattet sich selbst (geschlechtliche Zeugung), erzeugt befruchtete Eier, welche mit dem Kot aus dem Darme entleert werden. Jedes Ei wächst wieder zu einem Skolex in einem anderen Tier, Zwischenwirt (z. B. Rind), aus. Es bildet dabei eine Blase, an deren Innenfläche der Skolex sich entwickelt. Dieser Blasenzustand des Bandwurms, sein Jugendzustand, heißt Finne, Zystizerkus, auch Blasenwurm genannt. Wird blasenhaltiges, finniges Fleisch vom Menschen genossen, so wird die Blase verdaut, der in ihr enthaltene Skolex wird frei und bleibt zurück, entwickelt durch Sprossung Glieder und wächst so wieder zum fertigen Bandwurm aus.

B. Zeugung bei Mensch und Säugetier.

Beschaffenheit des Spermas.

Der Samen, das Sperma, ist ein Gemisch der Sekrete der männlichen Keimdrüse, der Hoden, und verschiedener Drüsen des Genitalapparates, der Samenblasen, der Prostata und der Cowperschen Drüsen. Er stellt eine weißliche zähe fadenziehende Flüssigkeit dar, von neutraler

bis alkalischer Reaktion und hohem spezifischem Gewicht. Er enthält 52 pCt. Wasser. Feste Bestandteile sind Albuminate, Nukleïn, eine eigentümliche Amidbase, das Protamin, ferner Cholestearin, Lezithin, Fette; von Salzen vorwiegend Calcium- und Magnesiumphosphat. Außerdem hat der Samen einen eigentümlichen Geruch.

Beim Stehenlassen erstarrt der Samen gallertartig, es scheiden sich rhomboedrische „Spermakristalle" aus.

Die Spermatozoen.

Der Samen enthält außerordentlich reichlich morphotische Elemente, die Samenfäden, Spermatozoen. Sie sind das eigentliche Produkt der Hoden, der wesentliche Bestandteil des Samens. Sie sind etwa 50 μ lang; sie bestehen aus einem verdickten, kurz ovalen oder birnförmigen Kopfende, dem Kopf, einem stäbchenförmigen Mittelstück und einem dünnen, fadenförmigen Anhang, dem Schwanz, der im Innern den aus Fibrillen zusammengesetzten Achsenfaden enthält.

Spermatogenese.

Sie gehen hervor aus großen, runden, vielkernigen Zellen in den Tubuli des Hodens, den sogenannten Spermatocyten. Aus dem Kern einer solchen Zelle geht der Kopfteil und das Mittelstück, aus dem Protoplasma der Schwanz hervor. Die Bildung des Samens beginnt mit der Geschlechtsreife und geht wahrscheinlich andauernd vor sich.

Bewegung der Spermatozoen. Die Samenfäden zeigen eine Eigenbewegung. Der Schwanz dient als aktives kontraktiles Bewegungsorgan, er macht schlagende, pendelnde Bewegungen und wellenförmige Schlängelungen. Die Geschwindigkeit der Fortbewegung beträgt 0,1 mm in der Sekunde. Alle die Agentien, welche die Flimmerbewegung beeinträchtigen, tun dies auch bei den Samenfäden, wie starke Säuren und Alkalien, starker Wasserzusatz, Alkohol, Äther, Chloroform. Dagegen wird die Beweglichkeit begünstigt durch schwache Alkalien.

Entleerung des Sperma s. Das Sperma gelangt aus den Hoden in das Vas deferens und von da in den Ductus ejaculatorius, der im Colliculus seminalis in die Urethra mündet. Durch reflektorische Tätigkeit des Vas deferens und der Mm.

bulbo-cavernosus und ischio-cavernosus wird dann der Samen aus der Harnröhre ausgetrieben.

Erektion. Der Begattung geht die Erektion des Penis voraus, die auf der Anschwellung der corpora cavernosa beruht. Die Schwellung der Corpora cavernosa kommt zustande:

1. durch vermehrte Blutzufuhr durch die Arterien, die sich unter der Einwirkung des N. erigens erweitern.

2. durch Behinderung des Venenabflusses. Dies geschieht zum Teil schon durch die Schwellung der Corpora cavernosa selbst, wobei die in ihrer Rinde liegenden Venenanfänge komprimiert werden. Ferner werden durch Kontraktion des M. ischiocavernosus und transversus perinei profundus die Vv. profundae penis komprimiert.

Innervation. Die Erektion erfolgt reflektorisch infolge Reizung der sensiblen Penisnerven. Die zentripetalen Bahnen laufen im N. dorsalis penis, das übertragende Zentrum liegt im Lendenmark; zentrifugale Bahnen sind die motorischen Nerven der Sakralnerven. Auch vom Großhirn (durch sinnliche Vorstellungen) kann Erektion hervorgerufen werden.

Beschaffenheit des Eies.

Die Keimzelle, das Ei, besteht aus:

1. einer hyalinen Zellenmembran, die beim Menschen fein radiär gestreift ist, Zona pellucida; bei vielen Tieren besitzt sie eine besondere Öffnung, die Mikropyle;

2. einem körnigen, sehr eiweißreichen Protoplasma, dem Dotter, Vitellus;

3. einem Kern, dem Keimbläschen, Vesicula germinativa;

4. einem Kernkörperchen, dem Keimfleck, Macula germinativa.

Der Dotter im besonderen besteht aus zwei verschiedenen Substanzen:

a) aus der eigentlichen lebenden Substanz, dem Protoplasma, auch Bildungsdotter oder Hauptdotter genannt, und

b) aus dem Nährmaterial, dem Deutoplasma, welches zur Ernährung dient, daher Nahrungsdotter oder Nebendotter genannt.

In den Vogeleiern stellt das Gelbe das eigentliche Ei dar; es ist der Hauptmasse nach Deutoplasma, man unterscheidet davon einen weißen und

gelben Anteil; ersterer umgibt auch die Keimscheibe (Hahnentritt, Narbe, Cicatricula), die den eigentlichen Bildungsdotter darstellt. Das Weiße des Eies und die Kalkschale sind Hüllen, die erst auf dem Wege durch die Tuben aus besonderen Drüsen hinzukommen. Beim Menschen, wie überhaupt bei allen Säugetieren, ist der Nahrungsdotter nur in sehr geringer Menge vorhanden („alezithale Eier") und in Form von Körnchen, den Dotterkörnchen, gleichmäßig über das Protoplasma verteilt. Bei den „zentrolezithalen Eiern" umgibt der Hauptdotter den Nebendotter (Arthropoden), bei den „telolezithalen" Eiern liegt der Hauptdotter wandständig und bildet den animalen Pol der Eier (Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel). Dieser Pol ist bei manchen Tieren (Fröschen) pigmentiert und schwimmt wegen eines leichteren spezifischen Gewichtes im Wasser oben.

Die Bildung der Eier geht so vor sich, daß sich von dem Zylinderepithel, dem sogenannten Keimepithel, welches die Oberfläche des Ovariums überzieht, schlauchförmige Einstülpungen, die Ovarialschläuche, in das Stroma einsenken und in die Tiefe wachsen; sie werden dann durch das Ovarialstroma abgeschnürt. Aus diesen Abschnürungen gehen die Graafschen Follikel hervor. Dies sind kleine, bläschenförmige Gebilde im Stroma des Ovariums, welche von einer gefäßreichen, bindegewebigen Kapsel, der Theca folliculi, umgeben sind. Auf deren innerer Fläche findet sich ein mehrschichtiges Epithel, die Membrana granulosa, das an einer Stelle zu einem Haufen verdickt ist, dem Cumulus ovigerus oder Discus proligerus; dieser schließt das Ei ein. Der Binnenraum des Follikels wird von dem Liquor folliculi eingenommen. In den Ovarialschläuchen, die in die Tiefe des Stromas wachsen, finden sich größere runde Zellen, die Eizellen, während die kleineren Zellen zum Epithel der Graafschen Follikel werden.

Die Ausstoßung des Eies, Ovulation.

Der Liquor folliculi nimmt mehr und mehr zu, dadurch wächst der Follikel und tritt an die Oberfläche des Ovariums. Schließlich platzt er, wobei eine kleine Blutung stattfindet, und das Ei wird in die Bauchhöhle entleert. An Stelle des geplatzten Follikels bildet sich eine Narbe, die durch eingelagertes Pigment gelb erscheint, Corpus luteum.

Das losgelöste Ei wird durch die nach dem Uterus hin wimpernden Flimmerzellen der Tuben in diese hinein und in den Uterus fortgeführt.

Menstruation, Brunst.

Beim Weibe findet die Ovulation vom Eintritt der Geschlechtsreife bis zum Klimakterium (Involution), also etwa vom 15. bis 45. Lebensjahre, in etwa 4 wöchentlichen Perioden statt. In derselben Periode, ungefähr mit der Ovulation zusammenfallend, geht eine Veränderung in den Genitalorganen vor sich die als Menstruation bezeichnet wird und sich durch Schwellung der Uterusschleimhaut und Blutabgang bemerkbar macht.

Das Menstrualblut ist mit Urinschleim vermengt und daher unfähig, zu gerinnen.

Bei den Säugetieren tritt die Ovulation und der der Menstruation entsprechende Vorgang nur zu gewissen Jahreszeiten als sogenannte „Brunst" ein. Nur zu diesen Zeiten erwacht der Geschlechtstrieb, und gegen Ende der Brunst wird das männliche Tier zugelassen.

Die Brunst wiederholt sich, wenn nicht Befruchtung eintritt bei

Stuten	alle	3—4	Wochen	und	dauert	5—7 Tage,
Kühen	„	3—4	„	„	„	24—36 Stunden
Schafen	„	20—30	Tage	„	„	20—30 „
Schweinen	„	14—18	„	„	„	24—40 „
Hündinnen	„	12—16	Wochen		„	9—10 Tage

Bei verschiedenen Säugetieren ist die Zahl der gleichzeitig aus dem Eierstock austretenden Eier und damit die Zahl der gleichzeitig erzeugten Früchte verschieden. Beim Menschen sind mehrfache Geburten selten, über die Zahlen bei Tieren siehe weiter unten unter „Fruchtbarkeit".

Die Befruchtung besteht in der Vereinigung von Samenzelle und Ei oder genauer von männlichem Spermakern und weiblichem Eikern.

Der Befruchtung muß die Reifung des Eies vorangehen. Diese besteht darin, daß der Eikern an die Oberfläche des Eies rückt und unter Bildung einer Kernspindel eine mitotische Teilung eingeht. Die eine Hälfte wird durch die Eihülle ausgestoßen und bleibt als Richtungskörperchen oder Polkörperchen dem Ei anliegend. Dann erfolgt eine nochmalige mitotische Kernteilung und die Ausstoßung eines zweiten Richtungskörperchens. Danach rückt der übrigbleibende Kernteil in die Mitte der Eizelle zurück und bildet den weiblichen Vorkern.

Von dem durch den Akt der Begattung in den weiblichen Genitalkanal entleerten Samen gelangt ein Teil der Spermatozoen vermöge ihrer Eigenbewegungen in den Uterus und von da in die Eileiter, wo sie gewöhnlich im Anfangsteil, in der Ampulla, auf das ihnen entgegen fortbewegte Ei treffen.

Nur eines der Spermatozoen dringt hier in das Ei ein. Der Schwanzfaden löst sich auf, und der Kopf bildet einen neuen Kern, den Spermakern oder männlichen Vorkern; um ihn ordnen sich die Körnchen des Protoplasmas der Eizelle strahlenförmig an. Weiterhin rückt er gegen den weiblichen Vorkern oder Eikern vor, und in der Mitte der Eizelle vereinigen sie sich zu einem Gebilde, dem ersten Furchungskern. Dieser ist also das eigentliche Fortpflanzungsorgan und als der Träger der erblichen Eigenschaften zu betrachten. Es wird deshalb auch die Kernsubstanz als die eigentliche lebende Substanz (Idioplasma) bezeichnet.

C. Entwicklung.

Das befruchtete Ei gelangt nach einigen Tagen in den Uterus und entwickelt sich dort weiter, indem die ursprüngliche Eizelle durch Karyokinese sich in eine immer zunehmende Menge von Zellen teilt: diesen Prozeß nennt man Furchung.

Infolge der Furchung zerfallen die Eier entweder vollständig in Tochterzellen, **totale Furchung** (holoblastische Eier), wobei entweder gleich große Teilstücke entstehen (äquale Furchung, Amphioxus, Säugetiere), oder es treten ungleich große Segmente auf, inäquale Furchung (Cyclostomen, Amphibien).

Oder es vollzieht sich eine **partielle Furchung** (meroblastische Eier); nur der Bildungsdotter furcht sich, während der Nahrungsdotter ungeteilt bleibt. Bei Eiern und polständigem Nahrungsdotter (vegetativer Pol) beschränkt sich daher die Furchung auf den animalen Pol, den der Bildungsdotter einnimmt (diskoidale Furchung), es entsteht eine Keimscheibe (Fische, Reptilien, Vögel); bei Eiern mit mittelständigem Nahrungsdotter geht die Segmentation an der umhüllenden Oberfläche vor sich, superficiale Furchung, es entsteht eine Keimhaut (Arthropoden).

Aus dem Haufen der Furchungszellen, Morula, bildet sich weiterhin bei allen Wirbeltieren eine **Keimblase**, Blastula, mit einer mit Flüssigkeit gefüllten Furchungshöhle. Durch Einstülpung eines Teiles der Oberfläche entsteht die **zweiblättrige Becherlarve**, Gastrula; die beiden Lamellen des Bechers sind das äußere und das (primäre) innere Keimblatt, Ektoblast und Entoblast. Der durch die Einstülpung entstandene Hohlraum ist die Urdarmhöhle, seine Öffnung nach außen der Urmund.

Aus dem **äußeren Keimblatt** geht hervor: Epidermis mit Anhanggebilden, Hautdrüsenepithel, Nervensystem, Epithel der Sinnesorgane, Linse.

Das **(primäre) innere Keimblatt** sondert sich in:

1. Das sekundäre innere Keimblatt oder Darmdrüsenblatt: Epithel des Darmkanals und seiner Drüsen, Epithel der Harnblase.
2. Die Chorda-Anlage: Chorda.
3. Die mittleren Keimblätter: Quergestreifte Muskeln, Epithel der Pleuroperitonealhöhle, Geschlechtszellen, Epithelien der Geschlechtsdrüsen und ihrer Ausführwege, Epithel der Niere und des Harnleiters, Teile des Mesenchyms.
4. Mesenchymkeime: Gruppe der Bindesubstanzen, Gefäße und Blut, lymphoide Organe, glatte Muskulatur.

Die Einzelheiten dieser und der nachfolgenden Vorgänge gehören ins Gebiet der Entwicklungsgeschichte.

D. Schwangerschaft (Trächtigkeit).

Die Entwicklung der Frucht ist mit Veränderungen im mütterlichen Organismus verbunden, die im wesentlichen durch die Vergrößerung des Uterus und die erhöhte Anforderung an den Stoffwechsel bedingt sind.

Als solche physiologischen Veränderungen während der Schwangerschaft oder Trächtigkeit sind zu erwähnen:

1. Vom Eintritt der Befruchtung an setzt die Menstruation und die Brunst aus und tritt erst einige Zeit nach der Geburt wieder auf. Manche Tiere, zum Beispiel Stuten, werden unmittelbar nach der Geburt wieder brünstig.

2. Das Nahrungsbedürfnis nimmt zu.

3. Die Blutmenge nimmt zu. Die Zahl der weißen Blutkörperchen ist erhöht. Der Blutdruck ist erhöht und das Herz vergrößert.

4. Die Atmung ist durch die Ausdehnung der Bauchwände erschwert, sodaß der costo-abdominale Atemtypus hervortritt. Der Gaswechsel ist erhöht.

5. Die Nierentätigkeit ist erhöht, und häufig enthält der Harn bei vorgeschrittener Schwangerschaft Eiweiß.

6. Die Körperform, insbesondere die Haltung der Wirbelsäule, ändert sich, indem das Kreuz hohler gehalten wird. Dies gilt beim Menschen wie bei den Vierfüßern.

Die Dauer der Schwangerschaft oder Trächtigkeit beträgt:

Mensch	250 Tage	Schwein	48 Tage
Pferd	346 „	Hund	60 „
Rind	282 „	Katze	86 „
Schaf	151 „	Kaninchen	31 „

Doch kommen beträchtliche Schwankungen vor.

Die Fruchtbarkeit hängt ab von der Häufigkeit der Brunst, der Dauer der Trächtigkeit, der Zahl der gleichzeitig erzeugten Individuen. Sie steht im allgemeinen in reziprokem Verhältnis zur Lebensdauer und ist bei den großen, lange lebenden Tieren kleiner als bei den kleinen Tieren mit kurzer Lebensdauer. Dies geht aus folgender Zusammenstellung hervor.

Günstigen Falles erzeugt:

Mensch	alle Jahr	1 mal 1 Junges
Elephant	all 3—4 Jahre	1 mal 1 Junges
Pferd	alle 2 Jahre	1 mal 1 Junges
Kuh und Hirsch	jährlich	1 mal 1 Junges
Schaf und Ziege	„	1—2 mal 1—2 Junge
Katze	„	2 mal 3—6 Junge
Hund	„	2 mal 4—10 Junge
Schwein	„	2 mal 6—12 Junge
Hase	„	2—3 mal 2—8 Junge
Kaninchen	„	5—8 mal 4—7 Junge
Maus	„	4—6 mal 4—10 Junge.

Druckfehler-Verzeichnis.

Seite	76	Zeile	13	von	oben	lies diese statt die.
„	77	„	14	„	unten	„ Acidalbuminat statt Acid-aluminat.
„	90	„	21	„	oben	„ Pankreas **zu** statt mit.
„	118	„	3	„	„	„ mondsichelförmig **(s. Fig. 11)**.
„	149	„	2	„	„	„ Fig. a. **d.** c. statt a. b. c.
„	194	„	2	„	unten	„ $N(CH_3) + CH'_2$. Es fehlt das +.
„	199	„	5	„	oben	„ Fig. 26 a und b **(zu S. 200)**.
„	340	„	7	„	„	„ aqueus statt aquens.
„	352	„	12	„	unten	„ dioptrischen statt dioptrierten.

Alphabetisches Register.

Aberration, sphärische 353.
Absolutes Tonbewußtsein 389.
Absterben am Nervmuskelpräparat 241.
Accelerans 131.
Accessorius 292.
Achsenzylinder 239.
Achsenzylinderfortsätze 237.
Acid-Albumine 23.
Acusticus 293.
Adaptation 361.
Adäquater Reiz 216, 240, 335.
Addisonsche Krankheit 184.
Adrenalin 183.
Agglutinin 101.
Akkomodation 296, 332, 344.
Albumine 22.
Alexine 101.
Alkali-Albuminate 23.
Alkohol 45, 60.
Alkaloide 46.
Alles- oder Nichts-Gesetz 127.
Alveolarluft 162.
Aminosäuren 27, 63.
Amitose 15.
Amphiartrose 252.
Anklingen 360.
Ansatz 253.
Anspannungszeit 122.
Antagonisten 253.
Aphasie 320.
Apnoe 157.
Apraxie 322.
Äquivalent 7.
Arbeit 207.
Arbeit des Muskels 230.
Arginin 28.
Arterien 132.
Asche 17.
Asparaginsäure 28.
Assoziationsfasern 309.
Astigmatismus 352.
Ataxie 319.
Atelektase 147.
Atembewegung des Kehlkopfes 268.
Atemfrequenz 155.
Atemschwankungen 143.
Atemzentrum 156.
Aetherschwefelsäuren 179, 196.
Atmosphärische Luft 163.
Atmungsgröße 154, 167.
Aufhellung 102.
Auge schematisches, reduziertes 343, des Säugetieres 349.
Augenbewegungen 367.
Augenleuchten 352.
Augenmuskeln 367.
Augenspiegel 350.
Auslösungsvorgang 243.
Ausnutzung 94.
Aussalzen 20.
Austreibungszeit 122.
Auxotonie 229.

Bahnung 238, 284.
Balken 306.
Bandwurm 412.
Bauchpresse 72, 153.
Becherzellen 171.
Beißen 63.
Belastung 231.
Bellsches Gesetz 282.
Benzoesäure 201.
Bilanz des Stoffwechsels 54.
Biuretreaktion 22, 191.
Blase 188, 333.
Blockfasern 118.
Blutdruck 122, 141, mittlerer 139.
Blutfermente 101.
Blutgase 162, 166.
Blutgeschwindigkeit 137.
Blutkörperchen 103.

Blutkörperchen, rote 174, 177, 182, 200, weiße 182.
Blutplättchen 110.
Bogengänge 391.
Bordetsche Reaktion 101.
Braten 50.
Brechungsindex 339.
Brechzentrum 299.
Brennwert 7.
Brocasche Windung 321.
Brot 51.
Brunst 416.
Bruststimme 270.
Butter 49.

Calcium 19.
Cellulose 37, 51, 62.
Centrosoma 15.
Cerebrospinalflüssigkeit 305.
Cerumen 176.
Chemische Arbeit 13.
Chemotaxis 11.
Chiasma 297.
Chlorophyll, 6, 8.
Cholin 40.
Chorda 67, 68.
Chorioidea 348.
Chromasie 353.
Cohnheimsche Felder 212.
Collaterale 237, 288.
Cortisches Organ 375.

Dampfmaschine 3.
Darm-Länge 90.
Darmbewegung 91.
Degeneration 248, 280.
Darmsaft 92.
Degeneration, Wallersche 248, 280.
Dehnbarkeit 227.
Dehnungskurve 215.
Dendriten 237.
Depressor 145.
Dextrin 37.
Dextrose 34.
Diabetes 181.
Dialyse 174.
Diapedese 110.
Diastole 120.
Differenztöne 387.
Dikrotismus 144.
Dioptrie 347.
Diphasische Schwankung 234.
Diphthonge 274.
Disaccharide 35.
Dissoziation 106, 174.
Doppelbrechung 5, 212.
Doppelsinnige Leitung 242.
Drehungsmoment 254.
Drucksinn 401.
Drüsen 171.
Drüsenepithel 87, 96.
Drüsenströme 175.
Dyspnoe 151, 152.

Ecksche Fistel 179.
Ei 414.
Eier 51.
Einschleichen 217.
Eireifung 416.
Eisen 18, 43.
Eiweiß 3, 19, 44, 63. Verbrennungswärme 208.
Elastine 26.
Elastizität 214, 227.
Elastizitätskoeffizient 214.
Elektrizität 13, 126, 175, des Muskels 233, des Nerven 244.
Elektrischer Geschmack 397.
Elektroden 219.
Elektrolyte 173.
Elektromotorische Kraft 218.
Elektrotonus 225, 245.
Empfindungskreise 407.
Emulsionen 39.
Endplatte 211.
Entartungsreaktion 247.
Enterokinase 89.
Entoptische Erscheinungen 354.
Enzyme 30.
Epilepsie 316.
Epithelzellen 187.
Erbrechen 72.
Erektion 414.
Erepsin 92.
Ermüdung 229.
Erregung 215, polare 225.

Erregungsgesetz 217, 224.
Eupnoe 150.
Ewaldsche Theorie 380.
Exkretion 170.
Exspiration 152.

Facialis 293.
Farben 362.
Farbenblindheit 364.
Fäulnis 30.
Fermente 30, 63.
Fette 37, 44.
Fettverdauung 86.
Fibrille 212.
Fibrin 111.
Filtration 174.
Firnissen 169, 210.
Fistelstimme 271.
Fleisch 50.
Fleischbrühe 50.
Flimmerbewegung 13, 128, 413.
Flimmerhaare 5.
Fluor 17.
Follikel 170.
Formative Reize 10.
Fortpflanzung 3.
Fötaler Kreislauf 115.
Fovea 357, 364, 366.
Froschunterbrecher 228.
Fruchtbarkeit 418.
Furchung 417.
Futtermittel 53, 62.

Galle 83, Chemie der 85, Wirkung der 86.
Gallenblase 84.
Gallenfarbstoffe 86, 177.
Gallenkapillare 178.
Gallensäuren 85.
Gallensekretion 83.
Galopp 259.
Gangarten der Vierfüsser 258.
Ganglienzelle 279.
Gärung 32, 93, 199.
Gärungsprobe 35, 200.
Gärungsröhrchen 200.
Gasdifusion 161.
Gasspannung 162.
Geburt 147.
Gefäßmuskeln 144.
Gefäßtonus 145.
Gefrierpunktserniedrigung 173.
Gefriertemperatur 100.
Gehen 256.
Gehörknöchelchen 372, 377, 382.
Gelbsucht 84.
Gelenke 250.
Gemüse 52.
Genußmittel 45.
Geotropismus 11.
Geräusche 383.
Gerinnung 110.
Gerinnungstemperatur 9.
Geschlechtsdrüsen 184.
Geschmacksknospen 364.
Geschmacksqualitäten 397.
Geschmackszellen 395.
Getreide 51.
Gewebsatmung 160.
Gewebsdruck 113.
Gewebsflüssigkeit 9.
Gewürze 45.
Glatte Muskeln 235.
Gleichgewicht des Stoffwechsels 56, 59.
Globuline 22.
Glossopharyngeus 292.
Glukose 33.
Glutaminsäure 28.
Glykogen 36, 179, 214, 235.
Glykokoll 85, 195.
Glykoproteide 25.
Glykosurie 200.
Glyzerin 37.
Grundvokale 273.
Gummi 37.

Hämatin 109.
Hämatoidin.
Hämaturie 200.
Hämodromograph 138.
Hämodromometer 138.
Hämoglobin 105.
Hämoglobinurie 201.
Hämometer 107.
Hämotachometer 138.
Harn 189.

Harnentleerung 189.
Harngärung 199.
Harnsäure 193, 198.
Harnsedimente 198.
Harnstoff 54, 179, 190.
Hautatmung 169.
Hautsinnesorgane 399.
Helmholtzsche Anordnung 224.
Hemianopsie 317.
Hemmung 284.
Herz 116.
Herzarbeit 123.
Herzfrequenz 124.
Herzganglien 131.
Herzhemmungszentrum 130.
Herzklappen 119.
Herzinnervation 129.
Herzmuskulatur 126, 228.
Herzpause 117.
Herzströme 126.
Herztöne 126.
Hexosen 34.
Hippursäure 188, 195.
Hirnexstirpation 302.
Hirngewicht 307.
Hirnrinde 308, 313.
Histidin 28.
Histone 23.
Hitzschlag 209.
Hörgrenze 384.
Horopter 369.
Hülsenfrüchte 52.
Hunger 56, 189, 197.
Hydrodiffusion 172.
Hydromechanik 134.
Hypoglossus 291.
Hypophysis 183.

Identische Punkte 369.
Ikterus 84.
Indifferente Gase 168.
Indol 30, 195.
Induktionsschläge 225.
Induktionsströme 220.
Inosit 214.
Intercostales 149.
Intraokularer Druck 371.
Iris 348.
Irradiation 354.
Isodynamische Mengen 56.
Isolierte Leitung 242.
Isolierte Reizung 228.

Jod 17.
Jodothyrin 183.
Jonen 173.

Kadaverstellung 268.
Kalksalze 43.
Kalorimetrie 203, 205.
Kaltblüter 203.
Kapillaren 133.
Kardiogramm 125.
Kartoffeln 52.
Karyokinese 15.
Käse 48, 50.
Kasein 47.
Kastration 184.
Kaumuskeln 295.
Kehlkopf 260, Innervation 266, Lähmung 159.
Kehlkopfmuskeln 262.
Kehlkopfspiegel 267.
Keimblatt 417.
Keratine 26.
Kern 5.
Kjeldahlsche Methode 19.
Kinase 31.
Klanganalyse 386.
Klangfarbe 272.
Kleinhirn 323.
Kleinhirnseitenstrangbahnen 325.
Kniegelenk 251.
Knochen 250.
Knochenbälkchen 10.
Knochenleitung 381.
Knochenmark 182.
Koagulation 20.
Kochsalz 43.
Kochsalzlösung, physiologische 17.
Kohlehydrate 32, 45.
Kohlenoxyd 169.
Kohlenoxydhämoglobin 107.
Kohlensäure 169.
Kohlensäureabscheidung 168.
Kollagene 26.

Kolostrum 185.
Kommissurenzellen 285.
Kompensatorische Pause 127.
Konsonanten 275, 276.
Konstanter Strom 248.
Körperoberfläche 167.
Kostmaß 61.
Kot 94.
Kraftwechsel 3.
Kräfteparallelogramm 254.
Kreatinin 194.
Kreislauf 114, 210.
Kreislaufzeit 139.
Kresol 195.
Kristalle 2.
Kuhmilch 47.
Kuraré 216.
Kurzsichtigkeit 348.
Kußmaul-Tennerscher Versuch 304.

Labferment 78.
Labyrinth 373, 389.
Langerhanssche Inseln 181.
Laryngo-Stroboskop 267.
Laufen 258.
Lautsystem 274.
Leber 115, 177, 192.
Leberzellen 178.
Lecithine 39.
Leim 58.
Leitfurche 251.
Leitungsvermögen 241.
Leukocyten 109.
Linse 340.
Lipoide 41.
Listings Gesetz 367.
Lumbalpunktion 305.
Lungenvagus 158.
Lymphbildung 113.
Lymphfollikel 112.
Lympgefäße 112.
Lysin 28.

Magen 33, 71, des Schweines 81, der Wiederkäuer 81, der Haustiere 80, Selbstverdauung 79.
Magensaft 76, 79.
Magnesium 19.
Manometer 140.
Mariottes blinder Fleck 357.
Markscheide 239.
Mast 61.
Meibomsche Drüsen 370.
Membrandiffusion 172.
Menstruation 416.
Meßbrücke 219.
Metagenesis 412.
Methämoglobin 107.
Milch 46.
Milchsekretion 184.
Milchzucker 36.
Militärische Grundstellung 255.
Milz 181.
Millons Reagens 21.
Mitbewegungen 320.
Mitose 15.
Modalität und Qualität 336.
Molken 48.
Monosacharide 33.
Murexidprobe 193.
Musik 387.
Muskel 60.
Muskelarbeit 230.
Muskelfaser 211.
Muskeln, glatte 235.
Muskelgruppen 252.
Muskelkraft 231, Quelle der 232.
Muskelplasma 213.
Muskelsinn 408.
Muskelton 230.
Muskeltonus 286.
Muskelvolumen 226.
Muskelzug 252, 253.
Mutieren 272.
Myogene Theorie 131.
Myographion 227.
Myosinogen 212.

Nachbilder 365.
Nachdehnung 215.
Nachschrumpfung 215.
Nahrungsmittel 42, 53.
Nahrungsstoffe 42.
Nasenhöhle 273.
Natürliche Haltung 254.

Nebennieren 183.
Negative Schwankung 233, 240, 245.
Negativität 234.
Nerv, Stoffwechsel 244, Wärmebildung 244, Elektrizität 244.
Nerven, sekretorische 175.
Nervenfasern 277.
Nervenfaser, Reizbarkeit 240.
Nervennaht 248.
Nervensystem 277.
Nervenzellen, Reizbarkeit 238.
Nervmuskel-Präparat 240.
Netzhaut 358.
Netzhautströme 359.
Neurilemm 239.
Neurogene Theorie 131.
Neurone 236.
Neuronenlehre 279, 356.
Nieren 186.
Nikotin 331.
Nisslsche Schollen 237, 280.
Nukleoalbumine 23.

Oberfläche 206.
Obertöne 272.
Obst 52.
Oculomotorius 296.
Oesophagus 333.
Öffnungsschlag 221.
Ohmsches Gesetz 218.
Ohrmuschel 376.
Olfactometer 394.
Olfactorius 297.
Opticus 297.
Orthopnoe 151.
Osmose 173.
Ovulation 415.
Oxalsäure 195.
Oxydation 7.
Oxyhämoglobin 106.

Pankreas 181.
Pankreassaft 87.
Panophthalmie 296.
Papillarmuskeln 119.
Parotis 67.
Parthenogenesis 411.
Partialdruck 162.
Patellarreflex 286.
Paukenhöhle 372.
Pentose 33.
Pepsin 77.
Peptone 77.
Peristaltik 91.
Perspektive 366.
Pflanzenzelle 8.
Pfortader 178.
Pfortaderkreislauf 115.
Phagocyten 10, 110.
Phenol 30, 195.
Phonation 269.
Phosphor 18.
Phototropismus 12.
Phrenicus 158.
Physiologische Kochsalzlösung 17.
Pigment 27, 358.
Plasma 100.
Pohlsche Wippe 222.
Polare Erregung 225.
Polypeptide 29, 63.
Polysacharide 36.
Pouilletsche Zeitmessung 243.
Präinspiratorische Bewegung 151.
Präzipitine 102.
Presbyopie 347.
Projektionsfasern 309.
Pronation 251.
Prostata 412.
Protagon 41.
Proteide 24.
Proteine 22.
Proteosen 23.
Protoplasma 4.
Protoplasmabewegung 13.
Psychophysisches Gesetz 338.
Ptosis 296.
Ptyalin 69.
Pulswelle 143.
Pulszahl 124.
Pupille 297, 332, 349.
Pupillenreflexe 298.
Purinkörper 193.
Purkinje-Sansonsche Spiegelbildchen 341.

Purkinjesche Aderfigur 354.
Pyramidenbahn 289, 311.

Quadriceps cruris 255.
Quakreflex 302.
Quecksilberschlüssel 221.
Quelle der Muskelkraft 232.
Querscheibchen 22.
Querschnitt des Gefäßes 133.

Ranviersche Einschnürungen 239.
Reaktionszeit 323.
Reduktionen 8.
Reflexe 280, 299.
Reflexzeit 283.
Refraktäres Stadium 128.
Regeneration 248.
Reize 215, 216, adäquate 335.
Reizbarkeit 3, 11, 215,
der Nervenzellen 238,
der Nervenfaser 240.
Reizstärke 229.
Reizung 333, isolierte 228.
Respiratorischer Quotient 55, 165.
Residualluft 154.
Resonanz 269.
Resonanzhypothese 379.
Resorption 62, 96.
Retina 355.
Rheochord 219.
Rheotropismus 12.
Rhodankalium 68.
Riechschärfe 394.
Riechstoffe 393.
Riechzellen 393.
Rinde 306.
Ringknorpel 265.
Rippen 151.
Rohrzucker 35.
Rückenmarksseele 286.
Rückläufige Sensibilität 283.

Sacharometer 199.
Sarkoplasma 212, 227.
Sattelgelenk 251.
Sauerstoffaufnahme 167.
Sauerstoffspeicherung 163.
Saugen 64.
Schall 376.
Schilddrüse 183.
Schlaf 303.
Schlagvolumen 121.
Schlauchwelle 136.
Schleimdrüsen 66.
Schleuderung 228.
Schließungsschlag 221.
Schlitteninductorium 220.
Schluckakt 69.
Schmerzsinn 405.
Schnecke 373.
Schritt 259.
Schwangerschaft 418.
Schwannscher Versuch 410.
Schwebungen 386, 387.
Schwefel 18.
Schwefelsäure 197.
Schwefelwasserstoff 169.
Schwein, Magen des 81.
Schweiß 201.
Schweißsekretion 202.
Schweißverdunstung 209.
Schwelle 217, 337.
Schwerpunkt 254.
Schwimmprobe 147.
Schwitzzentrum 202.
Sehnenreflexe 286.
Sehpurpur 358.
Sehschärfe 360.
Seifen 38.
Sekretion 170.
Sekretion, innere 172.
Sekretionsmechanismus 172.
Sekretionsnerven 175.
Sekundäre Zuckung 234.
Selbssteuerung 159.
Selbstverdauung 79.
Semipermeable Membran 9, 172.
Sensibilität, rückläufige 283.
Silicium 18.
Sinnesenergien, spezifische 336.
Sinnespunkte 400.
Sinnessphären 317.
Sitzen 256.
Skatol 30.
Skelettmuskeln 211.

Sonnenlicht 8.
Spannkraft, chemische 206.
Speicheldrüsen 65.
Speiseröhren 70.
Spektroskop 107.
Sperma 412.
Spermatogenese 413.
Spezifische Sinnesenergien 336.
Sphincter vesicae 189.
Sphygmograph 144.
Spiralgelenk 251.
Spitzenstoß 125.
Splanchnicus 91, 182.
Spongiosa 250.
Sporenbildung 411.
Sprache 272.
Stärke 36, 69.
Starre 235.
Staubinhalationskrankheiten 152.
Steapsin 90.
Stensonscher Versuch 287.
Stereoskope 369.
Stehen 254, der Vierfüßer 258.
Stickstoff 55.
Stimmlippen 26.
Stimmregister 271.
Stimmung 361.
Stoffwechsel 2.
Stoffwechsel 54, Bilanz des Gleichgewicht des 56, 59.
Stoffwechsel im Nerven 244.
Stroboskop 360.
Stromdichte 225.
Stromuhr 138.
Stützbein 256.
Submaxillaris 67.
Summation 225.
Summationstöne 387.
Supination 251.
Sympathicus 131, 329, 333.
Synergisten 253.
Systole 120.

Talgdrüsen 176.
Taurin 85.
Teichmann'sche Probe 109.
Temperatur 9, 60.
Temperaturkurve 204.
Temperaturoptimum 9.
Temperatursinn 402.
Temperatursteigerung postmortale 210.
Temperaturtopographie 204.
Terpentin 201.
Tetanie 183.
Tetanus 226, 231, sekundärer 234.
Thalamus 311.
Thermotropismus 12.
Thigmotopismus 12.
Thoma-Zeißsche Zählkammer 104.
Thrombus 112.
Thymus 182.
Thyreojodin 183.
Tonleiter 388.
Tonometer 141.
Totalindex der Linse 340.
Totenstarre 234.
Trab 259.
Trajektorielle Struktur der Spongiosa 250.
Tränen 370.
Tränendrüse 176.
Transsudation 174.
Traube-Hering'sche Wellen 143.
Traubenzucker 34.
Treppe 128.
Trigeminus 160, 177, 295.
Trochlearis 296.
Trommelfell 372, 377, 382.
Trypsin 89.
Tuba Eustachii 378.
Tyrosin 29.

Überlastung 229.
Überleben 234.
Umstimmung 361.
Unermüdbarkeit des Nerven 244.
Ureter 188.
Urobilin 196.
Ursprung 253.
Urzeugung 410.

Vagus 129, 267, 292, negative Schwankung 159.

Valli-Rittersches Gesetz 241.
Vasomotoren 145.
Vena portae 178.
Venen 133.
Verbrennungswärme 7, 206.
Verdauung 62.
Vierhügel 297.
Viskosität 100.
Vitalkapazität 154.
Vokale 272, 273.
Vorreiberschlüssel 221, 222.

Wachstum 3, 10.
Wagnerscher Hammer 223.
Wallersche Degeneration 280.
Wärme, tierische 203.
Wärmebildung im Nerven 244.
Wärme-Dyspnoe 209.
Wärmehaushalt 205.
Wärmemengen 205.
Wärmeregulierung 207.
Wärmestich 301.
Wärmewert 7, 56.
Wasser 16, 43, 59.
Wasserabgabe 168.
Wasserdampf 164.
Wasserverdunstung 205.
Webersches Gesetz 337.
Wechselgelenk 252.
Wiederkäuermagen 81.
Widerstand 218.
Winterschlaf 204.
Wurfbewegung 231.

Xanthoproteinsäurereaktion 21.
Xisometrische 229, sekundäre 234.

Zählkammer 104.
Zeitmessung 228, 243
Zelle 3, 4.
Zellenmembran 6.
Zellenstaat 3.
Zwangsbewegungen 300.
Zwei-Zipfelversuch 242.
Zwerchfell 148.
Zucker 34.
Zuckerstich 181, 300.
Zuckung 227, isotonische 228.
Zuckungsgesetz 247.
Zuckungskurve 227.
Zunge 64.
Zungenpfeife 268.

WELLCOME LIBRARY INSTITUTE