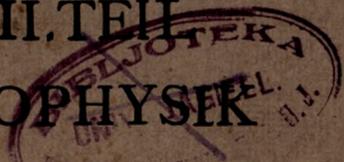


954

Grundriss der Physiologie

II. THEIL
BIOPHYSIK



von

Prof. Dr. O. Weiss

2. Auflage

Leipzig/Verlag von Georg Thieme

V7 180.115
xx 00 216 2845

Biblioteka Gl. AWF w Krakowie



1800053143

14112

Biochemie

Institut für Biochemie
Universität Wien

Grundriss der Chemie

Organische Chemie
1. Auflage (1930)
Verlag von Julius Springer



Chemische Methoden

für Ärzte

Institut für Biochemie
Universität Wien

Verfasser:
Dr. W. GILJA
Lehrstuhl für Biochemie

*gekauft 15.60
-.- 750-*

VERLAG VON GEORG THIEME IN LEIPZIG

Soeben erschien in 4. völlig neubearbeiteter Auflage

Biochemie

von

Professor Dr. Carl Oppenheimer

Dr. phil. et med., München

Mit 7 Abbildungen

(Teil I des „Grundriß der Physiologie für Ärzte und Studierende“
von Professor Dr. C. Oppenheimer und Professor Dr. O. Weiß)

M. 246.—, gebunden M. 330.—

Grundriß der Chemie

von

Professor Dr. phil. et med. Carl Oppenheimer

Anorganische Chemie

II. Auflage (1920)

M. 57.—, kartoniert M. 93.—

gebunden M. 129.—

Organische Chemie

II. Auflage (1920)

M. 51.—, kartoniert M. 84.—

gebunden M. 114.—

Chemische Methodik für Ärzte

von

Professor Dr. phil. et med. Carl Oppenheimer

2. Auflage (1912)

bearbeitet von

Dr. W. Gilkin †

Gebunden M. 60.—

Vorstehende Preise sind zuschlagsfrei. Anpassung an die Geldentwertung vorbehalten.

GRUNDRISS DER PHYSIOLOGIE

für Studierende und Ärzte

von

Prof. Carl Oppenheimer und Prof. Dr. Otto Weiß

Dr. phil. et med.
München

Dir. des physiol. Instituts
Königsberg i. Pr.

*

ZWEITER TEIL

BIOPHYSIK

VON

OTTO WEISS

MIT 180 ABBILDUNGEN UND EINER FARBIGEN TAFEL

ZWEITE VERMEHRTE AUFLAGE

LEIPZIG 1922 / GEORG THIEME





Alle Rechte,
gleichfalls das Recht der Übersetzung in die russische Sprache, vorbehalten.
Copyright 1922 by Georg Thieme, Leipzig.

326

677.3 (2)

Vorwort zur zweiten Auflage.

Die zweite Auflage dieses Grundrisses ist nach denselben Grundsätzen bearbeitet worden wie die erste. In einigen Kapiteln sind Umarbeitungen in größerem Umfange nötig gewesen, so besonders in dem Kapitel über die Funktion des Vestibularapparates. Die Zahl der Abbildungen ist vermehrt worden, wo dies zweckmäßig erschien.

Königsberg, Physiologisches Institut,
im August 1922.

Weiß.

Inhaltsverzeichnis.

	I. Kapitel.	Seite
Allgemeines		1
A. Einleitung		1
B. Physiologie des Elementarorganismus		2
I. Assimilation und Dissimilation		2
1. Assimilation		2
2. Dissimilation		3
II. Aufnahme und Abgabe von Stoffen		4
1. Stoffaufnahme		4
2. Umwandlung aufgenommener Stoffe		4
3. Stoffabgabe		5
4. Rückblick		5
III. Reize		5
1. Dissimilatorische Reize		5
1. Natürliche Reize		7
2. Künstliche Reize		8
2. Assimilatorische Reize		9
IV. Altern und Tod		9
V. Fortpflanzung		10
	II. Kapitel.	
Allgemeine Nervenphysiologie		11
A. Anatomische Eigenschaften der Nervenfasern		11
B. Physiologische Eigenschaften der Nervenfasern		11
I. Allgemeine Eigenschaften der Nerven		11
II. Geschwindigkeit der Nervenleitung		13
III. Erregung der Nerven		13
1. Elektrische Reizung der Nerven		14
2. Elektrotonus		17
3. Zuckungsgesetz		18
4. Polares Erregungsgesetz		19
5. Dauerwirkungen des konstanten Stromes		20
6. Mechanische, thermische, chemische Reizungen		21
7. Paralytischer Zustand der Nerven		22
IV. Produktion von Elektrizität im Nerven		22
1. Ruhestrom des Nerven		22
2. Tätigkeitsströme des Nerven		23
a. Negative Schwankung		23
b. Zweiphasischer Aktionsstrom		23
3. Refraktäre Periode		24
4. Positive Nachschwankung		34
5. Polarisierbarkeit der Nerven		24
6. Elektrotonische Ströme		25

V. Theorie der Nervenerregung	26
VI. Stoffwechsel und Lebensbedingungen des Nerven	27

III. Kapitel.

Allgemeine Physiologie der Bewegung	29
A. Protoplasmabewegung	29
I. Passive Bewegungen	29
1. Molekularbewegung	29
2. Bewegung durch Änderung des spezifischen Gewichts des Protoplasmas	30
II. Aktive Bewegungen	30
1. Amöboide Bewegung	30
2. Gleit- oder Glitschbewegung	30
3. Rotation und Zirkulation	31
4. Kontraktionsbewegung des Protoplasmas zur Entleerung pulsierender Vakuolen	31
5. Geschwindigkeit und Kraft der Protoplasmabewegung	32
6. Bedingungen für das Bestehen der Protoplasmabewegung	32
7. Wechselbeziehung zwischen Kern und Protoplasma	33
8. Wirkung von Reizen	33
B. Bewegungen von Zellenanhängen (Flimmerbewegung)	34
I. Modus der Zilienbewegung	34
II. Theoretisches zur Protoplasma- und Flimmerbewegung	35
C. Allgemeine Physiologie der Muskeln	36
I. Optische und mechanische Eigenschaften der Muskeln	36
II. Muskelzuckung	37
III. Zeitlicher Verlauf der Muskelzuckung	37
IV. Superposition von Zuckungen	39
V. Tetanus	39
VI. Tonische Kontraktionen	40
VII. Willkürliche Muskelkontraktion. Muskelton	41
VIII. Leitung der Erregung im Muskel	42
IX. Isotonische und isometrische Zuokung	42
X. Absolute Kraft des Muskels	42
XI. Arbeit des Muskels	44
XII. Verkürzungsgrösse	44
XIII. Erregung des Muskels	44
XIV. Reizung des Muskels	44
XV. Elektronus	45
XVI. Elektrische Erscheinungen am Muskel	45
XVII. Wärmebildung am Muskel	45
XVIII. Stoffwechsel der Muskeln	47
XIX. Ermüdung und Erholung des Muskels	48
XX. Ursache der Ermüdung	49
XXI. Muskelgefühl	50
XXII. Lebensbedingungen des Muskels	50
XXIII. Totenstarre, Wärmestarre, Wasserstarre	51

Anhang:

1. Physiologie der glatten Muskeln	53
2. Theorien der Muskeltätigkeit	54

IV. Kapitel.

Physiologie der Elektrizitätserzeugung	55
A. Allgemeines	55
B. Elektrische Organe	56

V. Kapitel.

Organische Luminiszenz	58
-----------------------------------------	-----------

VI. Kapitel.

Spezielle Physiologie der Bewegung	60
A. Statik und Lokomotion	60
I. Mechanik des Skeletts	60
1. Bewegungsfreiheit	60
2. Freiheit in Gelenksystemen	61
II. Stehen	61
III. Gehen	63
IV. Laufen	66
V. Springen	66
VI. Schwimmen	67
VII. Fliegen	67
B. Stimme	67
I. Funktion des Kehlkopfes	67
II. Muskeln des Kehlkopfes	69
1. Einfluß auf die Stellung der Stimmbänder	69
2. Einfluß auf die Spannung der Stimmbänder	71
3. Bildung der Stimme	72
4. Klangfarbe der Stimme	74
C. Sprache	74
I. Vokale	74
II. Konsonanten	77
D. Blutkreislauf und Lymphbewegung	77
I. Einleitung zur Physiologie des Blutkreislaufes	77
1. Prinzipien der Einrichtung der Kreislauforgane	77
2. Gesetze der Strömung von Flüssigkeiten	80
a. Strömen mit freier Oberfläche und Strömung in starrowandigen Röhren	80
b. Strömung in Kapillaren	84
c. Strömung in elastischen Röhren. Welle	84
II. Physiologie des Herzens	85
1. Muskulatur des Herzens	85
a. Leistungsmuskulatur	85
b. Brückenmuskulatur	86
2. Nerven des Herzens	87
3. Physiologische Eigenschaften des Herzmuskels	87
a. Ort der Reizbildung	87
b. Reizleitung im Herzen	89
c. Art der Reizleitung	90
4. Innervation des Herzens	91
a. Chronotrope Wirkungen	92
b. Inotrope Wirkungen	93
c. Bathmotrope Wirkungen	93
d. Dromotrope Wirkungen	93
5. Zentren der regulierenden Herznerven	93
a. Lage der Zentren	93
b. Tonus der Zentren	94
c. Reizbarkeit der Zentren	94
d. Einfluß anderer Zentren	94
e. Reflektorische Erregung der Zentren	94
1. Reflexe vom Herzen auf das Herz	94

	Seite
2. Reflexe vom Gefäßsystem auf das Herz	95
3. Reflexe von den Baueingeweiden auf das Herz	95
4. Reflexe von der Respirationsschleimhaut auf das Herz	95
5. Reflexe von gereizten afferenten Nervenstämmen auf das Herz	95
6. Reflexe von den Muskeln auf das Herz	96
7. Rückblick	96
6. Mechanik der Herzfunktion	96
a. Die Form des Herzens	97
b. Bewegung des Blutes im Herzen	97
1. Bedeutung der Vorhöfe	97
2. Bedeutung der Kamern	98
3. Druckablauf im Herzen	100
4. Diastole des Herzens	103
5. Kraft des Herzens	103
6. Arbeit des Herzens	104
7. Äußere Zeichen der Herzstätigkeit	105
a. Herzstoß	105
b. Herztöne	107
c. Aktionsströme des Herzens oder Elektrokardiogramm	108
8. Reizung des Herzens	109
a. Herzflimmern	110
b. Natürliche Herzreize	110
c. Einfluß auf Größe und Dauer der Systole	111
III. Physiologie der Blutgefäße	111
1. Bewegung des Blutes in den Gefäßen	111
a. Blutdruck	111
b. Schwankungen des Blutdruckes im Rhythmus des Herzschlages: Puls	112
c. Zeitliche Verhältnisse des Kreislaufes	114
d. Widerstand des Gefäßsystems	116
e. Aktive Kaliberschwankungen der Blutgefäße	116
f. Vorrichtungen, welche den Kreislauf unterstützen	116
g. Lungenkreislauf	117
h. Respiratorische Blutdruckschwankungen	117
i. Derivatorische Kreislaufeinrichtungen	117
2. Blutgehalt des Körpers	118
3. Innervation der Gefäße	118
a. Gefäßzentren	120
b. Spinale Gefäßzentren	120
4. Lokale Reaktionen der Gefäße	120
5. Beeinflussung der Gefäßweite durch Stoffwechselprodukte	121
6. Bedeutung der Regulation der Gefäßweite	121
IV. Physiologie der Lymphbewegung	121
E. Mechanik des Verdauungsapparates	122
I. Kauen	122
II. Saugen	123
III. Schlucken	124
IV. Bewegung des Magens	126
V. Bewegung des Dünndarmes	127
VI. Bewegung des Dickdarmes	128
VII. Bewegung des Mastdarmes	129
F. Mechanik der Fortpflanzungsorgane. Mechanik der Vereinigung der Zeugungstoffe	129

	Seite
G. Mechanik der Harnentleerung	133
I. Bewegung des Ureters	133
II. Harnblase	133
III. Innervation der Blase	134
H. Mechanik der Atmung	136
I. Transport der Gase	136
1. Physikalische Vorbemerkungen	136
2. Anwendung des Absorptionsgesetzes auf die Atmung	137
3. Art des Austausches zwischen Tier und Atmosphäre	139
II. Atembewegungen	140
1. Druck im Brustkasten	140
2. Volumänderungen der Lunge beim Atmen	141
3. Zahl und Tiefe der Atemzüge	142
4. Mechanik der Atembewegungen	142
a. Bewegungen der Rippen	143
b. Bewegung des Zwerchfells	145
c. Atemtypen	145
5. Zeitlicher Verlauf der Atembewegungen. Druck in den Luftwegen	146
6. Begleitbewegungen der Atmung	146
7. Schutzvorrichtungen	147
III. Innervation des Atemapparates	147
1. Atemzentren	147
2. Einfluß der Nerven auf das Atemzentrum	149
 VII. Kapitel. 	
Physiologie des Zentralnervensystems	150
A. Allgemeine Physiologie der nervösen Zentralorgane	150
I. Allgemeines	150
1. Funktionen der Zentralorgane	150
2. Bedeutung der weißen und grauen Substanz	150
3. Neuronen- und Fibrillentheorie	150
II. Psychische Beziehungen der Zentralorgane	151
III. Reflexerscheinungen	152
1. Begriff des Reflexes	152
2. Reflexreize	154
3. Refraktärzeit	154
4. Ausbreitung der Reflexbewegung	154
5. Bilateral-symmetrische Reflexe	155
6. Gekreuzte Reflexe	155
7. Fakultative Reflexe	155
8. Bedingte Reflexe	156
9. Physiologische Bedeutung der Reflexe	156
10. Reflexzeit	156
11. Reflexhemmung	157
12. Bahnung der Reflexe	157
13. Antagonistische Innervation	157
14. Anatomische Grundlage für die Reflexbewegungen	158
IV. Automatie	159
V. Trophische Bedeutung der Zentralorgane	159
B. Physiologie des Rückenmarkes und des Kopfmarkes	191
I. Rückenmarksnerven	161
1. Magendie-(Bell)sches Gesetz	161
2. Funktion der Intervertebralganglien	162

	Seite
II. Segmentierung des Rückenmarkes	162
III. Gehirnnerven	164
IV. Beziehungen des Rücken- und Kopfmarkes zu einzelnen Organen und Organ-systemen	168
1. Beziehungen zur Muskulatur	168
a. Reflexe	168
b. Muskeltonus	168
c. Krampfzentrum	168
2. Beziehungen zur Innervation der Atmung	169
3. Beziehungen zur Blutbewegung	169
4. Beziehungen zu den Bewegungen des Verdauungs-, Stimmgebungs- und Urogenitalapparates	169
a. Saugen	169
b. Kauen	169
c. Schlucken	169
d. Lautbildung	169
e. Zentren für den Mastdarm, für den Urogenitalapparat	169
5. Sekretionszentren	169
a. Schweißabsonderung	169
b. Speichelabsonderung	169
c. Tränenabsonderung	169
d. Zuckerstich	169
6. Zentren für Lidschluß usw.	170
C. Leitungsbahnen des Zentralnervensystems	170
I. Anatomischer Verlauf der Bahnen	170
1. Aufsteigende Bahnen	171
a. Aufsteigende Bahnen des Rückenmarks	171
b. Aufsteigende Bahnen der sensiblen Hirnnerven	174
2. Absteigende Bahnen	177
a. Pyramidenbahn	177
b. Absteigende Bahnen, welche in subkortikalen Ganglien oder in Kernen des Hirnstammes unterbrochen sind	178
c. Absteigende Bahnen aus dem Kleinhirn	178
3. Kurze Bahnen	179
II. Experimentelle Erfahrungen über die Leitung im Rückenmark	179
1. Motorische Sphäre	179
2. Sensible Sphären	180
3. Zentrale Abschnitte der motorischen Leitung	181
4. Zentrale Abschnitte der sensiblen Leitung	181
D. Das Kleinhirn	182
E. Die subkortikalen Ganglien	189
I. Brücke	189
II. Vierhügel	189
III. Grosshirnschenkel	190
IV. Thalamus opticus und Corpus subthalamicum	191
V. Corpus striatum	191
F. Das Großhirn	192
I. Folgen der Entfernung des Grosshirns	193
II. Motorische und sensible Rindenfelder des Grosshirns	197
1. Projektionsfelder	197
a. Motorische Rindenfelder	197
1. Einfluß auf die quergestreiften Muskeln	197

	Seite
2. Einfluß auf die vegetativen Funktionen	200
a. Glatte Muskeln	200
β. Drüsenabsonderung	200
γ. Atmung	200
δ. Zirkulation	200
3. Elektromotorische Reizeffekte	200
4. Bilaterale Wirkungen	200
5. Rindenepilepsie	201
6. Bedeutung des Balkens	201
7. Folgen der Ausrottung des motorischen Rindenfeldes	201
b. Sensorische Rindenfelder	202
1. Körperfühlsphäre	202
2. Sehsphäre	203
3. Hörsphäre	204
4. Riechsphäre	204
5. Schmecksphäre	204
2. Sensorische und motorische Funktion höherer Ordnung. Assoziationszentren	204
a. Allgemeines	205
b. Analyse und Lokalisation der Sprachfunktion	206
c. Analyse und Lokalisation der Schreib- und Lesefunktion	206
d. Beziehungen bestimmter Gehirnteile zur Intelligenz	209
III. Der Schlaf	209
IV. Zeitbedarf der psychischen Funktion	210
G. Das autonome Nervensystem	210

VIII. Kapitel.

Physiologie der Sinnesorgane	213
A. Allgemeines	213
B. Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung	215
C. Empfindlichkeit der Organe	216
I. Schmerz	216
II. Organempfindungen	216
D. Die Hautsinne	217
I. Tastsinn	217
II. Temperatursinn	219
E. Geschmack und Geruch	221
I. Geschmack	221
II. Geruchsinn	222
F. Lage- und Bewegungsempfindungen	224
I. Allgemeines	224
II. Muskelgefühl	224
III. Empfindung passiver Bewegungen. Reflexe auf passive Bewegungen. Nystagmus. Schwindel	225
IV. Vestibularapparat	226
Reflexe	226
a. Bewegungsreflexe	227
b. Reflexe der Lage	228
2. Analyse der Labyrinthfunktion	229
a. Anatomie der Bogengänge	229
b. Folgen der Ausschaltung der Bogengänge	229
c. Reizung der Bogengänge	231
3. Bedeutung der Otolithen	233
4. Nervöse Verknüpfungen des Vestibularapparates	233

	Seite
G. Gehörorgan	233
I. Physikalische Vorbemerkungen	233
1. Äußeres Ohr	235
2. Mittleres Ohr	236
II. Schallwahrnehmung	238
III. Theorie der Gehörwahrnehmung	239
IV. Konsonanz und Dissonanz	240
V. An- und Abklingen der Töne	240
VI. Lokalisation des Schalles	240
VII. Subjektive und entotische Gehörswahrnehmungen	241
H. Gesichtssinn	241
I. Einleitung	241
II. Entstehung der Bilder im Auge	242
1. Physikalische Betrachtungen	242
a. Brechung an einer ebenen Fläche	242
b. Brechung an einer kugeligen Fläche	242
c. Brechung an zwei kugeligen Flächen	237
d. Brechung an drei kugeligen Flächen	250
2. Konstanten des Auges	252
a. Brechungsindizes	252
b. Radien der brechenden Flächen	253
c. Abstände der brechenden Flächen	253
3. Schematisches und reduziertes Auge	253
a. schematisches Auge	254
b. reduziertes Auge	255
4. Refraktion des Auges	255
5. Katoptrische Erscheinungen am Auge	256
6. Akkomodation des Auges	257
a. Nahepunkt	257
b. Veränderungen des Auges bei der Akkomodation	258
c. Mechanismus der Akkomodation	260
7. Iris und Pupille	261
8. Augenleuchten und Augenspiegel	263
9. Auflösungsvermögen des Auges und Sehschärfe	264
10. Unvollkommenheiten des dioptrischen Apparates des Auges	267
a. Chromatische Aberration	267
b. Monochromatische Aberration	267
c. Astigmatismus	267
III. Erregung der Licht- und Farbenempfindung	268
1. Ort der Erregung	268
2. Veränderungen der Netzhaut durch Licht	268
a. Veränderungen der Farbe	268
b. Chemische Änderungen der Netzhaut	269
c. Morphologische Veränderungen	269
d. Galvanische Vorgänge	269
3. Lichtempfindungen	269
a. Helligkeitsempfindung	270
b. Farbenempfindungen	271
1. Begriff und Grenzen	271
2. Farbmischung	272
α . Mischung zweier Farben	272
β . Mischung dreier oder mehrerer Lichter	273

	Seite
3. Einflüsse auf die Farbenempfindung	273
4. Farbenblindheit	275
5. Farbenschwäche	276
c. Theorie der Gesichtsempfindungen	276
1. Dreifarbentheorie v. Young-Helmholtz	276
2. Herings Theorie der Gegenfarben	277
IV. Wahrnehmung der Gegenstände	279
1. Uniokulares Gesichtsfeld	279
2. Irradiation	280
3. Entoptische Erscheinungen	280
V. Augenbewegungen	281
VI. Binokulares Sehen	284
1. Sensorische Korrespondenz der Netzhäute	284
2. Lage der identischen Punkte	285
3. Horopter	285
4. Binokulare Projektion	286
4. Wahrnehmungen der Tiefendimension	287
VII. Lichtempfindungen infolge nicht optischer Reize	288
VIII. Subjektive Erscheinungen	289
IX. Augenmass	289
1. Schätzung der Größe und Entfernung	289
2. Schätzung der Dimensionen und Winkel in der Ebene	290
X. Ernährung und Zirkulation des Auges	291
XI. Schutzapparate des Auges	291
1. Lider	291
2. Tränenapparat	292

IX. Kapitel.

Tierische Wärme	294
I. Temperatur des Körpers	294
II. Einflüsse auf die Temperatur des Körpers	294
III. Grösse der Wärmeerzeugung	295
IV. Wärmeblanz des Körpers	295
V. Temperaturregulierung	296
VI. Temperaturgrenze des Lebens	298
Sachregister	299

I. Kapitel.

Allgemeines.

A. Einleitung.

Die Aufgabe der Physiologie besteht in der Erforschung der Lebenserscheinungen. Eine allgemeine Definition des Begriffes Leben zu geben, ist zurzeit nicht möglich. Dazu wird die Wissenschaft erst in der Lage sein, wenn die Lebenserscheinungen zurückgeführt sind auf die Mechanik von Molekülen und Atomen.

Die ältere Physiologie witterte in dem geheimnisvollen Getriebe eines lebendigen Organismus das Walten einer Kraft sui generis, der „Lebenskraft“. Heute ist dieser Standpunkt überwunden; niemand glaubt, daß es sich im Ablauf der Bewegungen, die man als Leben bezeichnet, um Erscheinungen handle, für welche das Kausalitätsgesetz keine Gültigkeit hat. Dieser Standpunkt hat sich als äußerst fruchtbar erwiesen. Denn so lange die Lebenskraft die Organismen bewegte, stand die physiologische Forschung still, als aber die Kräfte der unbelebten Natur als Grund für das Leben gesucht wurden, begann die Forschung sich zu beleben. Sie vollzieht sich daher unter der Voraussetzung, daß das Gesetz von der Erhaltung der Masse, also des Stoffes, und die Energiegesetze, der erste und zweite Hauptsatz der Thermodynamik, auch in den lebenden Organismen gilt. In diesem Rahmen sind bereits wichtige Erkenntnisse gewonnen worden.

Das Leben tritt uns in den mannigfachsten Gestalten entgegen. Die zahllosen Formen des Pflanzenreiches und Tierreiches wechseln von scheinbar sehr einfachen zu sehr verwickelt gebauten Lebewesen. Die einfachste Form, in welcher das Leben auftritt, nennt man Zelle.

Aus Zellen oder ihren Abkömmlingen setzen sich alle Lebewesen zusammen, sie sind Einzelzellen oder Zellstaaten. Ein grundsätzlicher Unterschied zwischen der Physiologie der Zelle und der des Zellstaates besteht daher nicht. Die Zelle hat man auch als Elementarorganismus bezeichnet, weil sie in elementarer Form alle Lebenserscheinungen aufweist.

Unsere Hauptaufmerksamkeit beanspruchen die Zellstaaten der höheren Säugetiere. Wenn wir aber ihre Leistungen analysieren, so kommen wir ohne die Kenntnis der physiologischen Eigenschaften ihrer Komponenten, der Zellen, nicht aus. Sie sind daher kurz zu erörtern. Die anatomischen Eigenschaften der Zellen können hier nicht besprochen werden, hierüber geben die Lehrbücher der Histologie Aufschluß.

B. Physiologie des Elementarorganismus.

I. Assimilation und Dissimilation.

Alle lebenden Zellen verbrauchen dauernd Stoffe und müssen daher, wenn nicht ein Schwund der Zelle eintreten soll, dauernd Ersatz für die verbrauchten Stoffe beschaffen. Es sind deshalb für das Leben der Zelle zwei antagonistische Prozesse charakteristisch, ein Abbauprozess und ein Aufbauprozess. Man hat sie als Dissimilation und Assimilation bezeichnet. Von dem gegenseitigen Verhältnis dieser beiden Vorgänge hängt die Wertigkeit der Zelle ab. Überwiegt die Dissimilation, so wird der Zellbestand geringer, halten sich beide Prozesse das Gleichgewicht, so bleibt er unverändert, überwiegt die Assimilation, so nimmt der Zellbestand zu.

Über die Natur dieser Prozesse selbst sind die Kenntnisse gering, man kennt aber vielfach die Endresultate der Vorgänge, so die Aufbauprodukte und die Abbauprodukte, vielfach sind auch die Energieformen bekannt, denen die Prozesse ihren Ablauf verdanken oder die bei den Vorgängen frei zutage treten. Das Folgende wird hierüber Aufschluß geben.

1. Assimilation.

Die Mehrzahl der Prozesse, welche zum Aufbau derjenigen Stoffe führen, aus deren Zersetzung die Energie für die Lebenserscheinungen kommt, ist dem Auge verborgen. Dagegen kennen wir für viele Assimilationsvorgänge das Endresultat derselben und bei einigen auch Zwischenstufen.

Am längsten bekannt und eingehend untersucht sind die Assimilationen in den Chlorophyllkörnern der Pflanze. Hier entsteht die Stärke. Der Kohlenstoff des Stärkemoleküls entstammt der Kohlensäure der Atmosphäre. Diese wird in den Chlorophyllkörnern gespalten. Aus dem Kohlendioxyd wird nach *v. Bayer* und *Willstätter* durch Reduktion Formaldehyd, HCOH , aus diesem durch Polymerisierung Stärke, der überschüssige Sauerstoff wird an die Atmosphäre abgegeben. Die Energie, welche diese Synthese ermöglicht, stammt nicht aus der Pflanze, sie liegt in der Sonnenstrahlung. Das geht daraus hervor, daß die Stärkebildung nur im Sonnenlichte eintritt.

Aus der Stärke entstehen in der Pflanzenzelle die Fette.

Auch die Eiweißstoffe werden durch einen Assimilationsprozess in der Pflanze gebildet. Hierzu entnimmt die Pflanze aus dem Boden den Stickstoff in Form von Nitriten, Nitraten und Ammoniumverbindungen, den Schwefel in Form von Sulfaten und den Phosphor in Form von Phosphaten. Der Assimilationsvorgang, der zum Eiweiß führt, kann sich ohne Einwirkung des Lichtes vollziehen, Voraussetzung ist dabei aber, daß Stärke in reichlicher Menge vorhanden ist. Sie bildet die Energiequelle für die Reduktion der Nitrate und Sulfate zur Eiweißsynthese, also beruht auch diese schließlich auf der Sonnenenergie. Außerdem gibt es auch niedrigere Organismen, welche den Stickstoff der Luft assimilieren können, sie gehören den Mikroben an.

Diese Assimilationsvorgänge in den Pflanzenzellen sind gebunden an die Gegenwart gewisser Metalle (Eisen, Kalzium, Kalium und Magnesium) und Metalloide (Stickstoff, Schwefel, Phosphor, Chlor).

Auch in den Zellen des Tierkörpers und der chromophyllfreien Pflanzen finden vielfach Assimilationen statt. Sie sind aber nicht mit anorganischen

Verbindungen als Ausgangsmaterial möglich, sondern bedürfen kompliziert gebauter organischer Stoffe. Wie bei der Pflanzenzelle ist auch für die Tierzelle die Gegenwart bestimmter Metalle und Metalloide unbedingt nötig. Außer den oben genannten gehört hierzu bei den meisten Tieren in erster Linie das Natrium (s. Biochemie, S. 278).

2. Dissimilation.

Die Assimilationsprozesse schaffen ein sehr kompliziert gebautes Material unter Einwirkung von freier Energie, wie die Bildung der Stärke lehrt. Diese Energie ist daher in den Molekülen aufgespeichert: potentielle Energie. Sie wird wieder in kinetische Energie und Wärme verwandelt, wenn die Bedingungen für die Zersetzung gegeben sind. Im Tierkörper geschieht dies unter Einwirkung des Sauerstoffes, durch Oxydationen. Ihnen fallen schließlich die organischen Stoffe des Tierkörpers anheim. Die Endprodukte, welche hierbei entstehen, sind einfache Verbindungen, wie Kohlensäure und Wasser aus Stärke und Fetten, aus Eiweißstoffen entstehen einfache Stickstoff-, Schwefel- und Phosphorverbindungen (s. Biochemie). Derartige Prozesse wirken auch in Pflanzenzellen, wenn in ihnen Energie erzeugt wird.

Außer Oxydationsvorgängen spielen sich im Tierkörper wie im Pflanzenkörper zahlreiche Spaltungsvorgänge ab, hierher gehört z. B. die Verwandlung der Stärke oder des Glykogens in Zucker beim Transport im Pflanzen- oder Tierkörper. Auch viele Prozesse, die in ihrem Wesen noch nicht erkannt sind, liefern kinetische Energie durch Spaltung, z. B. Muskelaktionen im Vakuum.

Es gibt Organismen, welche lange Zeit ohne Sauerstoff Energie produzieren können; man bezeichnet sie als anaerobe Organismen. Sie erreichen diese Energieproduktion durch Spaltung. So spaltet z. B. der Hefepilz den Traubenzucker in Kohlensäure und Alkohol, der Spulwurm das Glykogen in Kohlensäure und Valeriansäure. (Vgl. die anaerobe Bildung der Milchsäure im Muskel!)

Aus dem Gesagten geht hervor, daß zwischen den grünen Pflanzen und den Tieren ein Antagonismus besteht. Die Pflanze baut komplizierte Verbindungen unter Einwirkung der Sonnenstrahlung aus einfachen auf, bindet den Kohlenstoff der Kohlensäure und gibt den Sauerstoff ab; das Tier zerstört unter Sauerstoffaufnahme diese Verbindungen, erzeugt dabei kinetische Energie und Wärme, oxydiert den gebundenen Kohlenstoff zu Kohlensäure. Die Pflanze ist also überwiegend eine Assimilationsmaschine, das Tier eine Dissimilationsmaschine. Die Dissimilationsprodukte des Tieres werden von der Pflanze wieder assimiliert, die Assimilationsprodukte der Pflanze vom Tier dissimiliert. Die folgende Gegenüberstellung erläutert dies.

Tier		Pflanze	
Aufgenommene Stoffe	Ausgegebene Stoffe	Aufgenommene Stoffe	Assimilierte und ausgegebene Stoffe
Sauerstoff	Kohlensäure	Kohlensäure	Sauerstoff (ausgegeben)
Eiweißstoffe	Amide, Ammoniumverbindungen	Ammoniumverbindungen	Eiweißstoffe
Kohlehydrate			Kohlehydrate
Fette			Fette
Salze	Salze	Salze	Salze
Wasser	Wasser	Wasser	Wasser

} assimiliert

Die Ausführungen ergeben, daß durch den Organismus ein Strom von Materie sich ergießt. Stoffe werden aufgenommen und in anderer Form abgegeben oder assimiliert. Es müssen also Möglichkeiten für beide Vorgänge, Aufnahme wie Abgabe von Stoffen, vorhanden sein.

II. Aufnahme und Abgabe von Stoffen.

1. Stoffaufnahme.

Die Stoffaufnahme erfolgt bei den Elementarorganisationen selbstverständlich von der Zelloberfläche her. Organismen, welche aus Zellverbänden zusammengesetzt sind, haben besondere Transporteinrichtungen, durch welche die aufzunehmenden Stoffe zu den Zellen gebracht werden. Diese Stoffe sind wie aus der obigen Zusammenstellung hervorgeht, teils gasförmig, teils flüssig oder gelöst, teils fest.

Die Aufnahme fester Stoffe ist nur bei Zellen möglich, welche keine feste Umhüllung haben. Sie geschieht, indem Fortsätze der Zelle die Nahrungspartikel umfließen und in ihren Leib aufnehmen. Für den Mediziner ist diese Art der Stoffaufnahme am bekanntesten als Phagozytose, d. i. die Aufnahme von kleinen Körpern, wie z. B. Bakterien durch die farblosen Blutkörper.

Eine große Rolle für die Zellen spielt die Aufnahme flüssiger und gelöster Stoffe. Die Kräfte, welche diese Aufnahme bewirken, kennen wir vielfach nicht. Es zeigt sich aber die Wirksamkeit von osmotischen Kräften, von Oberflächenkräften sowie von kolloidchemischen Kräften, aber im allgemeinen kann man sagen, daß die Zellen gegenüber gelösten Stoffen ein Auswahlvermögen zeigen, welches durch die Wirkung bekannter Kräfte bisher nicht erklärt werden kann. Aus Lösungen verschiedener Stoffe nimmt die Zelle, unabhängig vom osmotischen Druck diejenigen Stoffe auf, welche ihrem Haushalte dienen. Auch werden diese Stoffe nicht in beliebigen Mengen einverleibt, sondern nur bis zu einem gewissen Konzentrationsmaximum, das vollkommen unabhängig ist von der Konzentration im umgebenden Milieu.

Von der Aufnahme gasförmiger Stoffe durch einzelne Zellen wissen wir wenig.

2. Umwandlung aufgenommener Stoffe.

Die aufgenommenen Stoffe erfahren in den Zellen häufig eine Umwandlung, weil sie in ursprünglicher Form nicht verwendet werden können. Diese Vorgänge, die teils (bei den Zellstaaten) in besonderen Hohlräumen des Körpers, teils (bei den Elementarorganismen) im Zelleibe sich abspielen, bestehen in der Lösung fester Stoffe und in der Umwandlung kolloidaler Körper in Kristalloide. Sie geschehen meist unter der Wirkung von Enzymen oder Fermenten, das sind Stoffe, welche Reaktionen einleiten, ohne daß sie durch die Reaktion verbraucht werden. Sie erscheinen also immer wieder unter den Endprodukten der Reaktion. Die Wirkung dieser Enzyme besteht zum Teil in einer Spaltung des Stoffes unter Wasseraufnahme: „hydrolytische Spaltung“ nach *Hermann*.

Es kommen aber auch andere Spaltungen des Moleküles vor, die teils auf einer einfachen Zerlegung des Moleküls in zwei Komponenten, deren Atomzahl gleich der des Ausgangsmaterials ist, beruhen, teils auf einer gleich-

zeitig oxydierenden und reduzierenden Spaltung, teils in wirklicher Oxydation (s. Biochemie).

Wir sehen also, daß durch die Fermente dem Organismus lösliche Stoffe zugeführt werden, die assimilations- oder dissimilationsfähiges Material darstellen. Andererseits sehen wir die Fermente bei den Dissimilationsprozessen eine Rolle spielen.

In der neueren Zeit mehren sich die Beobachtungen, daß es auch Enzyme gibt, welche aus einfachen Verbindungen kompliziertere aufbauen. Diese Synthese durch Fermente könnte für die Vorgänge der Assimilation von höchster Bedeutung sein.

3. Stoffabgabe.

Die Stoffabgabe der Zellen ist sehr mannigfaltig gestaltet. Unbedingt nötig ist es, daß die Endprodukte der Dissimilationsprozesse aus dem Zellkörper entfernt werden, weil sie die Lebenstätigkeit der Zelle lähmen. Die Ausscheidung geschieht für feste und gelöste Stoffe nach denselben Grundsätzen wie die Stoffaufnahme.

Bei den Zellstaaten spielen sich die Vorbereitungen der Stoffe für die Aufnahme in die Zellen vielfach in besonderen Hohlräumen ab, in welche Säfte ergossen werden, die Fermente enthalten. Auch gibt es im Innern des Zellstaates Organe, welche Stoffe, Hormone genannt, erzeugen, die mit den Säften des Körpers in alle Provinzen desselben gelangen. Man bezeichnet alle diese Absonderungsvorgänge als Sekretion und unterscheidet dementsprechend eine äußere und innere Sekretion.

4. Rückblick.

Blicken wir zurück auf das Gesagte, so leuchtet als Kernpunkt des Ganzen heraus, daß in den Lebewesen sich zwei Vorgänge abspielen, der eine ein Aufbauprozeß, bei welchem Energie gebunden wird, der zweite ein Abbauprozeß, bei welchem potentielle Energie in Arbeit und Wärme verwandelt wird. Die Formen, in denen diese kinetische Energie sich äußert, sollen im folgenden betrachtet werden. Hierfür kommen natürlich beide Reiche lebender Wesen, Tiere und Pflanzen, in Frage. Naturgemäß liegt bei den folgenden Betrachtungen das Schwergewicht auf den höheren Formen des Tierreiches. Die hier auftretenden Energieformen werden eingehender erörtert werden. Sie sind Massenbewegungen des Körpers und seiner Teile, wie Muskelbewegung, Protoplasma- und Flimmerbewegung, Wärme, Elektrizität, Licht, Wachstum. Hierüber siehe die betreffenden Kapitel!

III. Reize.

Sowohl der Dissimilationsvorgang als auch die Assimilation können durch äußere Einwirkungen beeinflusst werden. Diese nennt man Reize. Man unterscheidet also dissimilatorische und assimilatorische Reize.

1. Dissimilatorische Reize.

Jedes lebende Gebilde zeigt, auch wenn es nicht tätig ist, dauernd dissimilatorische Prozesse. Die Bedingungen für das Auftreten derselben kennen wir zurzeit nicht. Man könnte sie als innere dissimilatorische Reize unbekannter Natur bezeichnen.

Auf diese ebenso wie auf alle anderen Dissimilationsprozesse hat die Temperatur einen sehr bedeutenden Einfluß. Sie wirkt in demselben Maße beschleunigend wie auf chemische Prozesse. Zwischen dem Steigen des Dissimilationsprozesses und der Steigerung der Temperatur besteht die Beziehung, daß Temperaturerhöhungen von 10° die Dissimilation auf das Doppelte bis Dreifache erhöhen. Man nennt diese Gesetzmäßigkeit die Reaktionsgeschwindigkeits-Temperaturregel (RGT-Regel). Die folgende Tabelle illustriert das Gesagte. Sie enthält als Maßstab für die Dissimilation die Kohlensäureabgabe (in Milligrammen) von Lupinenkeimen, Weizenkeimen und Syringenblüten für eine Stunde bei der bezeichneten Temperatur t.

t	Lupinenkeime	Weizenkeime	Syringenblüten
0°	7,27	10,14	11,60
10°	18,11	28,95	30,00
20°	43,55	61,80	78,85

Man sieht, daß in der Tat die Kohlensäureerzeugung etwa um das Zweieinhalbfache steigt, wenn die Temperatur um 10° erhöht wird. Von der Regel gibt es aber viele Ausnahmen.

Über die Natur dieser während des ganzen Lebens wirkenden inneren dissimilatorischen Reize wissen wir nichts, ihre Wirkung kann aber an der Quantität des Stoffumsatzes gemessen werden.

Von diesen Reizen unterscheiden sich diejenigen, welche das lebende Gebilde zur Erzeugung seiner spezifischen Energie veranlassen. So gerät die Muskulatur auf Reize in Kontraktionszustand, das Leuchtorgan erzeugt Licht usw. Auch diese Reize erzeugen Stoffverbrauch, sind also dissimilatorisch. Die Temperatur hat auf diese Reizwirkungen den beschriebenen Einfluß.

Die Reizwirkung ist dadurch charakterisiert, daß die Energiemenge, welche infolge der Reizung frei wird, sehr groß ist im Vergleich zu dem Energiequantum des Reizes. So kann man durch einen schwachen Schlag gegen einen Nerven den zugehörigen Muskel zur Kontraktion bringen und ihn dabei ein Gewicht von mehreren Kilogramm heben lassen.

Derartige Prozesse bezeichnet man als Auslösungsprozesse. Ein analoger Vorgang ist z. B. die Auslösung der Explosion eines Pulvervorrates durch einen Funken. Auch hier ist die Ursache an Energiegehalt minimal gegenüber der freiwerdenden lebendigen Kraft.

Im übrigen gleicht der Vorgang vielleicht dem Reizvorgange nicht. Bei der Explosion wird das gesamte explosible Material verbraucht. Für die lebenden Gebilde ist das nicht sicher nachgewiesen. Man ist hier imstande, den Reizeffekt nach der Reizstärke abzustufen. Allerdings fehlt es nicht an Stimmen, welche das bestreiten und behaupten, daß auf jeden Reiz hin die gesamte verfügbare Energie des gereizten Organes frei werde (Alles- oder Nichts-Gesetz). Die Schwierigkeit, zwischen diesen beiden Anschauungen zu entscheiden, liegt darin, daß die meisten lebenden reizbaren Gebilde aus zahlreichen Einheiten bestehen. Somit ist die Möglichkeit gegeben, daß mit der Verstärkung des Reizes die Zahl der gereizten Einheiten und damit der Reizeffekt wächst.

Für die meisten lebenden Objekte hat sich zeigen lassen, daß nach dem

Reiz für eine bestimmte Zeit die Anspruchsfähigkeit für einen zweiten Reiz erloschen ist. Man nennt diese Zeit der Unempfänglichkeit für Reize die Refraktärzeit oder refraktäre Periode.

Bei vielen lebenden Organisationen hinterläßt ein Reiz eine Zeitlang für den folgenden eine größere Anspruchsfähigkeit: die Erregbarkeit wird erhöht. Das zeigt sich z. B. darin, daß der zweite Reiz, wenn er gleich stark ist, größere Wirkung hat, als der erste, oder darin, daß eine Reihe einzeln unwirksamer Reize eine Wirkung ausübt. Man bezeichnet diese Erscheinung als Summation der Reize.

Wird die künstliche oder natürliche Reizung zu lange fortgesetzt, so nehmen die Wirkungen der Reize ab, es tritt Ermüdung ein, der schließlich ein völliges Versagen gegen den Reiz, die Lähmung, folgt. Die Ermüdung wird durch den Verbrauch des energiegebenden Materiales oder auch durch die Anhäufung gewisser Stoffe bedingt, deren Wegschaffung oder Umwandlung sie wieder beseitigen kann. Das ermüdete Gebilde erholt sich dabei wieder, wenn es eine Zeitlang nicht gereizt wird. Wenn die Reize sich in Zeitabständen folgen, die für die Erholung genügen, so tritt keine Ermüdung ein. Lähmung kann man auch durch die Einwirkung einer ganzen Anzahl von Stoffen erzeugen, z. B. Kohlensäure, Chloroform, Morphin. Man nennt diese Stoffe Narkotika. Das mildeste Narkotikum ist die Kohlensäure. Ihre Wirkung ertragen Frösche mehrere Tage, während die übrigen Narkotika bei langer Einwirkung töten. Der Narkose, Lähmung durch Narkotika, geht eine kurze Erregung voraus, nach deren Aufhören die Lebenserscheinungen erlöschen.

Arten der Reize.

Man hat natürliche und künstliche Reize oder adaequate und inadaequate Reize zu unterscheiden.

1. Natürliche Reize.

Über das Wesen der natürlichen Reize sind wir nur zum Teil unterrichtet. Die Energieformen, welche die Sinnesorgane erregen, kennen wir, es sind Licht, Schall, Wärme, Druck, bei Geruch und Geschmack vielleicht chemische Affinität.

Eine zweite Art von natürlichen Reizen wirkt in den Zellen selbst und entsteht in ihnen, man nennt sie deshalb automatische Reize. So kann die Atemmuskulatur periodisch in Tätigkeit gesetzt werden durch den Reiz der Kohlensäure in den Zellen des zentralen Apparates für die Atmung; der Herzschlag erfolgt ebenfalls automatisch, die Reizursachen hierfür sind nicht bekannt. Vielleicht handelt es sich um Produkte des Stoffwechsels, die erregend wirken.

Zu den adaequaten Reizen gehören auch die Vorgänge, welche in einem ausgedehnten Gebilde die Erregung von Ort zu Ort übertragen, d. h. die Vorgänge der Erregungsleitung (s. S. 12ff.).

Es gibt auch Reize, welche die Lebenserscheinungen hemmen. Hierher gehört z. B. die Wirkung der Reizung des Herzvagus, welche die Zahl der Herzkontraktionen in der Zeiteinheit verringert (s. S. 92). Analoges findet man in der Innervation des Darmes (s. S. 128).

Ganz dunkel sind die willkürlichen Reize, welche den Muskelelregungen zugrunde liegen.

2. Künstliche Reize.

Künstliche Reizung lebender Zellen kann man durch Chemikalien, durch osmotische Vorgänge, durch mechanische Wirkungen wie Druck, Zug, durch Temperaturänderungen, durch Elektrizität und durch Strahlen verschiedener Art bewirken. Man unterscheidet daher chemische, osmotische, mechanische, thermische, elektrische und aktinische Reize. Diese Einwirkungen erzeugen an den Lebewesen die für jede Organisation spezifische Form von kinetischer Energie. Hierauf ist in den einzelnen Kapiteln, welche sich mit den reizbaren Gebilden befassen, näher einzugehen.

Wenn die Reize auf reizbare Organe einwirken, so antwortet jedes Organ in seiner Sprache: der Muskel durch Kontraktion, das Leuchtorgan durch Erzeugung von Licht usw.; wenn aber der Reiz auf ein ganzes Lebewesen wirkt, so sieht man vielfach komplexe Reaktionen auf die Reizung hin. Man bezeichnet diese als taktische Erscheinungen. Sie finden sich bis zu den niedersten Formen von Lebewesen.

Chemotaxis. Gewisse chemische Stoffe üben auf Lebewesen einen anziehenden, andere einen abstoßenden Einfluß aus. Oft wirken Konzentrationsunterschiede ähnlich antagonistisch. Man nennt diese Erscheinung Chemotaxis und entsprechend positive oder negative Chemotaxis.

Verdünnte Lösungen von Apfelsäure (0,001 bis 0,05%) ziehen die Spermatozoen des Farnes an, ebenso wirkt Sauerstoff auf gewisse Bakterien und zahlreiche Protozoen. Von dünnen Säurelösungen wird *Paramecium* angezogen, von stärkeren abgestoßen. Die weißen Blutkörper werden durch Bakterien angezogen, sie wandern z. B. in ein Röhrchen, das abgetötete Eitererreger enthält, hinein, wenn es in die Bauchhöhle gebracht wird, nicht aber in ein Röhrchen mit indifferentem Inhalt.

Geotaxis. Auch die Schwere übt einen richtenden Einfluß auf die Bewegung mancher freibeweglichen Organismen aus. So folgt *Paramecium* dem Einfluß der Schwere durch Sinken im Wasser, wenn das Tier kühl gehalten oder schlecht ernährt wird, dagegen steigt es im Wasser bei höherer Temperatur oder reichlicher Ernährung empor: positive bzw. negative Geotaxis.

Rheotaxis. Viele Elementarorganismen werden durch strömende Bewegung ihres Milieus zu bestimmten Lokomotionen angeregt. In elementarer Form zeigt sich negative Rheotaxis, Schwimmen gegen den Strom, bei Spermatozoen sowie bei *Aethalium septicum*, welche sich beide entgegen der Strömung bewegen.

Thigmotaxis. Thigmotaxis nennt man Reaktionen auf Berührung. Spermatozoen der Kitchenschabe und des Frosches haften an festen Körpern, letztere zwängen sich in Risse und Spalten ein. Analog verhalten sich viele Protozoen.

Phototaxis. Durch Licht werden viele Lebewesen zu Ortsveränderungen veranlaßt. So ist *Bacterium photometricum* positiv phototaktisch für ultrarote und orangefarbene wie gelbe Strahlen.

Thermotaxis. *Paramecium aurelia* meidet Temperaturen über 24 bis 28° C, ist also dafür negativ thermotaktisch, für tiefere Temperaturen dagegen positiv thermotaktisch.

Galvanotaxis. Viele Amöben, Bakterien, Wimperinfusorien sammeln sich bei Durchströmung ihres Milieus an der Kathode, andere Infusorien wie Ziliaten und Bakterien dagegen an der Anode.

Taktische Erscheinungen bei höheren Tieren. Auch bei höher organisierten Tieren findet man taktische Reizwirkungen. Sie stellen hier natürlich komplexe Handlungen dar, die einer Analyse vielfach zugänglich sind. Aus der Fülle von Erscheinungen seien einige Beispiele erwähnt: Auffinden der Spur durch chemotaktische Reizung bei Hunden, Ameisen und anderen Tieren, Galvanotaxis der Froschlarven, welche sich bei Durchströmung mit dem Kopfe gegen die Anode stellen.

2. Assimilatorische Reize.

Die Wirkung assimilatorischer Reize ist ein sehr dunkles Gebiet. Wir wissen nicht, ob etwa Vermehrung des Körperbestandes, wie sie im Wachstum des Körpers und in der Aufspeicherung von Material in den Organen sich zeigt, auf Reize zurückzuführen ist. Ebenso wenig ist uns bekannt, warum Organe bei vermehrter Tätigkeit ihre Maße vergrößern, warum Verlust von Organsubstanz den Rest zur Neubildung anregt, wie wir es in höchstem Maße bei solchen Tieren sehen, welche ganze Organe und Glieder regenerieren können. Alle diese Vorgänge erfordern reichliche Assimilationsprozesse, deren Ursache unbekannt ist.

Dagegen sind wir unterrichtet über den Einfluß, welchen gewisse Energieformen auf die Richtung ausüben, in welcher sich das Wachstum des Körperbestandes zeigt. Man bezeichnet diese Erscheinungen als Tropismen.

Geotropismus nennt man den Einfluß der Schwerkraft auf die Wachstumsrichtungen von Pflanzen und festsitzenden Tieren. So wächst die Wurzel gegen den Erdmittelpunkt hin — positiver Geotropismus —, der Stengel vom Erdmittelpunkt weg — negativer Geotropismus —. Die Ursache liegt in der Schwere; denn auf der Zentrifugalmaschine wachsen die Wurzeln von der Drehaxe weg, die Stengel gegen die Drehaxe hin.

Thigmotropismus ist die Wirkung der Berührung mit festen Körpern auf das Wachstum. So krümmen sich die Ranken vieler Pflanzen, wenn sie mit festen Körpern in Berührung kommen, und umklammern diese schließlich oder heften sich in Unebenheiten.

Rheotropismus, Wachstum gegen die Richtung einer Wasserströmung, zeigen die Wurzeln vieler Pflanzen, welche gegen die Stromrichtung wachsen.

Heliotropismus findet man bei sehr vielen Pflanzen, indem sie nach der Seite des Lichtes sich stärker entwickeln. Viele Pflanzen kehren ihre Blüte stets der Sonne zu, so ist z. B. die Blüte der Narzisse infolge einer Torsion des Stieles den ganzen Tag der Sonne zugewandt.

Galvanotropismus zeigt sich an vielen Wurzeln, welche ihre Spitze in der Richtung des Stromes krümmen.

Alle diese Erscheinungen weisen darauf hin, daß die genannten Energieformen auf den Ort der Assimilationsvorgänge von Einfluß sind. Daß sie etwa selber die Assimilation anregen, ist damit natürlich nicht gesagt.

IV. Altern und Tod.

Aller Organisation ist eine zeitliche Schranke für ihr Leben gesetzt. Der Bestand des Körpers nimmt bis zu einer gewissen Altersgrenze zu. Beim Menschen ist das Wachstum zwischen dem 18. und 30. Jahre abgeschlossen. Dieser Zeitpunkt ist markiert durch den Durchbruch des Weisheitszahnes.

Danach zeigt sich eine Periode voller Entfaltung aller Körperfunktionen. Auf diese folgt die Zeit des Alterns, in welcher die Assimilationsprozesse geringer werden; das zeigt sich zuerst in schnellerer Ermüdbarkeit. Diese Abnahme schreitet fort bis zum Erlöschen der Assimilationen, dem Tode aus „Altersschwäche“.

Beim Menschen tritt diese Art des Absterbens wohl nur selten ein, meistens vernichten Krankheiten den Organismus.

Nach dem Tode dauern Dissimilationsprozesse noch an, sie führen schließlich zum Abbau einer Reihe von Stoffen: die Kohlehydrate werden zu Monosacchariden, die Eiweißstoffe zu Aminosäuren. Man bezeichnet diese Vorgänge als Autolyse oder Selbstverflüssigung. Ob sie mit den Dissimilationsvorgängen im Leben analog sind, ist nicht bewiesen.

Schließlich werden die komplizierten Verbindungen des Körpers durch Bakterienwirkung in ganz einfache chemische Stoffe übergeführt: Kohlenstoff und Wasserstoff erscheinen zum großen Teil als Kohlensäure und Wasser, Stickstoff als Nitrat, Schwefel als Schwefelwasserstoff und Sulfat, Phosphor als Phosphat. Von diesen Stoffen nährt sich die Pflanze, von der Pflanze wiederum das Tier. So vollzieht sich ein Kreislauf des Lebens, die Stoffe, welche einmal organisiert gewesen sind, können immer wieder in Organisationen eintreten, in diesem Sinne kann also jeder Organismus unsterblich sein.

Zahlreiche niedere Formen des Lebens können durch Eintrocknen in einen Zustand versetzt werden, in dem sie jahrelang lebensfähig bleiben, ohne daß sie Lebenserscheinungen aufweisen. Auf diese Weise können Wesen von sehr kurzer Lebensdauer selbst und damit ihre Art für lange Zeiten erhalten werden. Die höchsten Tierformen, bei denen dies beobachtet worden ist, sind Rotatorien (Rädertierchen) und Tardigraden (Bärentierchen).

V. Fortpflanzung.

Bei der zeitlichen Begrenztheit alles Lebendigen müßte das Leben aussterben, wenn nicht neues geschaffen würde. Früher hat man geglaubt, daß aus unbelebter Materie wie Schlamm u. dgl. neue niedere Lebewesen entstehen könnten (Urzeugung), während man für die höheren Tiere eine Zeugung aus lebenden Stoffen angenommen hat, welche nur von diesen erzeugt werden können. Heute kann man sagen, daß nicht eine einzige Tatsache bekannt ist, welche eine Urzeugung beweist, vielmehr entstehen lebende Wesen ausschließlich aus lebenden Wesen: *Omne vivum ex vivo*.

Die Vorgänge der Fortpflanzung bezeichnet man als Zeugung. Sie geschehen in der mannigfaltigsten Form, lassen sich aber im Grunde auf den Vorgang der Zellteilung zurückführen; denn alle Lebewesen entstehen schließlich durch Vermehrung einer einzigen Zelle.

Die morphologischen Vorgänge sind wohl untersucht; über die Kräfte, welche bei der Zeugung in der Zelle wirken, haben wir kaum eine Vorstellung. An dieser Stelle kann auf die morphologischen Vorgänge der Zellteilung, der Befruchtung und Entwicklung nicht eingegangen werden. Hierzu bedürfte es eines besonderen Lehrbuches, deren es bereits in großer Zahl gibt.

Was über die mechanischen Vorgänge bei der Zeugung der höheren Säugetiere zu sagen ist, findet sich in Kap. VI.

II. Kapitel.

Allgemeine Nervenphysiologie.

Bei den höheren Tieren und beim Menschen finden sich zahlreiche, anatomisch wohl charakterisierte Einrichtungen, welche den Verkehr des Individuums mit der Außenwelt vermitteln und die Tätigkeit der Organe des Tierkörpers miteinander verknüpfen. Grundsätzlich sind diese Vorrichtungen von gleichem Bau. Sie bestehen 1. aus einem Organ, das für spezifische Reize empfänglich ist: Sinnesorgan; 2. einem Organ, welchem die Erregungen des Sinnesorganes zugeleitet werden: Zentralorgan; 3. einem Organ, auf welches vom Zentralorgan Reize abfließen: Erfolgsorgan (wie Muskel, Leuchtorgan, elektrisches Organ, Drüse). Die Leitung der Reize zwischen diesen Mechanismen vermittelt 4. ein weiteres Organ: die Nervenfaser.

Wir beginnen unsere Betrachtung mit der Untersuchung des Leitungsorganes, der Nervenfaser.

A. Anatomische Eigenschaften der Nervenfasern.

Die Nervenfasern kommen im Körper nur an ihrem Ursprungs- und Endigungsorte isoliert vor, im übrigen Verlaufe sind sie zu Nervenstämmen vereinigt. Alle Nervenfasern bestehen aus einem zentralen Strang, dem Axenzylinder, in welchem Fasergebilde, die Fibrillen, verlaufen. Diese entspringen im Ursprungsorgan des Nerven und verlaufen ununterbrochen bis zum Endigungsorte. Der Axenzylinder kann umkleidet sein von der Markscheide, einer stark lichtbrechenden Substanz, welche ringförmige Unterbrechungen (*Ranvier*sche Schnürringe) zeigt. Solche Nerven nennt man markhaltig, im Gegensatz zu marklosen Nerven, welche der Markscheide entbehren; sie finden sich im Sympathikus und im Riechnerven, ferner am Ursprung und der Endigung aller Nervenfasern.

An den peripheren Nerven ist die Nervenfaser von einer strukturlosen Haut umkleidet, der *Schwann*schen Scheide, auf deren Innenfläche Kerne nachweisbar sind. Sie fehlt den Nerven der Zentralorgane.

Die physiologischen Eigenschaften der Nervenfasern sind trotz ihrer verschiedenen Struktur gleich. Wir können daraus schließen, daß der Axenzylinder mit seinen Fibrillen der Träger der Nerventätigkeit ist.

B. Physiologische Eigenschaften der Nervenfasern.

I. Allgemeine Eigenschaften der Nerven.

Der Mensch besitzt kein Organ, mit Hülfe dessen er die Tätigkeit eines Nerven unmittelbar wahrnehmen könnte. Die Erfahrung hat aber gelehrt,

daß gewisse Angriffe gegen den Nerven in den Organen, mit denen er verbunden ist, wahrnehmbare Wirkungen erzeugen. Man bezeichnet diese Eingriffe als Reize (s. S. 14ff.).

Der Erfolg einer Nervenreizung kann entweder in einer Empfindung bestehen oder in einer Bewegung, wie Muskelbewegung, Erzeugung von Elektrizität im elektrischen Organ, von Licht im Leuchtorgan, von chemischen Vorgängen in einer Drüse.

Unter natürlichen Bedingungen entstehen die Reize der ersten Art in den Sinnesorganen, von denen sie dem Zentralorgan zugeleitet werden. Deshalb bezeichnet man diese Nervenfasern als zentripetale oder afferente, oder sensible, oder auch als rezeptorische Nerven.

Umgekehrt entstehen die natürlichen Reize für die Nerven der zweiten Art im Zentralorgan und werden dem Erfolgsorgan zugeleitet. Man nennt diese Fasern zentrifugale oder efferente, oder motorische, oder auch effektorische Nerven.

Außer durch natürliche Reize ist jeder Nerv an jeder Stelle seines Verlaufes durch eine Reihe künstlich erzeugter Eingriffe reizbar. Diese bezeichnet man als künstliche Reize. Der Erfolg eines künstlichen Reizes ist genau der gleiche, wie wenn die gereizte Nervenfasern auf natürlichem Wege gereizt worden wäre. So hat Reizung eines afferenten Nerven einen Sinnesindruck zur Folge von derselben Qualität wie durch die natürliche Reizung des Sinnesorganes. Reizung eines motorischen Nerven erzeugt denselben Bewegungseffekt, gleichgültig ob sie natürlich oder künstlich ist. Man bezeichnet diese Unabänderlichkeit des Erfolges einer Nervenreizung als spezifische Energie der Nervenfasern.

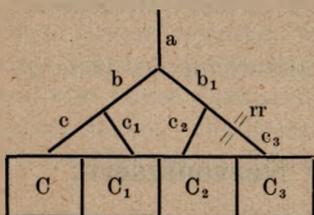


Abb. 1.

Wird eine Nervenfasern an beliebiger Stelle ihres Verlaufes durch Reizung in Tätigkeit versetzt, so pflanzt sich die Tätigkeit, Erregung genannt, in der Nervenfasern nach beiden Richtungen von der Reizstelle fort. Man bezeichnet diese Eigenschaft als doppelsinniges Leitungsvermögen der Nerven. Den Beweis für diese Eigenschaft haben Versuche am Zitterwels geliefert. Das elektrische Organ dieses Tieres wird von einer einzigen Nervenfasern 'a' versorgt, welche, vielfach sich verzweigend, die einzelnen Provinzen des Organes versorgt. Reizt man einen Nervenzweig 'c₃' bei 'rr', so entladet sich nicht nur die zugehörige Provinz 'C₃', sondern auch die Provinzen 'C', 'C₁', 'C₂', d. h. das ganze Organ. Die Erregung muß also vom gereizten Zweige 'c₃' zentrifugal laufend zur zugehörigen Provinz 'C₃', ferner zunächst bis zum Stamme 'b₁' zentripetal und von hier zentrifugal laufend auf 'C₂' und ebenso über 'b' auf 'c' und 'c₁' auf die übrigen Provinzen des Organes 'C' und 'C₁' abgeflossen sein. Am motorischen Nerven des Musculus gracilis des Frosches liegen analoge Verhältnisse vor. Reizt man eines der Versorgungsgebiete einer Nervenfasern, so treten auch die übrigen von ihr versorgten Gebiete in Tätigkeit.

Dagegen geht die Erregung niemals von einer Nervenfasern auf eine andere desselben Stammes über: Prinzip der isolierten Leitung. Wenn diese Isolierung nicht existierte, so wäre die Lokalisierung von Empfindungen unmöglich, ebenso jede Auswahl in der Innervation einzelner Teile eines mo-

torischen Gebildes. Vielmehr würde bei Reizung einer Faser jedesmal das ganze Versorgungsgebiet des Nervenstammes in Tätigkeit treten. Die Zweckmäßigkeit der isolierten Leitung leuchtet somit ein.

Daß die Nervenfasern ein Organ ist und nicht vergleichbar einem Draht in einer elektrischen Leitung, geht unter anderem auch daraus hervor, daß die Erregung nur am unversehrten Nerven sich fortpflanzt. Zerstörte Nervenstücke, auch wenn sie den äußeren Zusammenhang nicht unterbrechen, leiten weder die Erregung weiter noch sind sie reizbar. Anatomische Unversehrtheit ist daher eine Grundbedingung für die Nervenleitung.

II. Geschwindigkeit der Nervenleitung.

Die Nervenleitung pflanzt sich in den Nerven der verschiedenen Tiere mit sehr verschiedener Geschwindigkeit fort. Sie ist zuerst am N. ischiadicus des Frosches gemessen worden. Hier ist sie bei Zimmertemperatur von derselben Größenordnung wie die Geschwindigkeit der Schnellzüge oder des schnellsten Vogelfluges, nämlich etwa 27 m in der Sekunde. An motorischen Nerven des Menschen ist sie 34 bis 69 m. Viel geringer ist sie vielfach an marklosen Nerven glatter Muskeln, z. B. kann sie an Cephalopodennerven nur 0,4 m betragen. Allgemein kann man sagen, daß die Leitungsgeschwindigkeit um so größer ist, je kürzer die Kontraktion des innervierten Muskels dauert. Vergleiche die nachstehende Tabelle!

Tierart	Muskel		Nerv, der ihn versorgt	
	Name des Muskels	Kontraktionsdauer in Sek.	Name seines Nerven	Leitungsgeschwindigkeit in m/Sek.
Frosch	Gastrocnemius	0,10	*Ischiadicus	27,00
Schlange	Hypoglossus	0,15	*Hypoglossus	14,00
Hummer	Adduktor der Schere	0,25	Ambulakralnerv	12,00
Krabbe	Adduktor der Schere	0,50	Ambulakralnerv	6,00
Hexenfisch	Retraktor	0,18	Mandibularnerv	4,50
Loligo	Mantelmuskel	0,20	Mantelnerv	4,50
Limulus	Adduktor der Schere	1,00	Ambulakralnerv	3,25
Hexenfisch	Kiemensackmuskel	0,45	Vagus	2,50
Oktopus	Mantelmuskel	0,50	Pallialnerv	2,00
Limax	Fußmantel	4,00	Pedalnerv	1,25
Pleurobranchaca	Fußmantel	10,00	Pedalnerv	0,75
Ariolimax	Fußmantel	20,00	Pedalnerv	0,40

Die mit * versehenen sind markhaltige Nerven, die übrigen marklose.

Die Stärke des Reizes scheint ohne Einfluß auf die Geschwindigkeit der Nervenleitung zu sein, einen mächtigen Einfluß hat aber, wie auf alle Lebensvorgänge, die Temperatur (s. S. 6). Am Froschnerven vermehrt eine Temperaturerhöhung von 10° die Leitungsgeschwindigkeit um 75%. Abkühlung setzt sie entsprechend herab.

III. Erregung der Nerven.

Zur Entscheidung, ob ein motorischer Nerv tätig ist oder nicht, hat man zwei Hilfsmittel. Einmal das Verhalten des Erfolgsorganes, seines Muskels, ferner die Untersuchung seiner elektrischen Eigenschaften.

Solange es an Hilfsmitteln fehlte, die elektrischen Eigenschaften direkt zu untersuchen, war die Muskelzuckung das einzige Mittel, um über den Erregungszustand des Nerven ins Klare zu kommen. Daher ist lange Zeit die Muskelzuckung der einzige Anzeiger von der Tätigkeit des Nerven gewesen. Man kann das Nerv-Muskelpreparat des Frosches geradezu als ein klassisches Objekt der Naturforschung über die Eigenschaften des Nerven bezeichnen. Freilich kann es nicht über die Eigenschaften des Nerven allein belehren, denn in seinen Reaktionen stecken gleichzeitig die Eigenschaften des Nerven und des Muskels. Diese Tatsache ist vielfach zum Schaden der Forschung nicht beachtet worden.

Der Nerv kann durch natürliche und durch künstliche Reize aus der Ruhe in den Zustand der Tätigkeit versetzt werden. Man bezeichnet den Tätigkeitszustand als Erregung des Nerven. Die natürlichen Reize für den Nerven, über deren Natur wir gar keine Kenntnisse haben, werden *adaequate*, die künstlichen Reize, deren es eine Reihe gibt, *inadaequate* Reize genannt. Wir betrachten zuerst die *inadaequaten* elektrischen Reize.

1. Elektrische Reizung der Nerven.

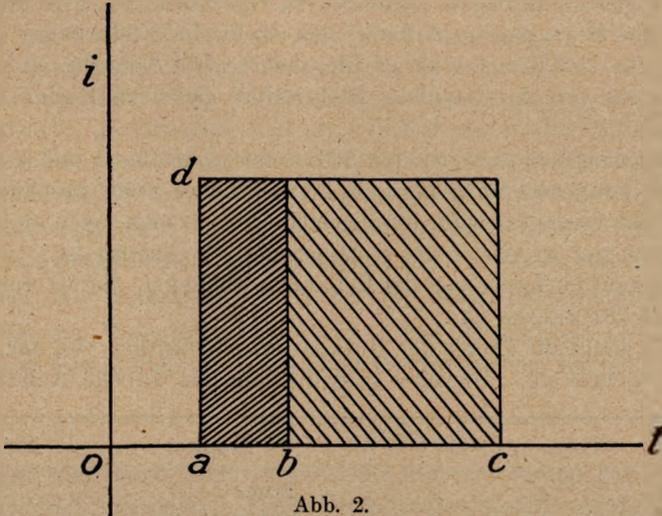
Das am meisten verwendete Reizmittel für den Nerven ist der elektrische Strom. Das ist berechtigt; denn kein anderes Reizmittel ist so unschädlich wie dieses und kein anderes so fein abstufbar. Der Strom wird in verschiedenen Weisen angewendet: einmal verwendet man den konstanten Strom, ferner Induktionsströme und Kondensatorentladungen.

Die Versuche der elektrischen Nervenreizung haben gezeigt, daß nicht der Strom an sich erregend wirkt, sondern die Veränderung der Stromdichte. Diese Änderung bedarf aber einer gewissen Geschwindigkeit. Folgende Versuche beweisen diesen Satz: Wenn ein motorischer Froschnerv von einem Strom durchflossen wird, dessen Stärke von unwirksamen Intensitäten anfangend sehr allmählich gesteigert wird, so tritt keine Erregung ein, so stark man den Strom auch mache („Hineinschleichen in den Strom“). Ebenso wenig wird der Nerv erregt, wenn man den Strom langsam wieder abschwächt („Herausschleichen aus dem Strom“). Dagegen bewirkt plötzlicher Stromschluß sehr lebhaftere Muskelzuckung, ebenso plötzliche Stromöffnung. Wie Schließung oder Öffnung eines Stromes wirkt Verstärkung oder Schwächung desselben. Besonders wirksame Reizmittel sind deshalb Induktionsströme, weil sie sehr schnell entstehen und vergehen. Bei den gebräuchlichen Induktionsapparaten wirkt der Öffnungsschlag stärker als der Schließungsschlag, weil der erstere die steiler erfolgende Stromschwankung darstellt.

Auf Grund dieser Erfahrungen ist das Erregungsgesetz von *du Bois-Reymond* entstanden. Es lautet: Nicht die Stromdichte¹⁾ an sich wirkt erregend auf den Nerven, sondern die Veränderung der Stromdichte von einem Augenblick zum andern, und zwar ist die erregende Wirkung des Stromes um so größer, je schneller die Änderung der Dichte bei gleicher Stromschwankung geschieht oder je größer die Dichtenänderung ist, die in gegebener Zeit vor sich geht.

¹⁾ Unter Stromdichte versteht man die Stromstärke der Querschnittseinheit. Sie ist also gleich dem Quotienten aus Intensität i und Querschnitt q also gleich $\frac{i}{q}$.

Dieses Gesetz hat Jahrzehnte hindurch gegolten und doch ist es streng genommen nicht einmal mit allen Tatsachen im Einklang, welche am Froschnervmuskelpräparat gewonnen sind, für welches das Gesetz aufgestellt worden ist. So hat man zeigen können, daß der erregende Strom eine bestimmte Zeit einwirken muß, um überhaupt erregend zu wirken (Zeitreize nach v. Kries). Diese Zeit nimmt mit abnehmender Stromstärke zu.



Die horizontale Linie repräsentiert Zeitwerte, die vertikale Stromintensitäten. Das schraffierte Feld charakterisiert also einen Strom, der momentan ansteigt und, nachdem er einige Zeit bestanden, momentan wieder abfällt.

Es spielen also bei der erregenden Wirkung des Stromes außer der Steilheit der Stromstärkeänderung noch andere Faktoren eine Rolle, vor allem die Stromdauer.

Für einen bestimmten Stromverlauf, z. B. für einen Strom, der momentan seine volle Höhe $a d$ erreicht und ebenso momentan wieder verschwindet, wie Abb. 2 darstellt, ist es für die erregende Wirkung gleichgültig, ob seine Dauer der Länge $a c$ oder der Länge $a b$ entspricht. Die erregende Wirkung ändert sich nicht, wenn man die Stromdauer von beliebiger Länge bis zur Dauer $a b$



Abb. 3.

verkürzt. Wird aber die Stromdauer geringer, als $a b$, so nimmt die Wirkung des Reizes ab. Es kommt also für die erregende Wirkung des Stromes nur die elektrische Energie zur Wirkung, welche seiner Dauer während der Zeit $a b$ entspricht: Nutzzeit von *Gildemeister*.

Die Nutzzeit ist von mehreren Faktoren abhängig. An ein und demselben Objekt wird sie durch den zeitlichen Verlauf des Stromstoßes beeinflusst. Die Abb. 3 zeigt die Form von Stromstößen gleicher maximaler Stromstärke,

aber verschiedenen zeitlichen Verlaufes, welche der Nutzzeit entsprechen. Die Flächen geben ein Maß für die Elektrizitätsmengen, welche in der Nutzzeit wirken. Wie man sieht, zeigt die eine Gruppe von Reizen a und b links oben eine Spitze, die zweite d und e an deren Stelle eine Abrundung, c steht in der Mitte. Die Nutzzeit ist also um so länger, je stumpfer diese Spitze ist. Weiter fällt auf, daß bei dem Stromstoß a die Hauptmenge der Elektrizität gleich im Beginn desselben bewegt wird, bei b ist dies weniger ausgesprochen, bei c gar nicht mehr, hier fließt die Elektrizität dauernd in gleicher Stärke, bei d und e ist es umgekehrt. Die Nutzzeit ist also um so kürzer, je mehr von der gesamten Elektrizität gleich zu Beginn ins Treffen rückt.

Von den langsam ansteigenden Stromstößen, welche d und e der Abb. 3 entsprechen, kann man im Beginn ein beträchtliches Stück abschneiden, ohne daß der Effekt verändert wird, im allgemeinen kann man sagen, daß das überflüssige Stück um so größer ist, je langsamer der Anstieg ist.

Die Nutzzeit ist ferner von der Reizstärke abhängig. Sie ist um so kürzer, je größer die Reizstärke ist.

Endlich hängt die Dauer der Nutzzeit sehr wesentlich von der Natur des gereizten Objektes ab. Hierüber gibt die folgende Tabelle Aufschluß:

Tier	Muskel	Nutzzeit in σ ¹⁾
Mensch	Bizeps	1—2
Wasserfrosch	Gastrocnemius	2—3
Grasfrosch	„	3
Mensch	Gesichtsmuskeln	4—8
„	Tibialis ant.	5—8
Kröte	Gastrocnemius	5—13
Wasserfrosch	Sartorius	8—10
„	Retus ant.	9
Helix pomatica	Fuß	48
Solen marginatus	„	75
Testudo graeca	Herz	82
Carcinus maenas	Schere	300
Aplysia punctata	Mantel	800

Hieraus ergibt sich, daß die Nutzzeit um so größer ist, je träger der Kontraktionsverlauf des Muskels ist (Satz von *Biedermann*).

Es folgt aus unseren Betrachtungen, daß ein grundsätzlicher Unterschied zwischen der Wirkung eines konstanten Stromes einerseits und der Wirkung eines Induktionsstromes oder einer Kondensatorentladung andererseits nicht besteht. Auch konstante Ströme kann man bei der Reizung als Stromstöße ansehen, da nur ein kleiner Teil des Stromes zur Wirkung kommt, nämlich der der Nutzzeit entsprechende.

Analog den Stromstößen wirken Strompausen, d. h. Unterbrechungen eines konstanten Stromes erregend. Sie bedürfen längerer Dauer als Stromstöße.

Um das Wesen der erregenden Wirkung eines elektrischen Stromes ergründen zu können, müßte man genau wissen, welche Veränderungen der

¹⁾ 1 σ = $\frac{1}{1000}$ Sekunde.

Strom in dem lebenden Gebilde hervorbringt. Klar sehen wir in dieser Hinsicht nicht; immerhin erscheint die Annahme berechtigt, daß die erste Wirkung des Stromes in einer Bewegung der Ionen der Nervenflüssigkeit bestehe. Näher ist diese Anschauung in der Theorie der Erregung von *Nernst* entwickelt. An den zahlreichen Grenzmembranen der leitenden Gebilde der Nerven sollen nach *Nernst* Konzentrationsänderungen der Ionen stattfinden, welche die Ursache der Erregung bilden. *Nernst* denkt sich das reizbare Elementargebilde als ein Gefäß, das von parallelen halbdurchlässigen Wänden begrenzt und von der wäßrigen Lösung eines Elektrolyten erfüllt ist. Wenn an der Grenzfläche eine bestimmte Konzentration eingetreten ist, so ist die Reizschwelle erreicht, die Erregung tritt ein. Später gleicht die Diffusion die Konzentrationsänderungen wieder aus. Mathematisch formuliert würde sich ergeben, daß für die Reizschwelle bei Reizung mit Wechselströmen das Produkt aus Minimalstromstärke i und der Wurzel der Wechselzahl m ($i\sqrt{m}$) konstant ist. Für Stromstöße ergäbe sich Konstanz des Produktes aus Stromstärke i und Wurzel der Stromdauer t ($i\sqrt{t}$); für Kondensatorentladungen wäre das Produkt aus Potential v und Wurzel der Kapazität c ($v\sqrt{c}$) konstant. Beide Folgerungen treffen in Wirklichkeit nur für gewisse Bereiche von Stromdauern zu.

2. Elektrotonus.

Während der Dauer einer elektrischen Durchströmung des Nerven wird seine Reizbarkeit verändert. Diese Veränderung besteht darin, daß die Erregbarkeit an der Austrittsstelle des Stromes, der Kathode, erhöht, an der Eintrittsstelle, der Anode, dagegen herabgesetzt ist. Am stärksten sind diese Veränderungen der Erregbarkeit an den Polen des Stroms, der Anode und der Kathode. Von der Anode zur Kathode nimmt die Herabsetzung der Erregbarkeit ab, ebenso die Erhöhung von der Kathode zur Anode. Zwischen beiden befindet sich eine Stelle, an welcher die Erregbarkeit normal geblieben ist, der sogenannte Indifferenzpunkt i (Abb. 4).

Die Veränderungen der Erregbarkeit sind auch außerhalb der durchströmten Strecke nachweisbar, in der Nachbarschaft der Kathode die Erhöhung, in der Nachbarschaft der Anode die Herabsetzung. Die Stärke dieser Veränderungen illustriert die Kurve $a b c d$ der Abb. 4. Man nennt diese Erregbarkeitsänderungen elektrotonische Erregbarkeitsänderungen oder auch schlechtweg Elektrotonus. Die Herabsetzung an der Anode dementsprechend Anelektrotonus, die Erhöhung an der Kathode Katelektrotonus.

Man kann nicht erwarten, diese Erregbarkeitsänderungen in voller Klarheit an einem Nerven zu beobachten, welcher in situ, umgeben von Weich-

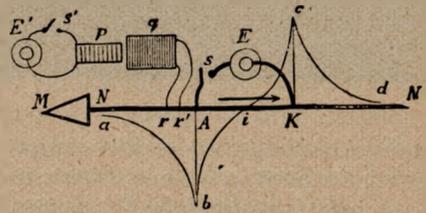


Abb. 4.

Schema des Nachweises der elektrotonischen Erregbarkeitsänderungen. NN Nervus ischiadicus eines Frosches, M Musculus gastrocnemius, E ein Element, s ein Stromschlüssel, A Anode, K Kathode des Elementstromes, E' ein zweites Element, s, Schlüssel in dessen Kreise, p primäre Spule eines Transformators, q sekundäre Spule desselben, rr' Elektroden, a b c d Erregbarkeitskurve.

teilen, durchströmt wird. Unter solcher Bedingung gehen zahlreiche Stromfäden durch den Nerven hindurch, wie es Abb. 5 zeigt. Daher liegen vielfach Anode und Kathode nahe aneinander. Es ist daher nicht wunderbar, daß die Erscheinungen hier nicht rein zutage treten.

Infolge der Durchströmung zeigen die Nervenfibrillen an den Polen des Stromes anatomische Unterschiede. Sie färben sich in der Gegend der Kathode viel lebhafter in Toluidinblau als normale Fibrillen, während an der Anode die Färbbarkeit stark herabgesetzt ist, ja aufgehoben sein kann. Der Entdecker dieser Tatsache, *Bethe*, nimmt an, daß sich an der Kathode eine Säuresubstanz, die „Fibrillensäure“, anhäufe, während ihre Menge an der Anode herabgesetzt ist. Diese Säure soll die Veränderungen in der Erregung erzeugen.



Abb. 5.

Stromverzweigung in einem von Weichteilen umgebenen Nerven. + Anode — Kathode des Stromes. Die Pfeile geben die Richtung des Stromes an.

Die Änderungen der Erregbarkeit an den Polen geschehen im Momente der Stromschließung. Nach der Stromöffnung verhält sich die Erregbarkeit an den Polen umgekehrt wie bei der Schließung. Die Anode zeigt Erhöhung, die Kathode Herabsetzung der Erregbarkeit. Beide Veränderungen verklingen bald. Diese Gesetzmäßigkeit trägt nach ihrem Entdecker den Namen: *Pflügersches Gesetz des Elektrotonus*.

3. Zuckungsgesetz.

Die Beobachtungen der erregbarkeitsändernden Wirkungen des Stroms eröffnen

das Verständnis für das Verhalten eines Nerven bei der Reizung mit dem konstanten Strom. Die erregende Wirkung desselben kann, wie oben erwähnt, bei Schließung und bei Öffnung des Stromes eintreten. Je nach der Stärke des Stromes ist die Wirkung verschieden; ganz schwache Ströme wirken überhaupt nicht erregend. Das Minimum von Stromstärke, welches eine Erregung auslöst, bezeichnet man als die Reizschwelle. Ströme, welche wenig über der Reizschwelle liegen, wirken nur bei ihrer Schließung erregend. Von einer gewissen Stromstärke an tritt die Erregung sowohl bei Schließung als auch bei Öffnung des Stromes ein. Ströme von großer Intensität wirken je nach der Richtung, die sie im Nerven haben, entweder nur bei Schließung oder nur bei Öffnung erregend. Man nennt die Stromrichtung, wenn der Strom im Nerven zum Muskel hin gerichtet fließt, absteigend, die entgegengesetzte Richtung aufsteigend. Sehr starke absteigende Ströme wirken nur bei Schließung, sehr starke aufsteigende nur bei Öffnung. Das gesamte Verhalten des Nerven bei Reizung durch den konstanten Strom lehrt übersichtlich die folgende Tabelle:

Stromstärke	Aufsteigender Strom		Absteigender Strom	
	Schließung	Öffnung	Schließung	Öffnung
Schwächste	Zuckung	Ruhe	Zuckung	Ruhe
Mittlere	Zuckung	Zuckung	Zuckung	Zuckung
Stärkste	Ruhe	Zuckung	Zuckung	Ruhe

Diese Gesetzmäßigkeit heißt das *Pflügersche* Zuckungsgesetz. Vor seiner Formulierung gab es sehr zahlreiche Zuckungsgesetze, fast könnte man sagen, daß jeder Nervenphysiologe sein eigenes Zuckungsgesetz hatte. Daß von allen diesen Gesetzen nur das *Pflügersche* allgemein angenommen und seit mehr als einem halben Jahrhundert anerkannt ist, hat seinen Grund darin, daß es wohlbegründet ist durch das polare Gesetz der Erregung.

4. Polares Erregungsgesetz.

Das polare Erregungsgesetz von *Pflüger* lautet: Die erregende Wirkung der Stromschließung beruht auf der Entstehung des Katelektrotonus, die der Stromöffnung auf dem Verschwinden des Anelektrotonus. Die Schließungserregung erfolgt daher an der Kathode; die Öffnungserregung an der Anode des Stromes. Für dieses Gesetz gibt es sehr exakte Beweise. Erstens kann man zeigen, daß bei Durchströmung einer sehr langen Nervenstrecke die Muskelzuckung um den Betrag der Nervenleitungszeit zwischen den Strompolen früher erfolgt, wenn die Kathode nahe dem Muskel, als wenn sie fern von ihm liegt. Ferner zeigt die Erscheinung des polaren Versagens dasselbe: Der Nerv wird bei Schließung nur dann gereizt, wenn die Kathode, bei Öffnung nur dann, wenn die Anode an lebendem Gewebe anliegt.

Daß sehr schwache Ströme nur bei der Schließung erregen, wird dadurch erklärt, daß die Schließungserregung wirksamer ist als die Öffnungserregung.

Das Verhalten bei Anwendung sehr starker Ströme bedarf einer Erklärung: Daß der absteigende konstante Strom auch von großer Stärke bei der Schließung erregend wirkt, ist selbstverständlich, da die Kathode nahe dem Muskel liegt. Bei Öffnung des absteigenden Stromes bleibt die Zuckung aus, weil die Gegend der Kathode nunmehr stark herabgesetzte Erregbarkeit hat, wodurch der Erregung, welche von der Anode anlangt, die Fortpflanzung unmöglich gemacht wird. Bei aufsteigendem Strom fällt die Schließungserregung weg, weil die nahe dem Muskel liegende Anode die von der Kathode kommende Schließungserregung abfängt. Bei Öffnung des aufsteigenden Stromes fließt die anodale Öffnungserregung ohne Hemmnis zum Muskel ab.

Auch die polaren Wirkungen des Stromes, welche häufig zu Heilzwecken verwendet werden, teils um bestehende Erregungen zu dämpfen, teils um verminderte Erregbarkeit zu erhöhen, lassen sich bei Nerven in situ nicht in voller Klarheit zeigen. Aus den Stromkurven der Abb. 5 leuchtet dieses ohne weiteres ein. Man sieht, daß die Stromfäden im Bereiche jeder Elektrode in den Nerven eintreten und gegenüber dem Eintritt wieder austreten. Es liegt also unter der Anode sowohl ein anelektrotonischer als ein katelektrotonischer Bereich, ebenso unter der Kathode ein katelektrotonischer und ein anelektrotonischer Bereich. Man bezeichnet diese Bereiche entsprechend als reelle Anode und Kathode und als virtuelle Kathode und Anode. Um die

Stromdichte am Reizorte möglichst groß zu machen, wählt man am Menschen die entsprechende Elektrode klein (differente Elektrode), während man an einem entfernten Orte eine Elektrode von großer Fläche anlegt (indifferente Elektrode). Es zeigt sich dann mit zunehmender Stromstärke bei entsprechendem Vorzeichen der differentiellen Elektrode zunächst Kathodenschließungszuckung, dann mit wachsender Stromstärke Anodenschließungszuckung, Anodenöffnungszuckung, endlich Kathodenöffnungszuckung. Aus dem *Pflügerschen* Gesetz erklärt sich dies Verhalten aus entsprechenden Erregungen bei der Schließung zuerst an der reellen Kathode, dann an der virtuellen Kathode, bei der Öffnung an der reellen Anode, dann der virtuellen Anode. Bei krankhaften Veränderungen zeigen sich Abweichungen von diesem Verhalten.

5. Dauerwirkungen des konstanten Stromes.

Häufig beobachtet man an ausgeschnittenen Froschnerven, besonders an Kaltfröschen, daß sie bei konstanter Durchströmung in einen Zustand dauernder Erregung verfallen, welcher sich beim Muskel dadurch anzeigt, daß dieser in dauernde Zusammenziehung gerät. Diesen Zustand nennt man Tetanus des Muskels. Auch bei Öffnung des konstanten Stromes kann man diese Er-

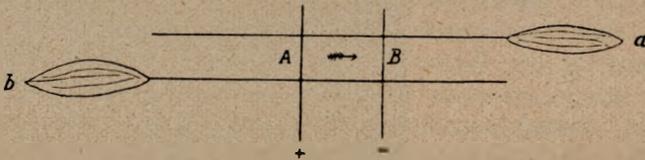


Abb. 6.

scheinung beobachten. Der Muskel, während er bei der Durchströmung in Ruhe war, verfällt bei der Öffnung in Tetanus. Normale Nerven kann man dadurch, daß man sie in der Gegend der Elektroden schädigt, so verändern, daß sie diese Tetani zeigen. Man erklärt dies dadurch, daß infolge der Schädigung schwache Erregungszustände im Nerven wirksam werden, welche für sich nicht ausreichen würden, den Muskel zur Kontraktion zu bringen, aber genügend wirksam werden, wenn die Erregbarkeit durch den entstehenden Katelektrotonus (Schließungstetanus) oder durch den verschwindenden Anelektrotonus (Öffnungstetanus) erhöht wird.

Daß der Öffnungstetanus, auch *Ritterscher* Tetanus genannt, an der Anode des Stromes entsteht, läßt sich durch folgenden Versuch beweisen.

Die Nervenmuskelpreparate a und b der Abb. 6 werden in der Richtung des Pfeiles durchströmt. Nach Öffnung des Stromes verfallen beide in Tetanus. Nunmehr werden zwischen A und B beide Nerven durchschnitten. Das Präparat b verharrt im Tetanus, das Präparat a kommt sofort zur Ruhe. Wie man ohne weiteres sieht, bleibt die Anode am Präparat b, mithin hat der Öffnungstetanus seinen Ursprung an der Anode.

Einen bestehenden Öffnungstetanus kann man jederzeit aufheben, wenn man den Strom aufs neue schließt, verstärken, wenn man ihn wendet, d. h. in entgegengesetzter Richtung durch das Präparat fließen läßt. Man bezeichnet dieses Verhalten als *Voltasche* Abwechslungen.

Hierher gehören auch die Erregungen, welche man bei konstanter Durchströmung des N. ulnaris am Ellenbogen unter Anwendung sehr starker Ströme beobachtet. Sie äußern sich in Schmerzen im Versorgungsgebiete des N. ulnaris, welche so lange anhalten, als die Durchströmung dauert. Sie haben ihren Grund vermutlich in elektrolytischen Vorgängen im Nerven, die zu einer Erhöhung der Erregbarkeit führen.

6. Mechanische, thermische, osmotische, chemische Reizungen.

Auch durch mechanische Angriffe, wie Druck, Dehnung und dergl. kann man den Nerv erregen, wenn diese Einwirkungen plötzlich geschehen. Allmähliche Verstärkung derartiger Einwirkungen steigert zwar zunächst die Erregbarkeit des Nerven, vernichtet sie aber schließlich ganz, ohne daß es dabei zu einer Erregung zu kommen braucht.

Der Betrag an mechanischer Energie, welcher zur Reizung des Nerven nötig ist, beträgt 24 bis 98 Erg. Bei Anwendung elektrischer Reize sind nur $0,29 \cdot 10^{-3}$ bis $7,2 \cdot 10^{-3}$ Erg. nötig. Man ersieht aus diesen Zahlen, ein wie rohes Reizmittel der künstliche Reiz für die lebenden Gewebe darstellt, denn bei natürlicher Reizung genügt für die Erzeugung von Gesichtsempfindungen eine Energiemenge von $1,21 \cdot 10^{-11}$ Erg., für Gehörsempfindungen sogar nur $0,5 \cdot 10^{-15}$ Erg. Hieraus ergibt sich, daß der künstliche Reiz etwa eine Billion mal größer sein muß als die zur Erzeugung einer Gehörsempfindung notwendige Energiemenge.

Über die Wirkung thermischer Reize ist wenig bekannt.

Osmotische Reize wirken durch Wasserentziehung, wie z. B. konzentrierte Kochsalzlösung, Glycerin oder konzentrierte Harnstofflösung. Diese erregende Wirkung der Wasserentziehung kann man leicht zeigen, wenn man ein Nervenmuskelpräparat des Frosches in einem trockenen Raum liegen läßt; dann stellen sich alsbald Krämpfe in der Muskulatur ein, welche ihre Ursache im eintrocknenden Nerven haben, man kann das durch Resektion des Nerven zeigen. Danach hören die Krämpfe auf. Durch Befeuchtung des Nerven kann man die Reizerscheinung hintanhaltend.

Chemisch reizend wirken die Ionen der Elektrolyte auf den Nerven oder sie lähmen ihn. Wenn man die Erregbarkeit eines Nerven durch Auswaschen der Elektrolyte in siebenprozentiger Rohrzuckerlösung herabsetzt, so erhält er seine Erregbarkeit in Lösungen verschiedener Salze verschieden lange. Die Reihenfolge der Ionen ist für Kationen $\text{Na} > \text{Li} > \text{Cs} > \text{NH}_4 > \text{Rb} > \text{K}$, für die Anionen $\text{SO}_4 > \text{Cl} > \text{Br} > \text{J}$. Man nimmt an, daß die Ionen den Lösungs- bzw. Quellungs Zustand gewisser „Erregungskolloide“ beeinflussen (s. Biochemie). Die Auflockerung oder Auflösung derselben durch die Ionen soll die Erregbarkeit vernichten.

Wenn man den Nerven in eine Salzlösung einbettet, welche die nämlichen Elektrolyte enthält wie das Blutserum und in demselben Konzentrationsverhältnisse, so kann man ihn darin lange Zeit überlebend erhalten, ohne daß Reiz- oder Lähmungserscheinungen auftreten. Solche Lösungen sind in großer Zahl empfohlen worden. Für den Warmblüter, besonders für das Warmblüterherz wendet man eine Lösung von 9 g Natriumchlorid, je 0,2 g Kaliumchlorid Kalziumchlorid und Mononatriumkarbonat in 1 Ltr. Wasser an unter gleichzeitiger Sättigung mit Sauerstoff (Ringersche Lösung). Für Froschnerven

begnügt man sich gewöhnlich mit einer 0,6prozentigen Kochsalzlösung, welche dieselbe osmotische Spannung hat wie das Blutplasma des Frosches.

7. Parabiotischer Zustand der Nerven.

Durch Narkotica kann man den ganzen Nerven und auch einzelne Teile desselben unerregbar für Reize und unfähig für die Fortleitung der Erregung machen. Entfernung der Narkotica kann die frühere Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit des Nerven wieder herstellen.

Während der Entwicklung der Narkose zeigen sich häufig in der narkotisierten Strecke Änderungen im Verhalten gegen Reize. Die narkotisierte Strecke vermag starke Erregungen nicht mehr fortzuleiten, wohl aber schwache. Ja, das Anlangen von starken Erregungen in der narkotisierten Strecke vermag daselbst bestehende schwache zu vernichten. Wenn man z. B. die narkotisierte Strecke mit schwachen Reizen tetanisiert, so kann man den Muskeltetanus dadurch aufheben, daß man zentral von der gereizten Stelle starke Reize wirken läßt. Die Gründe für dieses Verhalten sind noch nicht klar, man bezeichnet es als parabiotischen Zustand des Nerven.

IV. Produktion von Elektrizität im Nerven.

1. Ruhestrom des Nerven.

Wie jedes lebende Gebilde, zeigt auch der Nerv, wenn er vollkommen unversehrt ist und sich in ruhendem Zustande befindet, keinerlei elektrische Eigenschaften. Jede Verletzung des anatomischen Zusammenhanges der Nervenfasern erzeugt eine Potentialdifferenz derart, daß die verletzte Stelle sich negativ zum unverletzten Inhalt der Nervenfasern verhält. Die Verletzungen können hervorgerufen werden durch quere Durchschneidung des Nerven, durch Quetschung, Verätzung, Erhitzung. Alle diese Eingriffe wirken gleichartig, indem sie einen Strom erzeugen, der im Nerven vom verletzten zum unverletzten Faserninhalt geht. Man nennt diesen Strom den Ruhestrom des Nerven, auch Demarkationsstrom oder Längs-Querschnittsstrom. Die Bezeichnung Demarkationsstrom ist hergenommen von dem Verhalten der Gewebe bei Entzündung. Hier bildet sich zwischen entzündetem und gesundem Gewebe bei der Heilung eine Grenzschicht, an welcher das Fortschreiten der Entzündung aufhört, man bezeichnet diese als Demarkationsfläche. So hat man auch im verletzten Nerven eine Grenzschicht zwischen verletztem und unverletztem Nervengewebe sich gedacht, an welcher die Potentialdifferenz ihren Sitz haben soll. Die Bezeichnung Längsquerschnittsstrom rührt von der Richtung des Stromes im ableitenden Bogen her. Wenn man den Querschnitt und einen Punkt der Oberfläche („Längsschnitt“) des Nerven zu einem stromanzeigenden Instrument ableitet, so fließt in diesem Bogen der Strom selbstverständlich vom Längs- zum Querschnitt.

Der Ruhestrom des Nerven wird mit der Zeit schwächer. Er ist am stärksten wenige Augenblicke nach der Anlegung des Querschnittes und nimmt dann schrittweise bis zur völligen Annullierung ab. Die Ursache für dieses Verlöschen des Stromes liegt darin, daß die Nervenfasern in eine Reihe anatomischer Segmente zerfällt, deren jedes von zwei *Ranvier*schen Schnürringen eingeschlossen ist. Der Verletzungsprozeß führt zum Absterben der Nervenfasern, er macht

im *Ranvierschen* Schnürring zunächst Halt und damit erlischt die Potentialdifferenz. Dem anatomischen entspricht daher auch ein physiologisches Segment in der Nervenfasern. Neue Anlegung eines Querschnittes läßt den Ruhestrom sofort wieder aufleben.

Eine wichtige Frage für die Natur des Ruhestromes ist, ob er im Momente der Anlegung des Querschnittes sogleich in voller Stärke in die Erscheinung tritt oder ob er zu seiner Entstehung Zeit braucht. Diese Frage ist in letzterem Sinne entschieden worden. Damit sind die Meinungen hinfällig geworden, nach denen die Ursachen für den Strom im unverletzten Gebilde bereits präformiert seien, und diejenigen Forscher, welche die Ursache für den Strom in der Verletzung sehen, haben ihre Anschauung gestützt.

Die Erscheinung des Ruhestromes zeigt sich auch am marklosen Nerven. Auch hier erlischt der Strom einige Zeit nach der Verletzung, um bei einem neuen Querschnitt wiederzukehren. Eine anatomische Segmentierung hat sich am marklosen Nerven nicht zeigen lassen; die physiologische scheint nach diesen Versuchen zu bestehen.

Die elektromotorische Kraft des Ruhestromes beträgt 0,02—0,03 Volt. Beim marklosen Nerven ist sie etwas größer als beim markhaltigen.

2. Tätigkeitsströme des Nerven.

a. Negative Schwankung.

Wenn man einen querdurchschnittenen Nerven reizt, so zeigt sich eine Abnahme des Ruhestromes, welche während der ganzen Dauer der Reizung anhält. Man bezeichnet diese Erscheinung als die negative Schwankung des Ruhestromes. Für sie sind zwei Gründe denkbar. Sie könnte einmal darauf beruhen, daß der Widerstand des Nerven zwischen den ableitenden Elektroden zunimmt oder darauf, daß die Potentialdifferenz zwischen Querschnitt und Längsschnitt abnimmt. Zwischen diesen beiden Möglichkeiten ist durch Kompensation des Ruhestromes entschieden worden. Die Kompensation oder Annullierung des Stromes bewirkt man durch Hindurchleiten eines gleichstarken aber entgegengesetzt gerichteten Stromes durch die abgeleitete Strecke. Nimmt nach der Kompensation der Widerstand in der abgeleiteten Strecke zu, so wirkt dies gleicherweise auf den Kompensations- wie auf den Ruhestrom. Es hat sich gezeigt, daß die negative Stromschwankung auch bei kompensiertem Ruhestrom eintritt. Damit ist bewiesen, daß sie nicht auf einer Vermehrung des Widerstandes, sondern auf einer Abnahme der Potentialdifferenz beruht. Da sich am Querschnitt nichts ändert, so muß am Längsschnitt ein Potential auftreten, welches dem Querschnittspotential entgegenwirkt.

Die Ursache für dieses Potential liegt in dem Erregungsprozeß. Den elektrischen Vorgang am Querschnitt und die Erregung am „Längsschnitt“ kann man in Parallele miteinander setzen unter der Annahme, daß beide Prozesse gleiche Ursachen haben und nur dadurch unterschieden sind, daß der Prozeß am Querschnitt besteht, so lange der Nerv lebt, während der Erregungsprozeß von Ort zu Ort fortgeleitet wird und keine bleibenden Veränderungen hinterläßt.

b. Zweiphasischer Aktionsstrom.

Daß diese Vorstellung vom Wesen der negativen Schwankung richtig ist, beweist die Tatsache, daß man auch am unversehrten Nerven zeigen kann.

daß eine erregte Stelle sich negativ zur unerregten verhält. Leitet man von zwei Punkten eines Nerven ab (Abb. 7) und reizt außerhalb der abgeleiteten Strecke bei rr, so wird zunächst die der Reizstelle benachbarte Ableitung a negativ. Nach einer Zeit, welche der Leitungsprozeß braucht, um sich bis zum zweiten Ableitungspunkt b fortzupflanzen, wird auch dieser negativ. Man beobachtet somit zuerst einen Strom, welcher im Nerven vom ersten Ableitungspunkte a zum zweiten b gerichtet ist, und dann einen Strom, welcher

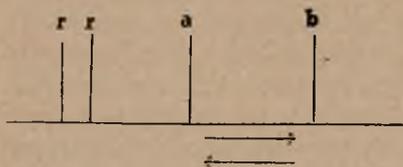


Abb. 7.

Richtung der Aktionsströme.

vom zweiten b zum ersten a gerichtet ist. Diese Ströme bezeichnet man als Aktionsströme oder Tätigkeitsströme. Da sie, wie aus dem Vorhergehenden hervorgeht, in zwei Phasen erscheinen, so bezeichnet man das Ganze als zwei-phasischen Aktionsstrom. Die beiden Phasen zeigen am Nerven gleiches Potential.

Die Dauer der negativen Schwankung, sowie die jeder Phase beträgt 0,024—0,0007 Sek. Es ist also klar, daß die beiden Phasen sich überlagern müssen, wenn die Leitungszeit zwischen den beiden Ableitungspunkten kleiner ist, als die Dauer der ersten Phase. Will man die Überlagerung verhindern, so muß man durch Abkühlung dafür sorgen, daß die Leitungszeit genügend vergrößert wird.

Die elektrischen Erscheinungen sind bei markhaltigen und marklosen Nerven die gleichen. Die Dauer der Aktionsströme bei den letzteren ist vielfach größer, sie beträgt z. B. am Riechnerven des Hechtes 0,4 Sek. und mehr.

3. Refraktäre Periode.

Wie jedes reizbare lebende Gebilde (s. S. 7) hat auch der Nerv eine refraktäre Periode. Am Froschischadicus ist das Intervall, welches zwischen zwei Reizen bestehen muß, wenn auch der zweite wirksam sein soll, 0,002 Sek. bei 20° C. Bei 2° ist die Dauer der refraktären Periode 0,012 Sek. Ähnliche Unterschiede zeigen sich am Riechnerven des Hechtes. Hier hat die refraktäre Periode bei 12° C. eine Dauer von 0,017 bis 0,021 Sek. Bei 5° C. 0,034 bis 0,035 Sek.

4. Positive Nachschwankung.

Wenn man vom Längs- und Querschnitt ableitet und durch Reizung eine negative Schwankung erzeugt, so folgt dieser vielfach eine positive Nachschwankung, d. h. eine Verstärkung des Demarkationsstromes. Diese Erscheinung verdankt ihr Entstehen einem Vorgange am „Längsschnitt“, welcher dem Erregungsprozeß entgegengesetzt ist.

5. Polarisierbarkeit des Nerven.

Der Nerv hat einen Leitungswiderstand, welcher bei Längsdurchströmung $2\frac{1}{2}$ millionenmal größer ist als der Widerstand des Quecksilbers. Bei Querdurchströmung ist der Widerstand fünfmal so groß als der Längswiderstand, also $12\frac{1}{2}$ millionenmal größer als der Quecksilberwiderstand. Nach dem Absterben des Nerven existiert dieser Unterschied nicht mehr. Er beruht auf der ungleichen Polarisierbarkeit des Nerven in Längs- und Querrichtung.

Die Polarisierbarkeit des Nerven kann man beweisen, indem man ihn nach elektrischer Durchströmung zu einem stromanzeigenden Instrument ableitet. Man kann dann einen Strom nachweisen, welcher entgegengesetzt dem geöffneten Strom ist; diesen Nachstrom bezeichnet man als Polarisationsstrom. Er klingt im Nerven sehr schnell ab und ist nach Längsdurchströmung kleiner als nach Querdurchströmung.

Auf sehr starke Ströme folgt vielfach ein Nachstrom von derselben Richtung, wie sie der ursprüngliche Strom hatte. Er hat seinen Grund in der Öffnungserregung an der Anode, durch welche diese negativ wird.

6. Elektrotonische Ströme.

Die Polarisierbarkeit des Nerven hat zur Folge, daß bei einer Durchströmung desselben der Strom sich außerhalb der Elektroden (extrapolar) ausbreitet.

Diese extrapolaren Ströme bezeichnet man als elektrotonische Ströme. An der Anodenseite A (Abb. 8) ist der extrapolare Strom stärker als an der Kathodenseite K. Beide sind dem intrapolaren Strom gleichgerichtet, ihre Intensität wächst mit der Stärke desselben, mit der Vergrößerung der durchströmten Nervenstrecke und mit der Annäherung der ableitenden Elektroden an diese. Der anelektrotonische Strom wächst langsamer an als der katelektrotonische und erreicht in kontinuierlichem Anwachsen ein Maximum, während der katelektrotonische schnell auftritt und danach etwas abnimmt.

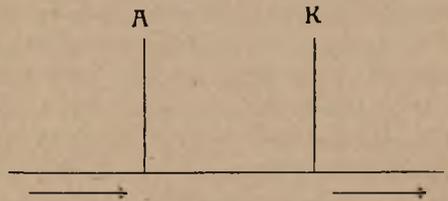


Abb. 8.

Richtung der elektrotonischen Ströme. A Anode, K Kathode des polarisierenden Stromes. Die Pfeile bezeichnen die Richtung der elektrotonischen Ströme.

Die beschriebenen Erscheinungen treten nur dann auf, wenn der Nerv lebt und unversehrt ist. Je mehr die Durchströmung des Nerven sich der

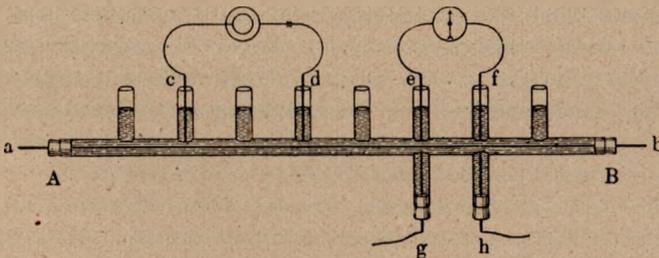


Abb. 9.

Kernleiter. A B Glasröhre, a b Metalldraht in Elektrolytlösung, c d Pole des polarisierenden Stromes, e f Ableitung zum Galvanometer. (Nach Hermann).

queren nähert, um so geringer werden diese Ströme, um bei wirklich querrer Durchströmung Null zu werden.

Die Erscheinungen der elektrotonischen Ströme kann man an einem Modell nachahmen, das aus einem Metalldraht a b (Abb. 9) als Kern gebildet

wird, welcher umgeben ist von einem Mantel aus Lösung eines Elektrolyten. Man nennt ein solches Modell einen Kernleiter.

V. Theorie der Nervenregung.

Unter dem Banne der molekularen Theorien der Elektrizität und des Magnetismus hat sich eine Vorstellung vom Wesen des Nervenprozesses ausgebildet, welcher die Anschauung zugrunde liegt, daß die Nervensubstanz aus elektromotorisch wirksamen Teilchen bestehe, die in einem elektrisch indifferenten Leiter suspendiert sind.

Alle diese Teilchen sollen dem Querschnitt negative, dem Längsschnitt positive Flächen zukehren. An den natürlichen Enden der Faser werden Teilchen besonderer Art angenommen, welche den Faserenden positive Flächen zukehren. Diese Theorie erklärt die Tatsache, daß unversehrte Nerven keinen Ruhestrom zeigen, verletzte dagegen den oben beschriebenen Strom.

Die negative Schwankung wird von dieser Theorie so erklärt, daß unter dem Einflusse eines Stromes die elektrischen Kräfte der Teilchen abnehmen oder durch Drehung sich so ordnen, daß sie weniger wirksam sind. Die elektrotonischen Ströme sollen dadurch entstehen, daß bei konstanter Durchströmung die Teilchen sich so ordnen, daß sie der Anode negative, der Kathode positive Flächen zukehren. Diese Umlagerung der Teilchen erstreckt sich

an Größe abnehmend über die Strompole hinaus. (Molekulare Theorie des Nervenprozesses von *du Bois-Reymond*).

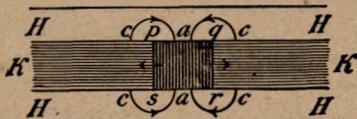


Abb. 10.

Schema der Erregungsleitung.
(Nach *Hermann*).

Diese Theorie gibt eine Illustration der beobachteten Vorgänge, ohne irgendeinen derselben zu erklären. Mit dem Fortschritt der Chemie ist sie ersetzt worden durch eine neue Vorstellung, welche die Erscheinungen am Nerven auf chemische Prozesse zurück-

föhren will. Wie oben bereits erwähnt, nimmt sie an, daß der Absterbeprozess ein chemischer Prozeß sei und nahe verwandt dem Erregungsprozeß. Ein unerregtes, unversehrtes lebendes Nervenstück ist daher stromlos. Ein querdurchschnittenes zeigt den Ruhestrom, weil am Querschnitt sich Absterbeprozesse entwickeln. Ein unversehrtes, tätiges Nervenstück zeigt bei der Erregung Negativität der jeweils erregten Stelle. Hieraus ergeben sich die zweiphasischen Aktionsströme. Für die Erklärung der elektrotonischen Ströme nimmt die Theorie einen Bau der Nervenfasers, analog dem oben erwähnten Kernleitermodell an. (Alterationstheorie von *Hermann*).

Über die Natur der chemischen Prozesse beim Absterben und bei der Erregung sind vielfache Vorstellungen entwickelt worden. Hier kann darauf nicht eingegangen werden.

Zur Erklärung der Erregungsleitung hat diese Theorie die Aktionsströme herangezogen. Sie verlaufen an erregten Stellen so, daß die erregte Stelle selbst in Anelektrotonus, die unerregte Nachbarschaft in Katelektrotonus gerät. In Abb. 10 sei KK der Kern, HHHH die Hülle einer Nervenfasers, pqrs ein erregter Teil des Kernes. Es bestehen dann Ströme von der gezeichneten Richtung. Diese setzen die Erregbarkeit des Teiles pqrs herab und wirken auf die Nachbarschaft erregend.

Für die Beurteilung der Alterationstheorie ist es von größter Bedeutung, darüber klar zu sein, daß chemische Reaktionen nur unter der Bedingung einen elektrischen Strom erzeugen, daß sie durch Vermittlung des Stromflusses selbst zustande kommen, also elektrolytische Reaktionen sind. Für eine Erklärung der bioelektrischen Ströme durch Stoffwechselprozesse müßte also bewiesen werden, daß diese Prozesse durch Vermittlung des Stromes vor sich gehen. So fordert es die mechanische Wärmetheorie.

Angesichts der Tatsache, daß durch Kombination rein wässriger Flüssigkeiten keine Erklärung der bioelektrischen Ströme möglich ist, ist *Ostwald* zu der Annahme gekommen, daß nur durch eine Kombination von wässrigen Elektrolytlösungen und von mit Wasser nicht mischbaren Elektrolyten elektromotorische Kräfte sich erzeugen lassen von ähnlicher Größenordnung wie in den lebenden Geweben. In der Tat ist es möglich, mittels sogenannter Ölketten Potentialdifferenzen zu erzeugen, welche den bioelektrischen gleichen. So liefert z. B. eine Kette aus Kaliumchloridlösung-Phenol-Natriumchloridlösung eine Potentialdifferenz von 0,012 Volt. Sie entsteht durch elektromotorische Kräfte an der Grenze des Öles und der Elektrolytlösungen: Phasengrenzkräfte. In analoger Weise suchen die neueren Bestrebungen die bioelektrischen Ströme aus der Existenz derartiger Phasengrenzkräfte herzuleiten, deren Sitz an die Membranen der lebenden Gebilde verlegt werden. Die Untersuchungen, welche von diesen Gesichtspunkten ausgehen, haben bereits eine große Zahl wertvollen Materiales ergeben, aber noch zu keinem abschließenden Ergebnis geführt.

VI. Stoffwechsel und Lebensbedingungen des Nerven.

Wie bei allen Geweben des Körpers mit Ausnahme der toten Hornsubstanzen ist die Unversehrtheit des Nerven von seiner Versorgung mit arteriellem Blute abhängig. Dauernde Absperrung desselben führt zum Tode der Nervenfaser, vorübergehende zu vorübergehendem Verlust der Reizbarkeit und der Leitungsfähigkeit für Erregungen. Beim Froschnerven tritt diese Lähmung erst nach mehrstündigem Absperrern des Sauerstoffes ein. In letzterem erholt sich der Nerv wieder. Es scheint daher, daß der Sauerstoff lediglich für den Erhaltungsstoffwechsel des Nerven eine Rolle spielt.

Stoffwechselprozesse, wie sie sich aus Wärmeproduktion eines Organs erschließen lassen, hat man bisher bei der Nerventätigkeit nicht nachweisen können. Ebensowenig ist es gelungen, eine Erhöhung des Sauerstoffverbrauches bei der Nerventätigkeit zu konstatieren. Allerdings liegt die Angabe vor, daß bei der elektrischen Reizung des Nerven die Kohlensäureabgabe gegenüber dem Ruhezustande vermehrt ist. Auch lassen sich Ermüdungserscheinungen am Nerven, der unter normalen Bedingungen lebt, nicht feststellen. Dies gilt aber nicht für den marklosen Riechnerven des Hechtes, der durch Reizung ermüdet und sich in einer Reizpause wieder erholt; der Hals sympathikus von Warmblütern verhält sich dagegen nicht so, man hat bei Reizung desselben oberhalb des obersten Halsganglions während vieler Stunden eine Erweiterung der Pupille beobachtet.

Die im Vorhergehenden angeführte Tatsache der Existenz einer refraktären Periode weist darauf hin, daß vorübergehend im Nerven diejenigen Stoffe, welche bei der Erregung sich verändern, nicht verfügbar sind. Man hat sich

deshalb die Vorstellung gebildet, daß der chemische Vorgang im Nerven bei der Erregung aus zwei Phasen bestehe, denen ein entgegengesetzter chemischer Prozeß zugrunde liegt. Den Erregungsprozeß denkt man als einen Vorgang, bei welchem kraftgebende Substanz zerstört wird. (Spaltung nach *Hermann*, Dissimilationsprozeß nach *Hering*). Die Wiederherstellung der Erregbarkeit soll danach durch einen Wiederaufbau von energiegebender Substanz bewirkt werden. (Restitutive Synthese nach *Hermann*, Assimilation nach *Hering*). Allgemeines über die Prozesse s. S. 2ff.

Trotz Erhaltung normaler Ernährungsverhältnisse geht die Nervenfasern zugrunde, wenn sie von der Ganglienzelle getrennt wird, aus welcher sie entstammt. Man bezeichnet diesen Vorgang als Degeneration des Nerven. Anatomisch zeigt sich dabei ein Zerfall der Markscheiden zu scholligen Massen und Bildung einer Substanz, die außer den zugrundegegangenen Elementen der Faser zahlreiche Kerne enthält (*Waller'sche Degeneration*). Diese Veränderungen erfährt nur der von der Ganglienzelle abgetrennte Teil der Nervenfasern, der mit ihr in Verbindung bleibende dagegen nicht. Sein Volumen wird etwas geringer (*Atrophie*).

Wenn die beiden Nervenstümpfe nicht allzuweit auseinanderliegen, so kann das degenerierte Nervenstück unter Wiederherstellung seiner anatomischen Struktur sich mit dem unversehrten Ende wieder vereinigen und alle Eigenschaften einer gesunden Nervenfasern wiedergewinnen (*Regeneration* des Nerven).

Die *Regeneration* kann bei jungen Tieren auch ohne die Mitwirkung des unversehrten Nervenstückes erfolgen (*autogene Regeneration* nach *Bethe*), bei alten Tieren tritt diese Art der *Regeneration* nicht mehr ein.

III. Kapitel.

Allgemeine Physiologie der Bewegung.

Zahllose Lebewesen sind imstande, sichtbare Bewegungen der Massenteile ihres Körpers zu erzeugen. Teils spielen sich diese Massenverschiebungen nur im Inneren der Zellen ab, teils führen sie zu Veränderungen der Form der Zelle. An Einzelligen kann hierdurch eine Ortsveränderung des Individuums erzeugt werden. An den höheren Tieren finden wir derartige Zellen in großen Verbänden zu Muskeln vereinigt. Endlich kommen vielfach bewegliche Anhänge von Zellen vor. Wir betrachten im folgenden diese Formen der Bewegung als Protoplasma-, Flimmer- und Muskelbewegung.

A. Protoplasmabewegung.

I. Passive Bewegungen.

1. Molekularbewegung.

Unter passiven Bewegungen des Protoplasmas sind solche zu verstehen, welche nicht mit Stoffwechsel verbunden sind. Am längsten bekannt ist eine als *Brownsche Molekularbewegung* bezeichnete Bewegungsform. Sie besteht in einem Hin- und Herschwingen sehr feiner Körnchen im Protoplasma der Zelle. So zeigen die Speichelkörper oder auch weiße Blutkörper, welche im Wasser gequollen sind, diese Form der Bewegung an ihren Körnchen. Um eine Lebenserscheinung handelt es sich hier nicht, denn Narkose läßt die Molekularbewegung unbeeinflußt, während alle übrigen Bewegungserscheinungen der Zellen, wie die amöboide Bewegung (s. S. 30) für die Dauer der Narkose erlöschen. Die *Brownsche Molekularbewegung* scheint in den Wärmeschwingungen der Flüssigkeitsmoleküle der Zelle, welche auf die Körnchen übertragen werden, ihren Grund zu haben.

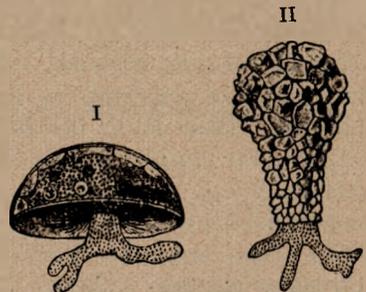


Abb. 11.

I. *Arcella vulgaris*. — II. *Diffflugia pyriformis*. (Nach Lang.)

2. Bewegung durch Änderung des spezifischen Gewichtes des Protoplasmas.

Das spezifische Gewicht des Protoplasmas beträgt 1,05 bis 1,06. Hieraus geht hervor, daß einzellige Organismen in Wasser zu Boden sinken müssen,

wenn sie nicht Kräfte entwickeln, welche sie heben. Es gibt eine Reihe einzelliger Wesen, welche das spezifische Gewicht ihres Zelleibes zu ändern vermögen. Arcellen und Diffflugien (Abb. 11) sowie einige Radiolarien wie *Thalassicolla* (Abb. 12) vermögen in ihrem Protoplasma an beliebigem Orte Gasbläschen zu entwickeln und wieder zu resorbieren. Sie können daher beliebige Lageveränderungen ihres Körpers und Ortsveränderungen durch Emporsteigen im Wasser erzeugen.

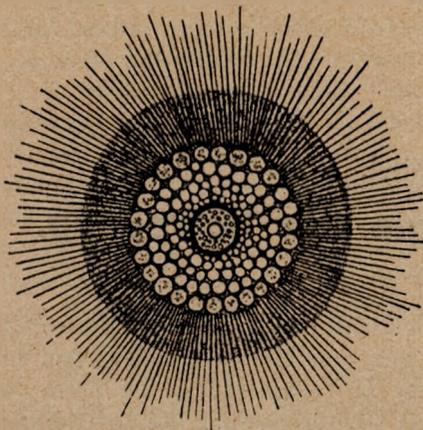


Abb. 12.

Thalassicolla nucleata. In der Mitte der Kern, darauffolgend die Zentralkapsel, die von Pigment umgeben ist. Dann die Vakuolenschicht, darauffolgend eine Gallertzone, durch welche die Pseudopodien hindurchgehen. (Nach *Verworn*.)

II. Aktive Bewegungen.

1. Amöboide Bewegung.

Die amöboide Bewegung tritt in sehr verschiedenen Formen bei den einzelligen Wesen auf. Sie hat ihren Namen von Amöben, einzelligen frei

im Wasser lebenden Wesen. Im Körper der Wirbeltiere ist sie seit langem bekannt bei den farblosen Elementen des Blutes und der Lymphe. Der Bewegungstyp ist bei allen Formen gleich. Er besteht in dem Ausstrecken eines oder mehrerer Fortsätze verschiedenartigster Gestalt aus dem Zelleib. Diese Fortsätze, Pseudopodien genannt, können einer nach dem anderen, oder mehrere gleichzeitig, ausgestreckt werden. Eine Lokomotion kann zustande kommen, wenn in einen Fortsatz hinein die ganze Masse der Zelle nachfließt. Zur Erläuterung diene Abb. 13! Wechselt die Richtung der Pseudopodien, so kommt keine Lokomotion zustande (träger Zustand). Ist die Pseudopodienbildung ausgesprochen gerichtet, so bewegt sich der Organismus fort (beweglicher Zustand). Diese Form der Bewegung findet sich bei Myxomyceten in noch prägnanterer Ausbildung als bei den Amöben. In etwas veränderter Form aber im Wesen analog ist die sogenannte Fädchen- oder Körnchenströmung; man findet sie bei Rhizopoden, Heliozoen und Radiolarien. Das Protoplasma dieser Tiere entsendet Fortsätze verschiedenster Gestalt, auf denen feine Körnchen strömen. Diese Pseudopodien dienen der Nahrungsaufnahme (vgl. Abb. 14).

2. Gleit- oder Glitschbewegung.

Diese Bewegungsform findet sich bei Diatomeen, Oscillarien und Desmidiaceen. Die Bewegungen erfolgen ohne merkliche Veränderung der Körperform. Die bewegende Kraft liegt an der Oberfläche. Sie wird durch die Strö-

mung einer klebrigen Masse erzeugt, deren Existenz durch die Bewegung kleiner Partikel nachweisbar ist, die zufällig an der freien Oberfläche haften. Die Desmidiaceen bewegen sich durch Ausscheidung einer Schleimmasse, deren Vermehrung die Lokomotion erzeugt. Auch gewisse Gregarinen bewegen sich durch Ausscheidung einer bald gerinnenden, gallertigen Masse am Hinterende ihres Körpers. Diese treibt den Körper vor sich her.

3. Rotation und Zirkulation.

Bei Pflanzen und Protozoen findet man vielfach im Innern von Zellen, die durch eine Membran abgeschlossen sind, Bewegungen des Protoplasmas.

Die Rotationsbewegung besteht in einer Rotation des wandständigen Protoplasmas und seiner Einschlüsse. Die Bewegung erfolgt parallel den Zellwänden mit ziemlich gleichförmiger Geschwindigkeit. Ein sehr geeignetes Objekt für die Beobachtung bilden die Blattzellen von *Vallisneria spiralis*.

Die Zirkulationsbewegung besteht in Körnchenbewegungen auf Protoplasmafäden, welche von einer den Kern umhüllenden Protoplasmaschicht ausgehen. Die Körnchen bewegen sich in beiderlei Richtung, sowohl von dem Zentrum weg als nach dem Zentrum hin. Man kann sie an den Staubfadenhaaren von *Tradescantia virginica* beobachten.



Abb. 13.

Ein farbloses Blutkörperchen vom Frosche unter dem Einfluß steigender (bis h) und abnehmender Temperatur. (Nach Engelmann.)

4. Kontraktionsbewegung des Protoplasmas zur Entleerung pulsierender Vakuolen.

Bei fast allen Protozoen des süßen Wassers entstehen periodisch kleine Flüssigkeitsansammlungen, die sich vergrößern und schließlich nach außen entleeren. Man nennt sie pulsierende Vakuolen. Sie dienen der Ausscheidung der Endprodukte des Stoffwechsels. Die Mechanik der Entleerung geschieht durch eine Zusammenziehung des Protoplasmas und Platzen der Vakuolenwand. Bildung und Entleerung der Vakuole nehmen mit der Temperatur zu. Auch hierfür gilt die R.G.T.-Regel (s. S. 6). Ein *Paramezium* kann in 45 Mi-

nuten eine Menge von Vakuolensubstanz entleeren, welche gleich seinem Körpervolumen ist.

5. Geschwindigkeit und Kraft der Protoplasmabewegung.

Die Geschwindigkeiten, mit denen sich die einzelnen Wesen fortbewegen oder die Körnchen in ihnen strömen, sind außerordentlich gering. Sie schwanken zwischen 0,002 und 0,04 mm in der Sekunde.

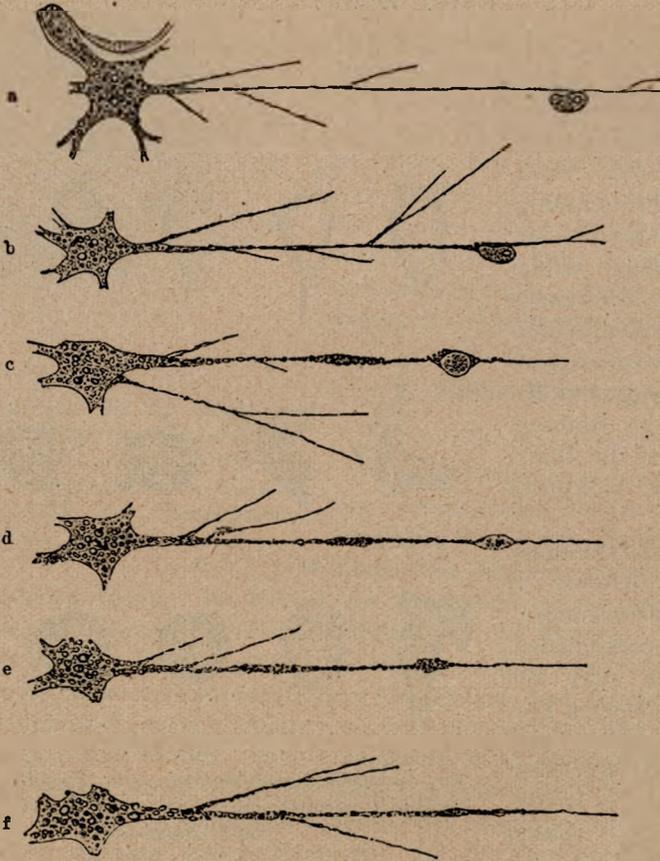


Abb. 14.

Ein lang ausgestrecktes Pseudopodium von Lieberkühnia, auf dem sich ein Infusorium gefangen hat. a—f Verdauung desselben. (Nach Verworn.)

Die Kraftentwicklung durch Protoplasmabewegung ist nicht exakt gemessen. Die Schätzungen betragen für Pseudopodiensubstanz von einem Quadratmillimeter Querschnitt 1—17 g.

6. Bedingungen für das Bestehen der Protoplasmabewegung.

Die Bewegung nimmt im allgemeinen mit steigender Temperatur an Lebhaftigkeit zu bis zu einer oberen Grenze. Diese liegt sehr verschieden. Die Todesursache bei Erwärmung über das Temperaturmaximum liegt in der Gerinnung der Eiweißstoffe des Protoplasmas.

Auch der Wassergehalt übt einen gewaltigen Einfluß auf den Ablauf der Lebenserscheinungen aus. Sinkt er unter 60% des Körperbestandes oder übersteigt er 90%, so hört die Bewegung auf. Vorübergehende Steigerungen über das Maximum des Wassergehaltes können ertragen werden. Ebenso kann man durch langsame Konzentration des Mediums, in dem sich die einzelligen Organismen befinden, diese an den höheren Salzgehalt gewöhnen. So kann man Süßwasser-Amöben an den Aufenthalt in 4% iger Kochsalzlösung, Seewasser-Amöben an 10% Salzgehalt gewöhnen. Die Anpassung soll durch Änderung des Wassergehaltes des Protoplasmas bedingt sein.

Alle einzelligen Wesen bedürfen des Sauerstoffes für ihre Bewegungen. Fehlt er, so hören die Bewegungen nach mehr oder weniger langer Zeit auf.

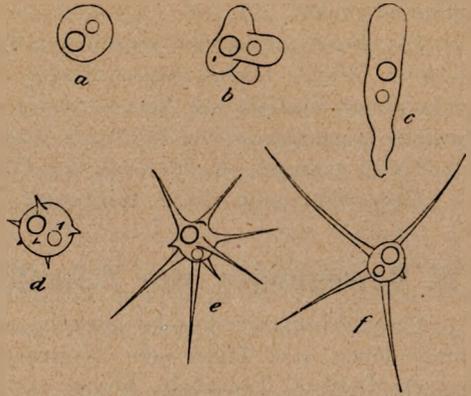


Abb. 15.

Amoeba limax. a b c Verhalten eines normalen Individuums. d e f Verhalten in Kalilauge. (Nach Verworn.)

7. Wechselbeziehung zwischen Kern und Protoplasma.

Vom Kern isoliertes Protoplasma oder vom Protoplasma isolierte Kerne gehen zugrunde. Wird eine Amöbe in zwei Teile zerlegt, einen kernlosen und kernhaltigen, so geht der kernlose zugrunde, der kernhaltige wird aber zu einer vollständigen Amöbe. Marine Rhizopoden gehen nach Entkernung zugrunde, ebenso der Pollenschlauch, wenn sein generativer Kern entfernt ist.

8. Wirkung von Reizen.

Man kann ganz allgemein sagen, daß Reize, welcher Art sie auch seien, die Bildung von Pseudopodien, oder was dasselbe ist, die Expansionsbewegung des Protoplasmas hemmen. Die Wirkung besteht je nach dem Grade der Reizstärke in einer Verlangsamung, einem Stillstand der Strömung oder in einer Kontraktionsbewegung (Einziehen der Pseudopodien). In dieser Weise können elektrische Reize wirken, ebenso mechanische. Chemische Reizung muß in ihrer Wirkung vorsichtig beurteilt werden. Diese besteht oft in dem oben geschilderten Aufhören der Expansionsbewegung, vielfach modifiziert sie die Form, in der die Bewegung sich abspielt (Abb. 15).

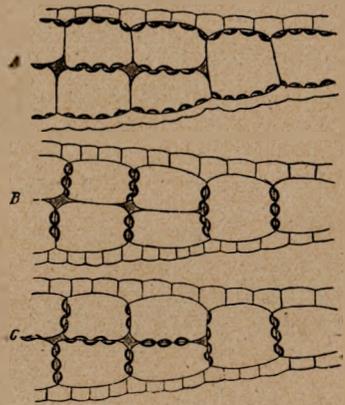


Abb. 16.

Querschnitt durch das Laub von *Lemna trisulca*. A Flächenstellung (Tagstellung). — B Anordnung der Chlorophyllkörner in intensivem Licht. — C Dunkelstellung der Chlorophyllkörner. (Nach Stahl.)

Auf einige Protoplasmen wirkt das Licht erregend ein. So nimmt eine Amöbe, die *Pelomyxa palustris* bei plötzlicher Belichtung Kugelgestalt an. Die Lohblüte (*Aethalium septicum*) zeigt bei Belichtung träge Kontraktionsbewegungen. Den Einfluß des Lichtes auf die Chlorophyllkörner in den Pflanzenzellen zeigt Abb. 16.

Die Bewegungen der einzelligen Protoplasmen geschehen automatisch. Nervöse Gebilde fehlen ihnen. Dagegen ist bei den Pigmentzellen der Amphibienhaut Einfluß von Nerven nachgewiesen worden. Reizung des Nerven bewirkt Kontraktion der Fortsätze dieser Pigmentzellen, Lähmungszustände des Tieres erzeugen Ausbreitung der Fortsätze.

Über elektromotorische Wirkungen siehe S. 22 ff.

B. Bewegungen von Zellanhängen (Flimmerbewegung).

Unter Flimmerbewegung versteht man die Bewegung von Zellanhängen, unter denen man Zilien oder Wimpern, Membranellen, undulierende Membranen, Geißeln, Tentakeln, Zirren unterscheidet. Die Bewegung findet sich vorwiegend im Tierreich, hier fehlt sie nur den Nematoden, Akanthozephalen und Arthropoden. Bei den Pflanzen findet sie sich in den Zoosporen und Spermatozoen der Algen und Pilze, bei den Spermatozoen der Charazeen, Muscineen und Gefäßkryptogamen, endlich bei den Schizomyzeten.

Bei den Protozoen bildet der Flimmerapparat teils eine kontinuierliche Bekleidung des ganzen Körpers, teils ist er auf bestimmte Körperstellen beschränkt. Bei den Metazoen flimmert die Oberfläche oder Teile der Oberfläche der Embryonen und Larven vieler Wirbelloser, Fische und Amphibien, die Epidermis von Zölenteraten und Würmern, Echinodermen und Mollusken, der Verdauungskanal der Zölenteraten, Würmer, Echinodermen und Mollusken, endlich der Fische und Amphibien. Flimmernde Zellen besitzt der Respirationsapparat der Mollusken und Wirbeltiere, sowie der Urogenitaltraktus der Vertebraten und vieler anderer Tiere.

I. Modus der Zilienbewegung.

Die Bewegung der Zilien besteht in einem Hin- und Herschwingen des Härchens um den Anheftungspunkt an der Zelle. Die flimmernden Objekte werden durch diese Bewegung entweder selbst fortbewegt, oder sie bewegen Teilchen, welche der Zelle aufliegen, wie Staub, Ruß u. dgl. Dieser Effekt

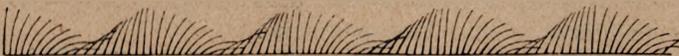


Abb. 17.

Wimperreihe im Profil. (Nach *Verwoorn*.)

ist dadurch ermöglicht, daß die Geschwindigkeit der Zilienschwingung beim Hin- und Herschwingen verschieden ist. Bei den Flimmerzellen des Froschrachenepithels verläuft der Vorschwung 5—6mal so schnell als der Rückschwung. Die Flimmerbewegung geschieht automatisch unabhängig vom Nervensystem. Bei einer flimmernden Schleimhaut pflanzen sich

die Schwingungsphasen wellenförmig über die Oberfläche fort, wie Abb. 17 zeigt. Es scheint also eine Art Erregungsleitung von Zelle zu Zelle stattzufinden. Hierfür spricht auch die Tatsache, daß lokale Abtötung des Flimmerepithels auf der Froschrachenschleimhaut die in der Fortpflanzungsrichtung der Flimmerbewegung liegenden Zellen schädigt. Bei den Ktenophoren hat Durchschneidung einer Rippe Aufhebung der Koordination in den beiden Hälften oberhalb und unterhalb des Schnittes zur Folge.

Welche anatomischen Substrate die Auslösung der Flimmerbewegung bewirken, ist nicht bekannt. Auffällig ist die Existenz des sogenannten Basalkörpers an dem Ursprung der Zilie, von dem aus Stränge in die Zelle ziehen können (Wimperwurzeln). Bei den Flagellaten findet man anatomische Beziehungen eines kernartigen Gebildes, Kinetonukleus, zu den Geißeln. Die physiologischen Funktionen aller dieser Gebilde sind unerforscht. Für die Zilien wird angegeben, daß die Basalkörper abgetrennt werden können, ohne daß die Bewegungen der Zilien aufhören. Auch isolierte Geißeln sollen schlagen können.

Die Abhängigkeit der Bewegung von der Temperatur und vom Sauerstoff ist dieselbe wie bei der Protoplasmaabewegung. Über die Wirkung von Reizen ist wenig bekannt.

II. Theoretisches zur Protoplasma- und Flimmerbewegung.

Eine erschöpfende Erklärung der bis jetzt bekannten Erscheinungen der Protoplasma- und Flimmerbewegung läßt sich nicht geben. Man hat angenommen, daß die organisierten kontraktile Gebilde aus elementaren, doppelt brechenden Teilchen (Inotagmen) bestehen, die im Ruhestand gestreckt, in erregtem kugelig sind.

Andererseits hat man auf die Folgen von Einwirkungen der äußeren Umgebung auf die Form der Protoplasma Körper hingewiesen. Damit käme die Lösung des Problems hinaus auf die Erkenntnis der Kräfte, welche zwischen Oberfläche des lebenden Protoplasmas und ihrer Umgebung bestehen. Änderungen der Oberfläche können Änderungen der Form erzeugen, wie Abb. 18 zeigt, in der die Ausbreitung eines Öltropfens auf einer Sodalösung abgebildet ist. In der Tat zeigen die Veränderungen viel Ähnlichkeit mit einer sich bewegenden Amöbe. Damit wäre das Problem hinausgeschoben auf die Feststellung der stofflichen Änderungen in den Lebewesen, welche zu der Änderung der Oberflächenbeschaffenheit führen.



Abb. 18.
Ausbreitungsformen eines Öltropfens.
(Nach Verworm.)

C. Allgemeine Physiologie der Muskeln.

Bei den höheren Tieren finden sich Einrichtungen, welche die Bewegung des Körpers und seiner Teile erzeugen. Sie werden als Muskeln oder Fleisch bezeichnet. Die Bedeutung dieser Gebilde liegt auf der Hand; ausschließlich durch ihre Tätigkeit geschieht die Einwirkung des Körpers auf die Außenwelt, so daß alle Äußerungen eines Lebewesens zu seiner Umgebung lediglich der Muskeltätigkeit zu verdanken sind. Außerdem spielen die Muskeln auch bei vielen Funktionen im Körperinnern eine wichtige Rolle (Herz-, Darmmuskulatur). Angesichts dieser Bedeutung der Muskulatur sind ihre Eigenschaften in Ruhe und Tätigkeit von großem Interesse und bedürfen daher einer eingehenden Besprechung.

Bei den höheren Tieren tritt uns die Muskulatur in zwei Formen entgegen, als quergestreifte und als glatte. Auf die anatomischen Eigentümlichkeiten der beiden Muskelarten kann hier nicht eingegangen werden.

I. Optische und mechanische Eigenschaften der Muskulatur.

Die Substanz der glatten Muskelfasern ist positiv einachsig anisotrop. Die Substanz der quergestreiften besteht aus abwechselnd dunkleren und helleren Bändern, welche entsprechend positiv einachsig anisotrop und isotrop sind. Die optische Achse der anisotropen Schichten fällt in die Längsrichtung der Fasern.

Von den mechanischen Eigenschaften hat natürlicherweise die Zugelastizität deshalb besonders interessiert, weil der Muskel bei seiner Belastung mit Gewichten hierauf besonders beansprucht wird. Man versteht unter der Zugelastizität des Muskels die Kraft, welche der Ausdehnung desselben durch Gewichte entgegenwirkt. Wird ein Körper durch geringe Kräfte schon beträchtlich ausgedehnt, so ist seine Zugelastizität gering, bedarf es hierzu großer Kräfte, groß. Wird das belastende Gewicht abgenommen, so kann der gedehnte Körper mittels seiner elastischen Kraft seine ursprüngliche Länge wieder annehmen. Ist dies der Fall, so nennt man die Elastizität vollkommen, bleibt der Körper dagegen gedehnt, unvollkommen.

Der Muskel ist von diesen Gesichtspunkten aus betrachtet, sehr dehnbar, nimmt aber nach dem Aufhören der dehnenden Kraft seine ursprüngliche Länge vollkommen wieder an. Er ist also ein Körper von geringer aber vollkommener Elastizität.

Wenn er belastet wird, so ist er in derselben Lage wie eine Metallfeder, welche sich unter dem Einfluß einer Belastung ausdehnt. Beim Muskel dauert es nach dem Beginn der Belastung längere Zeit, ehe er seine definitive Länge annimmt (Nachdehnung), ebenso verhält sich die Rückkehr zur ursprünglichen Länge nach Aufhören der Belastung (Nachschrumpfung).

Im lebenden Körper ist der Muskel dauernd Sitz elastischer Kräfte, wie man dadurch zeigen kann, daß nach Durchschneidung der Sehne eines Muskels das den Muskel tragende Schnittende sich von dem anderen zurückzieht. Dieser Spannungszustand der Muskulatur kann durch nervöse Einwirkung verstärkt werden. Siehe die Bemerkungen über den *Brondgeestschen* Tonus S. 168.

II. Muskelzuckung.

Wenn der Muskel aus dem Zustand der Ruhe in Tätigkeit übergeht, so wird er kürzer in der Längsrichtung der Fasern und dicker in der Querrichtung, ohne dabei sein Volumen merklich zu verändern. Man nennt diese Veränderung des Muskelzustandes Muskelkontraktion oder Muskelzusammenziehung. Aus diesem Zustande kehrt der Muskel in den ursprünglichen Ruhezustand zurück, wenn dehnende Kräfte auf ihn wirken. Man bezeichnet diese Rückkehr als Musklerschlaffung. Den ganzen Komplex, Zusammenziehung und Erschlaffung, nennt man eine Muskelzuckung.

In den Zustand der Tätigkeit wird der Muskel durch Reize versetzt, die ihm auf natürlichem Wege durch seinen Nerven zugeleitet werden, aber auch künstlich direkt ihn angreifen können. Bei der Zusammenziehung vermag der Muskel mit großer Schnelligkeit beträchtliche Kraft zu entwickeln.

III. Zeitlicher Verlauf der Muskelzuckung.

Je nach den Bedürfnissen des Organismus ist der zeitliche Verlauf der Muskelzuckung außerordentlich verschieden. Man untersucht die zeitlichen Verhältnisse der Muskelkontraktion durch graphische Aufzeichnung der Muskelbewegung. Abbildung 19 gibt das Beispiel einer solchen Aufzeichnungsmethode.

Mittels solcher Untersuchungs-methodik hat man über den zeitlichen Verlauf der Muskelzuckungen folgende allgemeinen Ergebnisse erzielt (Abb. 20).

Die Zuckung beginnt nicht in dem Augenblick des Reizes R, sondern eine meßbare Zeit später in a. Man nennt sie die Latenzzeit des Muskels. Auf diese folgt die Verkürzung, während deren der Muskel Energie entwickelt, Stadium der steigenden Energie (ab). Nachdem die Zusammenziehung ihr Maximum erreicht hat, sinkt die Kurve wieder bis zur ursprünglichen Muskellänge ab, Stadium der sinkenden Energie (bc).

Die Form, in welcher sich dieser Ablauf vollzieht, ist bei verschiedenen Tieren sehr verschieden, wie die Abb. 21 zeigt. Analoge Unterschiede zeigen sich aber auch im Zuckungsablauf beim Muskel ein und desselben Tieres. Sie dokumentieren sich in Dauer der Zuckung und der Latenzzeit sowie im Verhältnis der steigenden und sinkenden Energie. Je nach der Zuckungsdauer unterscheidet man träge und flinke Muskeln. Sie finden sich beide bei ein und demselben Tier; so ist z. B. die Beinmuskulatur vieler Vögel den trägen,

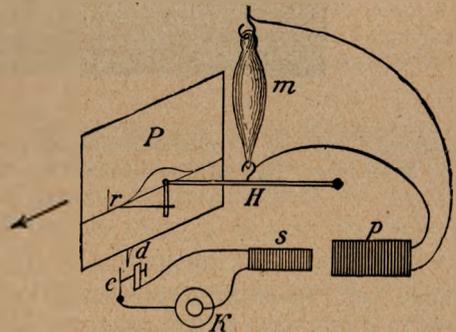


Abb. 19.

Schema der Myographie. P Schreibfläche, deren Bewegungsrichtung durch den Pfeil angegeben ist, H Muskelhebel, m Muskel, p sekundäre Spule eines Transformators, s primäre. p liegt dem Muskel an, s wird durch das Element K gespeist, in dessen Kreis der Reizkontakt liegt, welchen die Nase d der Schreibfläche bei ihrer Bewegung in der Pfeilrichtung öffnet, r Reizmoment.

(Nach Hermann).

die Flügelmuskulatur den flinken Muskeln zuzuzählen. Auch in ein und demselben Muskel kommen träge und flinke Fasern gemischt vor.

Diesen funktionellen Unterschieden entsprechen auch chemische und anatomische. Die flinken Muskeln sind sarkoplasmaärmer als die trägen und sehen meist weißlicher aus als diese, welche von roter Farbe sind. Die Querstreifung der flinken Muskeln ist enger als die der trägen.



Abb. 20.
Zuckungskurve nach *Helmholtz*.

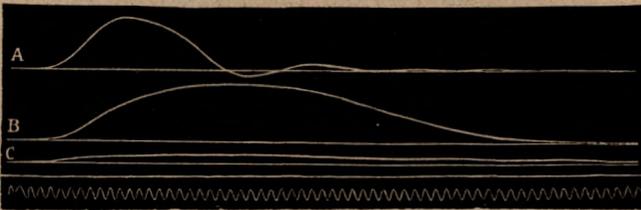


Abb. 21.
Zuckungskurve der Extremitätenmuskeln: A von *Dyticus*. B von *Hydrophilus*. C von *Melolontha*. Sämtlich bei gleicher Geschwindigkeit der Schreibfläche gezeichnet.
(Nach *Rollett*.)

Im allgemeinen ist die Latenzzeit um so kürzer, je kürzer die Zuckungsdauer ist. Beim Froschmuskel ist sie etwa 0,025 Sek., bei Käfermuskeln 0,017—0,075 Sek. Es ist selbstverständlich, daß sie für Muskeln von Insekten, bei denen die ganze Zuckung unter 0,003 Sek. dauert, wie bei der Stubenfliege, erheblich kürzer sein muß. Über die Zuckungsdauer verschiedener Muskeln gibt die folgende Tabelle Aufschluß:

Muskeln von <i>Emys europaea</i> :	
Pectoralis major	1,8 Sekunden
Biceps	0,9 „
Omohyoideus	0,55 „
Muskeln der Fledermaus	0,5 „
Oberschenkelmuskeln von Käfern:	
Melolontha	0,53 „
Hydrophilus	0,35 „
Dyticus	0,11 „
Froschmuskeln:	
Hyoglossus	0,25 „
Gastroknemius	0,12 „
Semimembranosus	0,11 „
Triceps	0,1 „

Flügelmuskeln:

des Kohlweißlings	0,11 Sekunden
der Libelle	0,039 „
„ Wespe	0,009 „
„ Biene	0,005 „
„ Hummel	0,004 „
„ Stubenfliege	0,003 „

IV. Superposition von Zuckungen.

Wenn zwei Reize hintereinander auf den Muskel einwirken, so hängt die Wirkung von dem zeitlichen Intervall der beiden Reize ab. Fällt der zweite Reiz zeitlich nahe mit dem ersten zusammen, so kann seine Wirkung vollkommen ausbleiben. Man nennt die Zeitspanne, in der diese Erscheinung sich zeigt, refraktäre Periode (s. S. 7) und nimmt an, daß infolge des ersten Reizes die Muskulatur eine Weile für einen neuen Reiz unempfindlich ist.

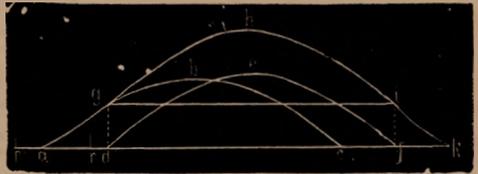


Abb. 22.

Superposition zweier Zuckungen. abc, def sind die Einzelzuckungen, p und r ihre Reizmomente, aghik ist die summierte Zuckung.

Liegt der zweite Reiz zeitlich so, daß seine Wirkung während der Muskelkontraktion, welche dem ersten folgt, manifest wird, so tritt eine Summation beider Reizwirkungen ein. Die Wirkung des zweiten Reizes ist dann so, als ob das Verkürzungsstadium, welches der Muskel im Momente des Wirksamwerdens des zweiten Reizes erreicht hatte, die Ruhelage des Muskels wäre; d. h. also, die Zuckung wird um den Betrag dieser Verkürzung höher. Wird der zweite Reiz wirksam, während der Muskel das Maximum seiner Verkürzung erreicht hat, so wird die Zuckung doppelt so hoch. Die Erscheinung der Superposition illustriert die Abb. 22.

V. Tetanus.

Wirken viele Reize schnell hintereinander auf den Muskel, so erschläft

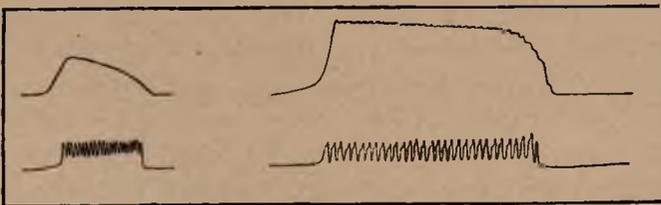


Abb. 23.

Tetanus und unvollkommener Tetanus der roten (obere Kurven) und weißen (untere Kurven) Muskeln des Kaninchens. A Reizintervalle $\frac{1}{10}$, B $\frac{1}{6}$ Sekunde. (Nach Kronecker und Stirling.)

er nicht mehr vollständig, sondern bleibt dauernd verkürzt. Dabei sieht man, wie die Kurve zeigt (Abb. 23), die Kuppen der einzelnen Zuckungen noch

deutlich (unvollkommener Tetanus). Wenn aber die Reizfolge so ist, daß jedesmal im Momente der maximalen Verkürzung oder früher, der neue Reiz wirksam wird, so erschläfft der Muskel nicht mehr, sondern gerät in eine kontinuierliche Dauerverkürzung. Diesen Zustand bezeichnet man als Tetanus des Muskels (Abb. 24). Die zur Erzeugung eines Tetanus nötige Reizfrequenz muß natürlich um so größer sein, je schneller der Muskel zuckt. Beim Froschgastroknemius dauert das Verkürzungsstadium etwa $\frac{1}{20}$ Sekunde. Hier sind also etwa zwanzig Reize in der Sekunde nötig, um einen Tetanus zu erzeugen.

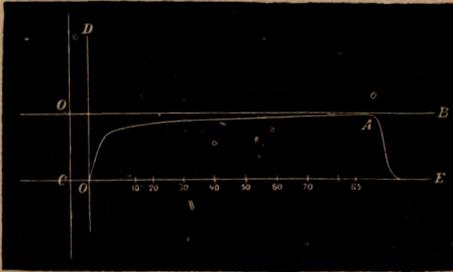


Abb. 24.

Tetanuskurve eines Froschgastroknemius OAE
CE Nullabzisse. (Nach Bohr.)

Daß die Verkürzung des tetanisierten Muskels stärker ist als bei der Einzelkontraktion, bedarf kaum der Erwähnung.

VI. Tonische Kontraktionen.

Vom Tetanus zu unterscheiden ist die tonische Kontraktion, welche man bei wirbellosen Tieren vielfach findet. Sie besteht in einer dauernden Verkürzung eines Muskels, welche tagelang bestehen kann, ohne daß der Muskel dabei Zeichen von Tätigkeit erkennen läßt. Ein und derselbe Muskel kann daher zwei ganz verschiedene Ruhelängen haben. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß diese Einrichtung überaus zweckmäßig ist; denn durch sie ist es möglich, eine Last lange Zeit gehoben zu halten, ohne daß dabei ein Stoffverbrauch stattfindet. Man nennt diese Art tonischer Kontraktion Ruhetonus. Sie ist beobachtet worden an den glatten Schließmuskeln einiger Muschelarten, wie Teichmuschel und Herzmuschel; aber auch an Muskeln von Säugetieren findet man sie unter abnormen Umständen. So ist die Dauerverkürzung der Muskeln bei Vergiftung mit Tetanustoxin oder mit dem Alkaloid Bulbokapnin ein Ruhetonus, ebenso die Muskelverkürzung bei manchen Rückenmarkserkrankungen; ja während der tonischen Verkürzung infolge von Tetanustoxin-Vergiftung speichern die Muskeln sogar Glykogen auf (s. auch S. 48).

Der größte Teil der tonischen Muskelverkürzungen beruht aber auf dauerndem Zufließen von Erregungsimpulsen, gehört also in das Gebiet des Muskeltetanus. Man bezeichnet diesen Tonus als Erregungstonus. Hierher gehört der *Brondgeestsche* Tonus (s. S. 168), die Enthirnungsstarre. Von glatten Muskeln zeigen Erregungstonus die Muskulatur von *Sipunculus*, vom Bluteigel sowie vom *Retractor penis* des Hundes.

Wertvolle Fingerzeige für das Wesen des Tonus kann man erhalten, wenn man das Produkt bildet aus dem Gewicht, welches von der Querschnittseinheit eines verkürzten Muskels getragen wird, und der Zeit, während deren dies geleistet werden kann: Tragerekord von *Bethe*. Die folgende Tabelle gibt darüber Aufschluß:

Art des Muskels	Belastungsprocm ² Querschnitt in Grammen	Tragezeit in Stunden	Tragerekord
Gastrocnemius (Frosch)	600	0,0111	0,0067 · 10 ³
„ (Kröte)	667	0,100	0,0667 · 10 ³
Oberarmflexoren (Mensch)	1050	0,500	0,5250 · 10 ³
Schließmuskel (Teichmuschel)	3000	480	1440 · 10 ³
Ringmuskel der Carotis (Kaninchen)	3500	26000	91000 · 10 ³

Gegenwärtig findet ein lebhafter Meinungsaustrausch darüber statt, ob etwa die tonische Muskelverkürzung und die tetanische durch verschiedene nervöse Elemente beherrscht wird. Seit der Entdeckung, daß jede Muskelfaser durch zwei Nervenfasern, eine markhaltige und eine marklose versorgt wird, und daß nach Resektion des Sympathikus die letztere degeneriert, ist die Frage berechtigt, ob nicht die tonische Verkürzung durch den Sympathikus beherrscht werde. Für den Erregungstonus haben sich keinerlei Anhaltspunkte für diese Meinung beibringen lassen. Für den Ruhetonus ist die Frage ungeklärt. Ebensowenig ist sicheres bekannt, ob in der Muskulatur selber nervöse Elemente vorhanden sind, von denen der Tonus beherrscht werden könnte.

VII. Die willkürliche Muskelkontraktion. Muskelton.

Willkürliche Muskelkontraktionen dauern länger als durch einen einzelnen Reiz erzeugte. Es hat dies seinen Grund darin, daß der natürliche Erregungsvorgang nicht einfach ist, sondern aus einer Reihe von Reizungen besteht. Die Frequenz dieser Reizungen in der Sekunde ist z. B. bei der Taube zwischen 80 und 170.

Daß im Muskel oszillierende Vorgänge bei der willkürlichen Kontraktion im Tetanus statthaben, geht daraus hervor, daß das auskultierende Ohr über

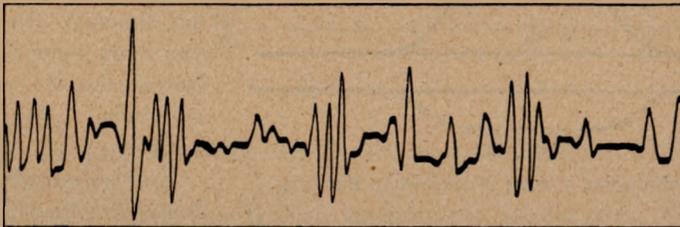


Abb. 25.

Muskelgeräusch des Pectoralis der Taube. 1 mm Abzisse = 0,04 Sek. (Nach O. Weiß.)

dem tetanisch kontrahierten Muskel ein Geräusch hört, den sogenannten Muskelton. Man kann sich diesen Ton ohne weiteres vorführen, indem man nach Verstopfung der Ohren die Zähne kräftig zusammenbeißt. Man hört dann das Muskelgeräusch der Kaumusculatur. Bei künstlicher Reizung des Muskels hängt die Tonhöhe von der Zahl der Reize in der Sekunde ab, der ihre Schwingungszahl gleich ist. Das Geräusch bei willkürlicher Muskelkontraktion zeigt beim Frosche 19—20 Schwingungen in der Sekunde, bei der Taube 80—170, beim Menschen 120—180. Seine photographische Aufzeichnung zeigt Abb. 25.

VIII. Leitung der Erregung im Muskel.

Wenn eine Muskelstelle durch Reiz zur Kontraktion gebracht wird, so bleibt diese nicht auf den Ort der Reizung beschränkt, sondern pflanzt sich mit einer meßbaren Geschwindigkeit nach beiden Richtungen von der Reizstelle in den Muskelfasern fort. Hierbei bleibt sie gebunden an die durch den Reiz erregten Fasern und geht niemals auf benachbarte Fasern über. Die Muskeln haben also wie die Nerven ein doppelsinniges Leitungsvermögen. Wie die Nervenfasern sind die einzelnen Muskelfasern funktionell voneinander isoliert: Prinzip der isolierten Leitung. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung beträgt für menschliche Muskeln 10—13, für Kaninchen 4—5, für Froschmuskeln 3 m in der Sekunde. Von der Reizstärke ist sie unabhängig. Jede Schädigung des Muskels verlängert sie.

Die Stärke der Kontraktion nimmt am blutdurchströmten Muskel im Körper bei ihrer Fortpflanzung nicht ab, sondern bleibt gleich hoch. Am ausgeschnittenen überlebenden Muskel wird sie vom Orte des Reizes aus schwächer, sie zeigt ein „Dekrement“. Schließlich wird das Dekrement so groß, daß die Kontraktion auf die gereizte Stelle beschränkt bleibt (idiomuskulärer Wulst von *Schiff*).

IX. Isotonische und isometrische Zuckung.

Wenn bei konstanter Belastung des Muskels die Reizstärke von der Schwelle her zunimmt, so nehmen die Kontraktionshöhen zunächst zu, bald wird diese Zunahme geringer, um schließlich aufzuhören. Letztere Reize bezeichnet man als maximale, eben wirksame als minimale, zwischen diesen beiden liegende als submaximale, unter der Schwelle liegende als subminimale. Man kann den maximal gereizten Muskel je nach der Aufgabe, die von ihm verlangt wird,

entweder gegen gleichbleibende Belastung arbeiten lassen, oder gegen schnell zunehmende. Die erste Art von Zuckungen nennt man isotonische, die letztere isometrische oder auxotonische.

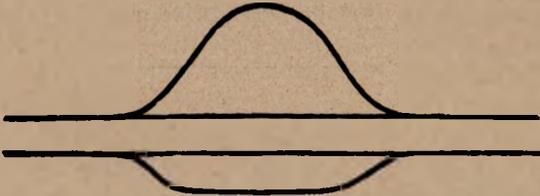


Abb. 26.

Oben: Isotonische, unten: isometrische Zuckung.

Eine isotonische Zuckung leistet der Muskel zum Bei-

spiel, wenn er ein Gewicht, das an seiner Sehne hängt, senkrecht in die Höhe zieht. In diesem Falle bleibt die Belastung, mithin auch die Spannung des Muskels während der ganzen Kontraktion gleich.

Läßt man dagegen den Muskel an einer sehr starren Feder angreifen, welche er nur in ganz geringem Maße durchzubiegen imstande ist, so ist die Verkürzung des Muskels außerordentlich gering, während die Arbeit schnell ein Maximum wird. Der Muskel leistet Arbeit bei gleichbleibender Länge: eine isometrische Zuckung. Beide Zuckungsformen illustriert Abb. 26.

X. Absolute Kraft des Muskels.

Unter absoluter Kraft des Muskels versteht man diejenige Kraft, welche der Verkürzungskraft gerade das Gleichgewicht hält. Um sie zu messen, hängt

man dem Muskel, der zur Wahrung seiner natürlichen Länge unterstützt sein muß, zunehmend Gewichte an, bis er die anhängende Last nicht mehr zu heben vermag. Man nennt dieses Verfahren: Überlastungsverfahren.

Die absolute Kraft eines Muskels ist nicht in allen Phasen der Kontraktion gleich groß, vielmehr nimmt sie mit zunehmender Verkürzung mehr und mehr ab, um auf dem Gipfel der Zusammenziehung gleich Null zu werden. Wenn man diese Abnahme messen will, so hat man dafür zu sorgen, daß ein zu hebendes Gewicht erst in einem Zeitpunkte an den Muskel angreift, zu dem er sich bereits verkürzt hat. Das wird dadurch erreicht, daß man die beiden Enden des Muskels vor jeder neuen Kontraktion einander mehr und mehr nähert und nun die absolute Kraft bestimmt (*Schwannscher Versuch*). So erhält man die absolute Kraft des verkürzten Muskels. Auf diese Weise kann man

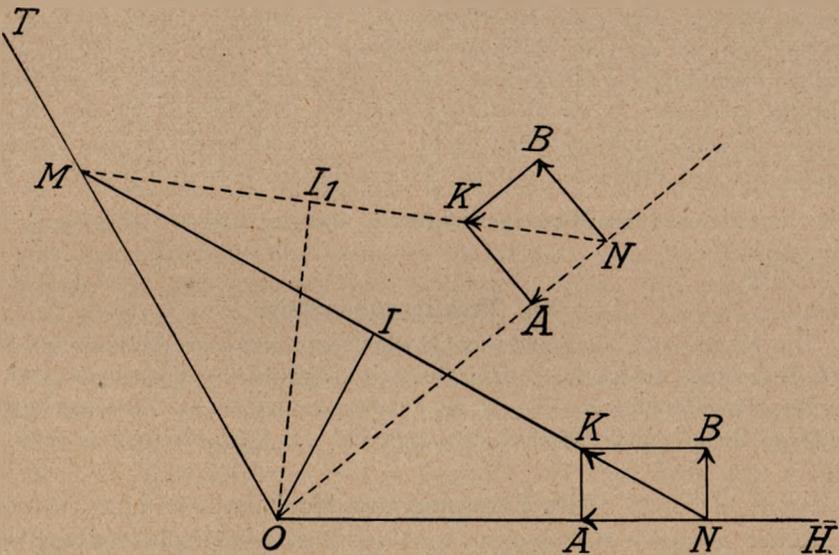


Abb. 27.

feststellen, wie groß die Kraft des Muskels in jeder einzelnen Phase der Verkürzung ist.

Die absolute Kraft des Muskels ist proportional der Zahl der gereizten Muskelfasern, oder mit anderen Worten, dem Querschnitt des Muskels. Bei Froschmuskeln beträgt sie im Tetanus pro cm^2 Querschnitt 3 kg, für die Wadenmuskeln des Menschen etwa 10 kg. Für den Schließmuskel der Teichmuschel 15 kg. Bei Einzelzuckungen ist die Kraft geringer.

Die Abnahme der Muskelkraft während der Verkürzung wird unter natürlichen Bedingungen vielfach dadurch kompensiert, daß die Muskeln derart an einem Hebel angreifen, daß das Moment der Muskelkraft (d. h. das Produkt aus der Kraft und der vom Drehpunkt auf ihre Richtung gefällten Senkrechten) während der Verkürzung zunimmt. Es seien in Abb. 27 OH und OT zwei Knochen, welche in O gelenkig verbunden sind, MN ein Muskel, welcher bei feststehendem OT den Knochen OH um O als Drehaxe zu drehen vermag. Ist die Muskelkraft durch die Länge NK dargestellt, so kann sie nach bekannten

Grundsätzen der Mechanik in zwei Kraftkomponenten zerlegt werden, deren eine NA gegen die Drehaxe gerichtet, mithin unwirksam ist, deren andere NB drehend auf OH wirkt. Infolge der Verkürzung des Muskels MN wird die Komponente NB zunehmend größer auf Kosten der Komponente NA. Hierdurch wird die Abnahme der absoluten Kraft des Muskels während der Kontraktion stets bis zu einem gewissen Grade kompensiert. Ideal wird diese Kompensation, wenn sie so erfolgt, daß das Drehmoment während der Verkürzung des Muskels gleich bleibt. Dieses Moment ist das Produkt aus Kraft und der Projektion der Drehpunkte OI bezüglich OI_1 auf die Richtung der Kraft.

XI. Arbeit des Muskels.

Die mechanische Arbeit des Muskels ist das Produkt aus dem gehobenen Gewicht und der Hubhöhe. Außerdem hebt der Muskel einen Teil seiner eigenen Masse. Der feste Insertionspunkt des Muskels bleibt in Ruhe, der bewegte wird um die volle Hubhöhe gehoben. Es ist daher klar, daß bei gleichmäßiger Verteilung der Muskelmasse über den ganzen Muskel die an der Muskelsubstanz geleistete Arbeit so ist, als wenn der Muskel sein eigenes Gewicht um die halbe Hubhöhe gehoben hätte. Die Gesamtenergie ist also gleich der Summe aus den Produkten erstens: des gehobenen Gewichtes p und der Hubhöhe h , zweitens: des Muskelgewichtes m und der halben Hubhöhe $\frac{h}{2}$, also $ph + m \frac{h}{2}$.

XII. Verkürzungsgröße.

Die Verkürzung der einzelnen Muskelfasern kann im Tetanus 60—80% ihrer Ruhelänge ausmachen. Die Verkürzungsgröße des Muskels ist also von der Faserlänge abhängig. Sie ist im Tetanus größer als bei Einzelzuckungen; für träge Muskeln des Frosches etwa neunmal, für flinke dreimal so groß.

XIII. Erregung des Muskels.

Unter normalen Bedingungen wird der Muskel durch die Reizung seines Nerven erregt. Man bezeichnet dieses natürliche Erregungsmittel als adäquaten Reiz. Andererseits ist der Muskel auch durch künstliche Reize aller Art, wie mechanische, chemische, osmotische, thermische und elektrische Reize erregbar. Diese bezeichnet man als inadäquate Reize.

Da jeder Muskel von Nervenfasern durchsetzt ist, so ist der Zweifel berechtigt, ob der Erfolg der direkten Reizung nicht auf der Erregung von Nervenfasern beruht. Will man feststellen, ob der Muskel direkt reizbar ist, so muß man die Nervenfasern ausschalten. Dies gelingt mittels des Kurare, eines Giftes, welches zahlreiche Stämme Südamerikas zu Jagd und Kampf benutzen. Seine Wirkung besteht darin, daß die Muskulatur und das Nervensystem vollkommen intakt bleiben, während die Nervenendorgane gelähmt werden. Da der Muskel auch nach Kurarevergiftung für inadäquate Reize erregbar bleibt, so ist damit die direkte Erregbarkeit des Muskels bewiesen.

XIV. Reizung des Muskels.

Der Muskel ist für mechanische, chemische, osmotische, thermische und elektrische Reize erregbar. Die ersten drei Reizgattungen sind im Vergleich mit der

letzteren wenig untersucht. Die Betrachtung beschränkt sich daher auf die elektrische Reizung. Da die Resultate im wesentlichen dieselben sind wie bei der Nervenreizung, so sei auf das Kapitel II verwiesen.

XV. Elektrotonus s. Kap. II, S. 17.

XVI. Elektrische Erscheinungen am Muskel.

Sie sind in allen wesentlichen Punkten denen der Nerven gleich (s. Kap. II), in einigen wichtigen Punkten müssen die Erfahrungen am Muskel zur Ergänzung dessen angeführt werden, was bereits beim Nerven angeführt ist.

Die Aktionsströme der Muskulatur sind kräftig genug, um einen Nerven zu erregen, der über einen gereizten Muskel gelegt worden ist: sekundäre Zuckung, sekundärer Tetanus von *Matteucci*. Die sekundäre Zuckung kann man beobachten, wenn der N. ischiadicus eines Frosches auf das schlagende Froschherz gelegt wird. Kurz vor jeder Systole zuckt der Froschschenkel. Auch am N. phrenicus von Warmblütern, wenn er aus seiner Scheide isoliert ist und nun auf das schlagende Herz gebracht wird, sieht man in analoger Weise Erregungen an den daraus hervorgehenden Zuckungen des Zwerchfelles.

Der Aktionsstrom des Muskels fällt in das Stadium der latenten Reizung. Bei dem soeben beschriebenen Versuche am Froschherzen kann man sich von dieser Tatsache ohne weiteres überzeugen, denn die Zuckung des Schenkelmuskels geht hier der Systole deutlich voran. Bei schneller verlaufenden Zuckungen hat man dasselbe durch graphische Aufzeichnung der Zuckungskurve und des Aktionsstromes zeigen können.

Muskelzuckungen, welche durch natürliche Innervationen ausgelöst werden, bestehen, wie bereits erwähnt, aus einer Reihe von Einzelaktionen. Das zeigt sich am sogenannten Muskelton und findet auch seinen Ausdruck im Ablauf der Aktionsströme, die hier ebenfalls aus einer Reihe von Einzelaktionsströmen bestehen. Im Gegensatz dazu liefert der künstliche Einzelreiz einen zweiphasischen Aktionsstrom.

XVII. Wärmebildung im Muskel.

Die Muskeln zeigen auch in ruhendem Zustande dauernd Bildung von Wärme. Mit der Tätigkeit nimmt die Wärmeproduktion zu.

Wenn man einen Muskel mit gleich starken Reizen bei zunehmender Belastung reizt, so steigt die mechanische Arbeit des Muskels mit zunehmender Belastung; zugleich steigt auch die Wärmeproduktion. Die gesamte, vom Muskel erzeugte Energie ist gegeben durch die Summe aus mechanischer Arbeit und Wärme. Die Muskelmaschine arbeitet um so ökonomischer, je größer die mechanische Arbeit im Verhältnis zur Wärmeproduktion ist. Versuche haben nun gelehrt, daß der Muskel in gewissen Grenzen um so ökonomischer arbeitet, je stärker er belastet ist, wie die Tabelle auf S. 46 lehrt.

Aus der Tabelle geht hervor, daß bei mittlerer Belastung die mechanische Arbeit etwa ein Viertel der Wärmeproduktion beträgt, während sie bei geringer Belastung auf etwa ein Siebzehntel sinkt.

Der Muskel produziert auch Wärme, wenn er sich kontrahiert, ohne Arbeit zu leisten. Das ist z. B. der Fall, wenn die Verkürzung durch zu große Be-

Belastung in Gramm	Wärmeproduktion in Mikrokalorien	Arbeit in Grammmillimetern	Wärmeäquivalent der Arbeit in Mikrokalorien	Quotient aus Arbeit und Wärme
0	14,6	0	0	0
20	18,3	465	1,09	1 : 16,7
40	19,7	802	1,88	1 : 10,5
80	23,9	1420	3,34	1 : 7,1
120	24,2	1914	4,50	1 : 5,4
160	25,8	2402	5,64	1 : 4,6
200	25,6	2905	6,83	1 : 3,7
160	26,2	2402	5,64	1 : 4,6
120	23,3	1914	4,50	1 : 5,2
80	21,9	1420	3,34	1 : 6,6
40	19,5	802	1,92	1 : 10,2
20	18,0	465	1,09	1 : 16,6
0	13,4	0	0	0

lastung verhindert wird, oder wenn der Muskel im Tetanus ein Gewicht gehoben hält. In beiden Fällen leistet er keine mechanische Arbeit, vielmehr tritt seine gesamte Energieproduktion in Form von Wärme zutage. In diesem Fall ist die Wärmebildung also das einzige Maß für den Stoffverbrauch im Muskel, während bei gleichzeitiger Verkürzung der Stoffverbrauch proportional der mechanischen Arbeit und der Wärmeproduktion ist.

Man ersieht aus dem Gesagten, daß der Muskel einen großen Teil seiner chemischen Spannkraft nicht in mechanische Arbeit, sondern in freie Wärme verwandelt. Er gleicht hierin allen Maschinen. Von Interesse ist es, den Wirkungsgrad der Muskelmaschine mit dem technischer Maschinen zu vergleichen. Man versteht darunter das Verhältnis der nutzbaren Arbeit zu der gesamten Energie. Bei Dampfmaschinen kann der Wirkungsgrad bis zu $\frac{1}{7}$, bei Explosionsmotoren (Dieselmotor) bis zu $\frac{1}{2,5}$ ausmachen; der Muskel steht, günstigste Bedingungen vorausgesetzt, in der Mitte zwischen diesen beiden mit $\frac{1}{3,7}$ (vergleiche die Tabelle).

Eine wichtige Frage für das Verständnis der chemischen Vorgänge im Muskel ist die Feststellung des Zeitpunktes der Wärmebildung während der Muskelzuckung. Nach neueren Untersuchungen fällt sie nur zum Teil in die Phase der Verkürzung, zum anderen Teile in die Erschlaffungszeit. Dieser zweite Anteil der Wärmeproduktion im Muskel fällt weg, wenn die Sauerstoffzufuhr gesperrt ist. Man ist deshalb zu der Vorstellung gekommen, daß die S. 47 geschilderten chemischen Prozesse im Muskel, der Prozeß während der Verkürzung sowohl wie der ihm folgende Oxydationsprozeß, mit Wärmebildung verbunden seien. Diese Folgerung ist aus dem Vergleiche der Wärmeentwicklung in einem lebenden und einem toten Muskel geschlossen worden, welche beide mit Wechselströmen tetanisiert wurden. Bei dem lebenden Muskel überdauerte die Wärmebildung den Akt der Durchströmung wesentlich.

Die beiden Prozesse sind den Vorgängen bei Ladung und Entladung eines Akkumulators zu vergleichen: der erste ist analog der Entladung unter Leistung von Wärme und Arbeit, der zweite der Ladung unter Umwandlung von Wärme aus Verbrennungsprozessen in energiehaltiges Material.

XVIII. Stoffwechsel der Muskeln.

(S. auch Oppenheimer, Grundriß der Biochemie, 3. Auflage.)

Über den Stoffwechsel des Muskels kann an dieser Stelle nur insoweit berichtet werden, als das Verständnis der Vorgänge bei der Kontraktion es erfordert. Im übrigen verweise ich auf die betreffenden Kapitel der Biochemie.

Von den Stoffen, welche den Muskel zusammensetzen, scheinen die Eiweißkörper Myosin und Myogen bei der Kontraktion keine Rolle zu spielen. Vollkommen unklar ist die Rolle der Fette und Lipoide, während über der Bedeutung der Kohlehydrate, Glykogen, Dextrin, Maltose, Glukose, ein wenig mehr Licht liegt. In geringer Menge finden sich im Muskel die früher als Extraktivstoffe bezeichneten Körper, 1. stickstoffhaltige: Kreatin, Kreatinin, Farbstoffe, 2. stickstofffreie: Inosit, Fleischmilchsäure. Von anorganischen Stoffen findet man Salze und Gase, von letzteren Kohlensäure und Stickstoff. Bemerkenswert ist, daß freier Sauerstoff aus dem Muskel nicht auspumpbar ist.

Um zu erkennen, welche Bedeutung die genannten Stoffe für die Muskelzuckung haben, sind zunächst die materiellen Veränderungen des Muskels während der Tätigkeit zu untersuchen. Es ist seit langem bekannt, daß der Muskel sowohl im Körper als auch in ausgeschnittenem Zustande bei seiner Arbeit mehr Kohlensäure erzeugt und mehr Sauerstoff verbraucht als in der Ruhe. Ferner weiß man, daß die Muskelarbeit anaerob, d. h. ohne Sauerstoffverbrauch lange Zeit weitergeleistet werden kann. Dabei wird Kohlensäure abgegeben. Deshalb lag zunächst die Annahme nahe, die Muskeltätigkeit beruhe auf einem Spaltungsprozeß, einer Art von Gärung, bei welcher eines der Spaltungsprodukte Kohlensäure sei. Es hat ich aber gezeigt, daß die Kohlensäure, welche bei anaerober Tätigkeit erzeugt wird, aus dem Mononatriumkarbonat des Muskels stammt. Sie wird aus diesem Salze ausgetrieben durch eine Säure, die bei der Muskeltätigkeit entsteht. Es scheint sich dabei um Fleischmilchsäure zu handeln. Die Milchsäure wäre daher als eines der Spaltungsprodukte bei der anoxybiotischen Tätigkeit des Muskels anzusehen.

Für ihre Bildung kommen in erster Linie die Kohlehydrate des Muskels in Frage. Hierfür spricht vor allem die Tatsache, daß diese bei der Muskeltätigkeit in erster Linie verbraucht werden. Sie sind aber nicht die unmittelbare Vorstufe der Muskeltätigkeit; das geht daraus hervor, daß Milchsäure im Muskel gebildet werden kann, ohne daß der Kohlehydratgehalt sich ändert. Das geschieht z. B. beim Zerschneiden von frischen Muskeln oder im Muskelpreßsaft. So ist man zu der Vorstellung gekommen, daß aus den Kohlehydraten sich eine Vorstufe der Milchsäure bildet, die man Laktazidogen genannt hat. Nach *Embden* ist das Laktazidogen mit Hexosediphosphorsäure identisch $C_6H_{10}O_4(PO_4H_2)_2$. Diese Verbindung ist aus der Hefegärung bereits bekannt. Aus ihr soll bei der Muskeltätigkeit die Milchsäure gebildet werden. Als Stütze für diese Anschauung dient der Befund, daß im Preßsaft von Muskeln neben Milchsäure Phosphorsäure auftritt und daß Zusatz von Hexosediphosphorsäure die Milchsäurebildung im Preßsaft vermehrt, was andere organische Phosphorverbindungen des Organismus nicht tun. Wir können also annehmen, daß bei der Tätigkeit des Muskels Milchsäure aus Kohlehydraten entsteht. Das zeigt sich auch an dem Sauerwerden der Reaktion des Muskels gegen Lackmuspapier bei der Tätigkeit.

Der Milchsäuregehalt des Muskels nimmt mehr und mehr zu, wenn die Sauerstoffzufuhr zum Muskel gesperrt ist, dabei ermüdet der Muskel mehr und mehr. Sauerstoffzufuhr beseitigt die saure Reaktion des Muskels und zugleich die Ermüdungserscheinungen.

Wir kommen daher zu dem Schlusse, daß die Muskelverkürzung nicht aus einem Oxydationsvorgange resultiert. Die Oxydationsprozesse setzen erst später ein; sie scheinen der Zerstörung schädlicher Stoffe zu dienen, in erster Linie vielleicht der Milchsäure, daneben vermutlich auch dem Aufbau energiegebender Substanz.

Für den Ruhetonus des Muskels nehmen manche Autoren einen besonderen Stoffwechsel an, indem sie Verbrauch eiweißartiger Substanz aus der Vermehrung des Kreatingehaltes des Muskels im Tonus schließen, während Glykogen gespeichert werden kann. Wenn wirklich während der tonischen Kontraktion nennenswerte Mengen Eiweiß verbraucht würden, so müßte man das an den übrigen Zeichen des Stoffverbrauches, Wärmebildung usw. wahrnehmen können. Das scheint aber bei dem Ruhetonus nicht der Fall zu sein.

XIX. Ermüdung und Erholung des Muskels.

Die Ermüdung der Muskulatur zeigt sich erstens in einer Abnahme der Zuckungshöhe und an einer Verlängerung der Zuckungsdauer. Sie ist ferner abhängig von der Art der Reizung.



Abb. 28.

Verlängerung der Zuckungsdauer durch Ermüdung des Muskels. (Nach Rollett.)

Bei Anwendung rhythmischer Reize zeigt sich, wenn diese untermaximal sind, ein Ansteigen der Zuckungshöhe mit jedem neuen Reize bis zu einem Maximum, dann bleibt die Zuckungshöhe eine Zeitlang unverändert, um dann langsam, aber kontinuierlich abzusinken (Treppe). Verwendet man maximale Reize, so sinken die Zuckungshöhen von Zuckung zu Zuckung kontinuierlich ab.

Den Einfluß der Ermüdung auf die Dauer der Zuckung illustriert Abb. 28, in welcher die Kurvenscharen 1—6 die ersten Zuckungen von je 50 darstellen. Wie man sieht, werden die Zuckungen immer gedehnter, ohne daß die Höhe wesentlich abnehme.

Von größtem Einflusse auf die Ermüdung ist die Zahl der Reize in der Zeiteinheit. Es gibt am normalen blutdurchströmten Muskel für jeden Muskel eine besondere Reizperiode, bei welcher eine Ermüdung nicht eintritt. Für die Muskulatur des Herzens und der Atmung ist diese Periode von der Natur gegeben. Sie beträgt für den Herzschlag beim Menschen 72 und für die Atemmuskulatur 16 in der Minute. Andere Muskeln zeigen andere Perioden. Den

Einfluß der Reizfrequenz auf die Ermüdung illustrieren die Kurven der Abb. 29.

Sie sind sämtlich bei gleicher Lineargeschwindigkeit der bewegten Schreibfläche aufgenommen. Aus ihnen geht hervor, daß die Ermüdung um so schneller eintritt, je frequenter die Reizung ist, sowie daß sie von einer bestimmten Frequenz ab ausbleibt.

Von sehr bedeutendem Einflusse auf die Schnelligkeit der Ermüdung ist selbstverständlich die Größe der Arbeit, welche bei jeder einzelnen Aktion geleistet wird. Die Ermüdung tritt um so schneller ein, je größer jene ist. Die Erholungspausen müssen daher entsprechend verlängert werden. Die Kunst, ausdauernde Arbeit zu leisten, besteht also darin, nach jeder Arbeitsgröße die zur Erholung des Muskels nötige Ruhezeit einzuschalten.

Je weiter die Ermüdung vorgeschritten ist, desto länger muß die Erholung dauern, wenn der Muskel wieder voll leistungsfähig werden soll.

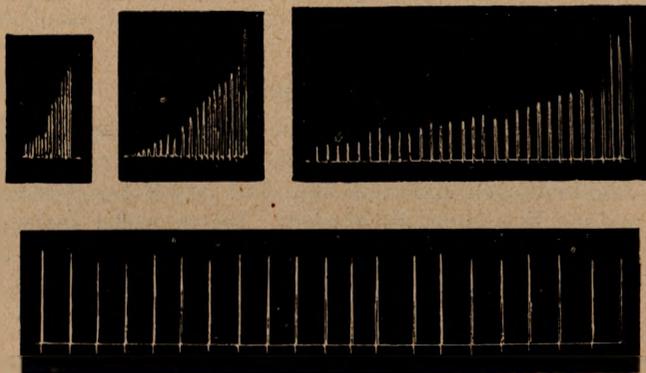


Abb. 29.

Verlauf der Ermüdung bei verschiedener Frequenz der Reizung. (Nach *Maggiora*.)

Bei den Ermüdungserscheinungen hat man zu berücksichtigen, daß auch die nervösen Mechanismen ermüden. Das zeigt sich besonders beim Einüben von Arbeitsleistungen. Hier wirkt anhaltendes Üben vielfach schädlich, ja, es kann gewonnene Fähigkeiten wieder vernichten. Werden Übungen und Arbeitsleistungen unter Berücksichtigung der oben entwickelten Gesichtspunkte vorgenommen, so können sie zu einer Vermehrung der Leistungsfähigkeit führen, welche auch im anatomischen Verhalten des Muskels in einer Zunahme seines Volumens ihren Ausdruck findet.

Die Erfahrungen der Muskelphysiologie, wie sie soeben mitgeteilt sind, hat man für die Arbeit der Berufsarbeiter in dem sogenannten Taylorsystem verwertet. So ist es z. B. gelungen, bei Schaufelarbeiten durch systematische Veränderung der geschauelten Last die geleistete Arbeit fast zu vervierfachen, ohne daß die Ermüdung der Arbeiter dadurch vergrößert worden wäre.

XX. Ursache der Ermüdung.

Die Ermüdung kann ihren Grund haben in Mangel an energiegibender Substanz oder im Überschuß von Abbauprodukten, die bei der Muskeltätigkeit

entstehen. Wir wissen, daß bei der Muskeltätigkeit Kohlensäure und andere Säuren, darunter Milchsäure, gebildet werden. Beide lähmen die Tätigkeit der Muskeln. Es ist daher nötig, daß sie weggeschafft werden. Einen Beweis dafür, daß derartige Stoffe in der Tat bei der Arbeit gebildet werden, liefert die Tatsache, daß Extrakte ermüdeten Muskeln, frischen Tieren eingespritzt, bei dieser Ermüdung hervorrufen.

Daß auch der Mangel an energiegebenden Stoffen Ermüdung des Muskels erzeugen kann, ist selbstverständlich. Sobald daher die Dissimilationsprozesse dauernd größer sind als die Assimilationsprozesse, muß Erschöpfung des Muskels aus Mangel an energiegebender Substanz eintreten. Dies kann man beweisen für den Sauerstoff, dessen Mangel zwar eine Zeitlang ohne Schaden ertragen wird, schließlich aber zum Aufhören der Muskeltätigkeit führt. Der Mangel an energiegebenden Stoffen wirkt viel schädlicher als die Anhäufung ihrer Endprodukte. So erholen sich durch Kohlensäureüberschuß gelähmte Muskeln nach Hinwegschaffung der Kohlensäure wieder, während aus Sauerstoffmangel längere Zeit gelähmte Muskeln endgültig funktionsunfähig werden.

XXI. Muskelgefühl.

Die Muskeltätigkeit wird durch Empfindungen begleitet, welche durch besondere sensible Nerven den Zentralorganen zugeleitet werden. Wir haben durch diese Empfindungen Kenntnis von dem Grade der Anstrengung, der Verkürzung und der Ermüdung des Muskels. Bei zu großer Inanspruchnahme des Muskels vermitteln die Muskelnerven Schmerzempfindungen und wirken auf diese Weise regulierend auf die Tätigkeit der Muskeln ein.

XXII. Lebensbedingungen des Muskels.

Unerläßlich für das Leben des Muskels ist seine Versorgung mit arteriellem Blute. Absperrung der Blutzirkulation führt zur Lähmung und zum Tode. Bei der Tätigkeit ist die Blutversorgung des Muskels erheblich größer als in der Ruhe. So steigt z. B. für den Lippenheber des Pferdes die Blutmenge, die ihn in der Tätigkeit durchströmt auf 85% des Muskelgewichtes, während sie in der Ruhe nur 17½% desselben beträgt. Die Blutgefäße des Muskels zeigen bei der Tätigkeit eine erhebliche Erweiterung.

Eine zweite Lebensbedingung ist der Zusammenhang des Muskels mit dem Zentralnervensystem. Dauernde Unterbrechung dieses Zusammenhanges führt zum Untergange oder der Degeneration des Muskels. Nach der Lösung des Zusammenhanges zwischen Muskel und Zentralorgan ist seine Erregbarkeit zunächst herabgesetzt. Nach einigen Tagen wird sie erhöht, was einige Wochen andauert. Danach sinkt sie allmählich durch Monate hindurch. Während des Stadiums der erhöhten Erregbarkeit treten am Muskel vielfach Zuckungen einzelner Muskelbündelchen auf, eine Erscheinung, die man auch beim Absterben beobachtet, man nennt sie fibrilläre Muskelzuckungen.

Bei dauerndem Nichtgebrauch erfährt der Muskel eine Reduktion seines Volumens und seiner Leistungsfähigkeit, geht aber nicht zugrunde. Aus dieser „Atrophie“ kann er durch Übung wieder normal gemacht werden.

Zu den Lebensbedingungen gehört auch die Unversehrtheit des flüssigen Milieus, welches die Muskelfasern umgibt.

Man kann Froschmuskeln durch Auslaugen mit einer 7% Rohrzuckerlösung unerregbar machen. Durch Übertragung in Salzlösungen kann die Erregbarkeit wiederhergestellt werden. In der folgenden Tabelle sind im vertikalen Kopfe die Anionen, im horizontalen die Kationen aufgereiht. Die Zeichen in den Stäben bedeuten die Wirkung der Ionenkombinationen auf gelähmte Rohrzuckermuskeln. + bedeutet, daß die Erregbarkeit wiederkehrt, — das Gegenteil.

	K	Rb	NH ₄	Cs	Na	Li	Ba	Ca	Mg	
Tartrat	—				+	+				
SO ₄	—	—	—	—	+	+				
HPO ₄	—				+	+				
Acetat	—				+	+				
Cl	—	—	+	+	+	+	+	+	+	
Br	—	—			+					
NO ₃	—				+	+				
J	—	—			+					

Die wiederherstellende Wirkung der Kationen geschieht abnehmend in der Reihenfolge

Na, Li, Cs, NH₄, Rb, K,

die der Anionen

SCN, J, NO₃, Br, Cl, CH₃COO, SO₄, Tartrat, Zitrat.

Die Salze des Kaliums mit den Anionen Sulfat, Tartrat, Phosphat, Äthylsulfat, Acetat dringen nicht in den Muskel ein und lähmen ihn doch. Seine Erregbarkeit kehrt in Kochsalzlösung schnell wieder. Dagegen lähmen die Kalisalze mit dem Anion Chlorid, Bromid, Zitrat, Jodid, indem sie in den Muskel eindringen. Die Lähmung geht in Kochsalzlösung nicht zurück. Man erklärt die Wirkung der ersten Gruppe durch Einflüsse der Salze auf die Kolloide der Plasmahaut.

Auch auf das elektromotorische Verhalten der Muskeln wirken die Salze ein. Im allgemeinen besteht Parallelismus zwischen der Aufhebung der Erregbarkeit und der Entstehung eines Ruhestromes durch Eintauchen in Salzlösungen. Umgekehrt stellen diejenigen Salze, welche das elektrische Verhalten des Muskels nicht alterieren, die Erregbarkeit der Rohzuckermuskeln wieder her.

XXIII. Totenstarre, Wärmestarre, Wasserstarre.

Nach dem Tode verlieren die Muskeln dauernd ihre Erregbarkeit. Dabei ändern sie ihr physikalisches Verhalten sehr wesentlich, indem ihre Konsistenz teigig wird, sie sich weder dehnen lassen, noch sich auf Reize verkürzen. Ihr Aussehen ist opak und trübe. Man bezeichnet diesen Zustand als Totenstarre des Muskels.

Die Starre beginnt nicht an allen Muskelgebieten im gleichen Zeitpunkte nach dem Tode. Beim Menschen beginnt sie am Herzen und am Zwerchfell,

ergreift dann die Muskulatur der Kiefer und des Nackens, danach den Rumpf, die oberen und zuletzt die unteren Extremitäten (*Nystensches Gesetz*). Andere Warmblüter verhalten sich anders. Flinke Muskeln erstarren im allgemeinen schneller als träge.

Die Erstarrung des Muskels gleicht in vielen Punkten dem Kontraktionsvorgange. Am isolierten Muskel zeigt sich bei der Erstarrung eine Verkürzung und Verdickung ohne Volumänderung. Bei der Verkürzung kann Energie entwickelt werden, welche an Größe zwischen der Energie der Einzelzuckung und des Tetanus steht. Ferner entwickelt die Muskulatur bei der Erstarrung Wärme. Sie ist wie bei der Zuckung das Resultat chemischer Prozesse. Auch im chemischen Verhalten ähnelt der erstarrende Muskel dem gereizten. Es entsteht Kohlensäure und eine Säure, die blaues Lackmuspapier rötet, wahrscheinlich Milchsäure. Der Glykogenvorrat nimmt bei der Erstarrung ab, die Eiweißstoffe gerinnen.

Nach einiger Zeit löst sich die Erstarrung wieder. Früher glaubte man, die Lösung erfolge durch Verflüssigung des Muskelinhaltes infolge der Fäulnis; man hat aber zeigen können, daß sie ohne die Gegenwart von Fäulnisregern ebenfalls eintritt. Der Vorgang gehört also unter die sogenannten autolytischen (s. S. 10).

Worin das Wesen der Totenstarre besteht, weiß man nicht. Bemerkenswert ist, daß reichliche Versorgung des Muskels mit Sauerstoff die Totenstarre verhindert. Diese Tatsache ist angesichts der oben für die Kontraktionsfähigkeit des Muskels entwickelten Bedeutung des Sauerstoffes von besonderer Bedeutung.

Auf den Eintritt der Totenstarre hat das Zentralnervensystem einen großen Einfluß. Durchschneidung des zugehörigen Nerven verlangsamt, subminimale Reizung beschleunigt den Eintritt der Starre.

Ebenso tritt sie mit steigender Temperatur beschleunigt ein. Temperaturen von 40° bringen den Froschmuskel, von 45—50° den Warmblütermuskel zu sofortiger Erstarrung. Diese als Wärmestarre bezeichnete Totenstarre unterscheidet sich von der zuerst geschilderten dadurch, daß sie sich nicht wieder löst.

Während die Grenze von totenstarrem oder wärmestarrem Muskel gegen lebendigen sich wie eine Demarkationsfläche (s. S. 22) verhält, zeigt ein wasserstarrer Muskelteil keine Potentialdifferenz gegen einen normalen. Man erzeugt die Wasserstarre mittels Durchspülung der Muskulatur durch destilliertes Wasser. Die Muskeln werden danach unter Krämpfen starr und nehmen ein opakes Aussehen an. Die Wasserstarre läßt sich beseitigen, wenn die Muskulatur hinterher mit *Ringerscher Lösung* durchspült wird. Sie scheint also auf dem Herausdiffundieren von Elektrolyten aus der Muskelsubstanz zu beruhen.

Eine besondere Art der Totenstarre ist die sogenannte kataleptische Starre. Sie ist gelegentlich nach heftigen Muskelanstrengungen beobachtet. Die Muskeln erstarren in dem Kontraktionszustande, den sie im Augenblick des Todes hatten. Die Haltung des Körpers bleibt daher die gleiche wie im Leben.

Anhang.

1. Physiologie der glatten Muskeln.

Die Physiologie der glatten Muskeln setzt der Forschung erheblich größere Schwierigkeiten entgegen als die der quergestreiften. Das hat seinen Grund darin, daß sie reichlich mit Nerven und Ganglienzellen durchsetzt sind, welche man im allgemeinen von ihnen nicht trennen kann.

Von mechanischen Eigenschaften ist bemerkenswert die große Dehnbarkeit; dies zeigt sich an Hohlorganen mit glattmuskeliger Wand, die durch den Druck ihres Inhaltes sehr stark ausgedehnt werden können. Dabei kann man beobachten, daß ähnlich wie bei Kautschukballons der Druck nicht proportional der Dehnung zunimmt, sondern für verschiedene Füllungszustände gleich sein kann.

Der Kontraktionsablauf geschieht bei den glatten Muskeln prinzipiell nicht anders wie bei den quergestreiften. Im allgemeinen dauert er länger. Das zeigt sich an der Latenzzeit sowohl als auch an der Zuckung. So beträgt die Latenzzeit für die Kontraktion des Sphincter iridis bis zu $\frac{1}{2}$ Sekunde. Die Zuckungsdauer desselben Muskels mehr als 4 Sekunden. Die Muskulatur des Froschmagens hat eine Latenzzeit von etwa 1 Sekunde, eine Kontraktionsdauer von 75—100 Sekunden.

Für dasselbe Objekt beträgt die absolute Kraft 1—1,4 kg pro cm^2 Muskelquerschnitt. Die Verkürzungsgröße ist bei der Einzelzuckung gleich 45%, beim Tetanus gleich 59% der Muskellänge.

Die Erregung wird von Muskelzelle zu Muskelzelle fortgeleitet. Das Prinzip der isolierten Leitung existiert hier also nicht.

Alle die Reize, welche die quergestreifte Muskulatur erregen, wirken auch auf die glatte, nur bedarf es hier erheblich größerer Energiemengen als bei jener. Um den Magenring des Frosches durch eine Kondensatorentladung zu erregen, sind 2000 Erg. nötig. (Beim Skelettmuskel 0,4 Erg.) Die durch diesen Reiz ausgelöste Energie ist nur 50—100 Erg. Besonders bemerkenswert ist, daß gewisse glatte Muskelzellen in der Iris von Amphibien durch Licht erregt werden können. Diese Zellen unterscheiden sich von ihresgleichen durch Pigmentierung.

Bei wiederholter Reizung läßt sich eine refraktäre Periode an der nervenfreien Muskulatur nicht nachweisen, wohl aber bei Erhaltung der Innervation. Man hat diese Tatsache an der Ringmuskulatur des Katzendarmes nachweisen können, welche man leicht von ihrem Nervenzentrum, dem *Auerbachs*chen Plexus, trennen kann.

Durch die Reizung lassen sich auch Hemmungswirkungen auslösen, besonders dann, wenn der Muskel sich in einem Zustande tonischer Kontraktion befindet. So kann man die Kontraktion des Schließmuskels der Teichmuschel durch Reizung ihres Nerven aufheben, ebenso den Tonus des Retractor penis. Bekannt ist die Erscheinung auch an der Darmmuskulatur.

Die elektrischen Erscheinungen der glatten Muskeln sind im Prinzip denen der quergestreiften gleich. Die tonischen Kontraktionen, wie sie z. B. am Schließmuskel der Teichmuschel beobachtet werden, sind nicht wie beim Tetanus des Skelettmuskels oszillatorischer Natur, sondern sie sind von einem einzigen elektrischen Vorgang begleitet, der sich bei der Verkürzung abspielt.

Beim Retractor penis findet man dagegen Aktionsströme, die in Intervallen von $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{9}$ Minute mit einer Geschwindigkeit von 1—7 mm in der Sekunde sich im Muskel fortpflanzen.

Die glatte Muskulatur ist durch zwei Erscheinungen ausgezeichnet, welche ihre Untersuchung sehr erschweren, durch tonische Kontraktionen und rhythmische Zusammenziehungen. Oft gelingt es durch einen einzigen Reiz die ruhende Muskulatur in rhythmische Erregung zu versetzen. An der Ringmuskelschicht des Darmes verschwanden diese rhythmischen Zusammenziehungen nach Abtrennung des *Auerbachs*chen Plexus. Sie hängen hier also von Zentralorganen ab.

Über die Natur der tonischen Zusammenziehungen s. S. 40.

2. Theorien der Muskeltätigkeit

Ähnliche Erwägungen wie bei der Protoplasmabewegung (S. 35) hat man auch für die Erklärung der Muskeltätigkeit angestellt. Ebensovienig wie bei jener haben wir klare Vorstellungen, welche Ursachen die Inotagmen zur Formveränderung bringen oder welche Prozesse die Oberflächenspannung verändern.

Daß chemische Vorgänge in letzter Instanz die Ursache der Kontraktion sind, ist ganz sicher. Wie diese Prozesse ablaufen, weiß man nicht. Ein Teil der Forscher nimmt an, daß hierbei entwickelte Wärme alles weitere einleite, andere nehmen an, daß die chemischen Geschehnisse unmittelbar zur mechanischen Wirkung kommen. Gegen die Anschauung, daß die gebildete Wärme die Ursache für die Kontraktion sei, sprechen die oben angeführten Beobachtungen, nach denen die hauptsächlichste Wärmeproduktion dem Kontraktionsvorgange folgt. Somit gewinnt die Meinung an Wahrscheinlichkeit, daß die chemischen Prozesse unmittelbar zur Wirkung kommen. (Vergleiche S. 47 und *Oppenheimer*, Grundriß der Biochemie.)

Außer den obengenannten Folgen der chemischen Umsetzung hat man noch Gerinnungen gewisser Teile des Muskels oder auch die Wirkung osmotischer Kräfte in Betrachtung gezogen.

Ebenso dunkel wie das Wesen des Kontraktionsvorganges ist das der Muskeler schlaffung.

Über die Theorie der Fortleitung der Erregung s. S. 26. Von Wichtigkeit ist hier die Tatsache, daß der Aktionsstrom der Kontraktion zeitlich vorausgeht.

IV. Kapitel.

Physiologie der Elektrizitätserzeugung.

A. Allgemeines.

Ein großer Teil der elektrischen Erscheinungen an lebenden Gebilden ist bereits bei der Besprechung der Eigenschaften der Muskeln und Nerven (s. S. 22 ff.) behandelt worden. Die hier abgeleiteten Grundgesetze haben ganz allgemeine Gültigkeit.

Jedes ruhende lebende Gebilde zeigt, solange es unversehrt ist, keinerlei elektrische Eigenschaften. Jede Verletzung erzeugt eine Potentialdifferenz, welche von der verletzten Stelle zum unverletzten Gewebsinhalt gerichtet ist (Demarkationsstrom). Wie eine verletzte Stelle verhält sich eine erregte (Aktionsstrom).

Von diesen Gesichtspunkten aus ist jede Entwicklung von Elektrizität in lebenden Gebilden zu betrachten.

Auf Verletzungen hin sind Demarkationsströme an zahllosen lebenden Gebilden des Tier- und Pflanzenreiches beobachtet worden, so an Zellen der Pilze, der Drüsen und vieler anderer Gewebe. Ebenfalls als Demarkationsströme zu erklären sind die Ruhestrome der drüsigen Gebilde, der Haut sowie der Schleimhäute. Man kann sie entstanden denken durch eine von der Zelloberfläche zum Inneren fortschreitende schleimige oder hornige Metamorphose des Protoplasmas. Die Richtung dieser Ströme stimmt mit diesen Vorstellungen überein, sie sind von der Zelloberfläche zum Zellinhalt gerichtet.

Bei Reizung der Drüsen von ihren Nerven aus treten Veränderungen dieser Ströme auf, welche durch die Interferenz des Demarkationsstromes mit einem Aktionsstrom erklärt werden können. Je nach dem Sitz der Erregung kann dieser dem Ruhestrom gleichgerichtet oder ihm entgegengesetzt sein, so daß Verstärkung oder Schwächung desselben eintritt. Diese Änderungen des Ruhestromes verschwinden nach Anwendung von Giften, welche die Sekretion hemmen, z. B. von Atropin.

Einen einsteigenden, d. h. von der Zelloberfläche zum Inhalt gerichteten Strom kann man an den Schweißdrüsen der Menschenhaut beobachten. Wenn man beide Arme zu einem Galvanometer ableitet, so beobachtet man bei Anstrengung der Muskeln des einen Armes einen Strom, der zur ruhenden Seite gerichtet ist. Er rührt von den Schweißdrüsen der tätigen Teile her. (Willkürversuch von *du Bois-Reymond*). Dieselbe Erscheinung beobachtet

man bei Ableitung von zwei Hautstellen zu einem Galvanometer, wenn man die Versuchsperson in irgendeiner Weise reizt (Berührung, Licht, Schall). Der Strom ist in diesem Falle immer so gerichtet, daß die an Drüsen reichere Hautstelle negativ wird. Aus dem Versuche folgt, daß die Tätigkeit des Zentralnervensystems vielfach mit einer Innervation der Hautdrüsen vergesellschaftet ist.

Hier ist kurz des sogenannten „psycho-galvanischen Reflexphänomens“ Erwähnung zu tun. Wenn man zwischen Menschenkörper und ein Galvanometer

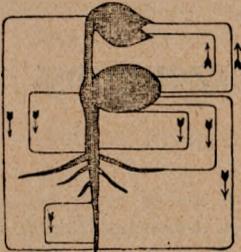


Abb. 30.
Spannungsverteilung
bei einer keimenden
Erbse. (Nach Müller-
Hettlingen.)

eine Stromquelle einschaltet, so entsteht ein Dauerstrom. Dieser Strom erleidet eine Verstärkung bei Reizung eines Sinnesorganes und bei Affekten. Die Verstärkung des Stromes kann einer Spannungszunahme von 0,7 Volt entsprechen. Um das Auftreten von Aktionsströmen kann es sich also nicht handeln, da deren Potentialdifferenzen erheblich geringer sind. Nun weiß man, daß die menschliche Haut sehr stark polarisierbar ist, in ihr können Gegenkräfte von mehreren Volt auftreten. Man weiß ferner, daß die Polarisationskonstante protoplasmatischer Gebilde durch die Erregung abnimmt. Somit erklärt sich die Erscheinung durch Erregung reizbarer Gebilde in der Haut. Vermutlich handelt es sich um Drüsen, dafür spricht, daß Atropin das Phänomen aufhebt.

An sich entwickelnden Individuen sieht man vielfach elektrische Vorgänge, so z. B. an keimenden Pflanzen und an sich entwickelnden Vogeleiern. Für die keimende Erbse zeigt dies Abb. 30. Ebenso ist das in Entwicklung begriffene Hühnerei der Sitz von Potentialdifferenzen.

Auch an Pflanzen, die bewegliche Organe haben, wie z. B. bei den insektenfangenden Pflanzen, zeigen sich bei den Bewegungen Aktionsströme. Darauf kann hier jedoch nicht eingegangen werden.

Am mächtigsten zeigen sich die elektrischen Erscheinungen bei der Tätigkeit an den im folgenden zu besprechenden elektrischen Organen.

B. Elektrische Organe.

Bei einer Reihe von Fischarten gibt es Organe, in welchen die Aktionsströme die wesentliche Leistung des Organs darstellen. Man bezeichnet sie als elektrische Organe. Die bekanntesten Vertreter unter den Süßwasserfischen sind der Zitterwels (*Malapterurus electricus*) und der Zitteraal (*Gymnotus electricus*), von Seefischen die Rochen (*Torpedo marmorata* und *Torpedo ocellata*).

Die elektrischen Organe bestehen aus einem System von Geweben, deren einzelne Elemente *Voltaschen Säulen* gleichen. Die Bausteine eines solchen Elementes sind wie die Platten einer *Voltaschen Säule* übereinander geschichtet. Jedes Element wird von einer Faser des elektrischen Nerven innerviert. Die Achsen der Plattenschichten liegen bei den Süßwasserfischen parallel der Längsachse des Körpers, bei den Rochen senkrecht dazu.

Diese Organe sind befähigt, elektrische Entladungen zu liefern. Das

Potential dieser Entladungen hängt ab von der Zahl der Platten, welche ein Element ausmachen; es beträgt beim Zitterwels über 200 Volt, für jede Platte 0,048 Volt; beim Zitterrochen 31 Volt, 0,08 Volt für die einzelne Platte. Es ist begreiflich, daß die elektromotorische Kraft des Süßwasserfisches größer ist als die des Seewasserfisches, weil der Widerstand des Süßwassers erheblich größer ist als der des Seewassers. Entsprechend diesen Widerstandsunterschieden ist der innere Widerstand des elektrischen Organs beim Süßwasserfisch beträchtlich größer als beim Seewasserfisch. Es leuchtet daher ein, daß der Zitterrochen trotz seiner geringen elektromotorischen Kraft sehr kräftige Schläge austeilen kann, da der gesamte Widerstand der Stromleitung, bestehend aus innerem Widerstand des Organs und äußerem des Seewassers gering ist.

Die Entladung des Organs erfolgt in der Natur willkürlich oder reflektorisch. Durchschneidung des zugehörigen Nerven hebt sie auf, Reizung erzeugt sie. Sie erfolgt bei Einzelreizung des Nerven in einem einfachen elektrischen Vorgang von 0,006 Sekunden Dauer. Die natürliche Entladung geschieht oszillierend in Einzelströmen von 0,002—0,005 Sekunden Dauer, die in Abständen von 0,004—0,01 Sekunden erfolgen. Die Richtung des Schlages hängt ab von der Gestalt der Platten. Jede Platte wirkt senkrecht zu ihrer Ebene. Die Eintrittsstelle der Nervenfasern ist negativ. So verläuft der Strom im Körper beim Zitterwels kopfschwanzwärts, beim Zitteraal schwanzkopfwärts, beim Zitterrochen bauchrückenwärts. Die Muskulatur des Tieres wird durch den Schlag nicht erregt.

Nach dem Beispiele der Muskulatur (s. S. 45 ff.) sollte man erwarten, daß bei den Entladungen des elektrischen Organes freie Wärme auftritt. Das scheint indessen nicht zuzutreffen. Trotz der beträchtlichen Erzeugung von Energie ist die Erwärmung des Organes von Torpedo sehr gering, ja es kann sich bei der Tätigkeit abkühlen!

Die elektrischen Organe können entwicklungsgeschichtlich als modifizierte Muskeln betrachtet werden, von denen nur die Nerven und deren Endplatten säulenartig angeordnet übriggeblieben sind, und die kontraktile Substanz bis auf eine Sohlenschicht an jeder Platte verschwunden ist. Wie die Erregung des Muskels vom Nerven aus durch Kurare gelähmt werden kann, so wirkt dieses Gift auch lähmend auf das elektrische Organ.

Theorie der elektrischen Erscheinungen.

Hierüber s. S. 26.

V. Kapitel.

Organische Lumineszenz.

Die Fähigkeit, Licht zu erzeugen, ist im Tier- und Pflanzenreiche sehr verbreitet. Sie findet sich in allen Klassen außer bei den Säugern und Vögeln sowie bei den mehrzelligen grünen Pflanzen. In den Tiefen des Weltmeeres, in denen völlige Dunkelheit herrscht, ist die Zahl der leuchtenden Lebewesen besonders groß.

Viele Organismen, Protozoen, Bakterienarten und Pilze, leuchten beständig, solange ihnen Sauerstoff zur Verfügung steht. Andere Lebewesen leuchten



Abb. 31.

Leuchtorgane von *Lucythereutes diadema* von der Bauchseite. Aufnahme nach der Natur.
(Nach *Chun.*)

auf Reize hin besonders stark. *Noctiluca miliaris*, welche das Meeresleuchten erzeugt, verstärkt ihr Leuchten auf mechanische Reize hin. So wirkt die Bewegung des Wassers verstärkend auf das Leuchten ein, auch chemische Eingriffe haben ähnlichen Effekt.

Die höheren Tiere scheinen das Leuchten unter der Herrschaft des Nervensystemes hervorrufen und einstellen zu können. In unseren Gegenden kann man sich leicht überzeugen, daß das „Glühwürmchen“, *Lampyrus splendidula*, bald leuchtet, bald dunkel ist.

Bei allen leuchtenden Wesen ist die Gegenwart von Sauerstoff unerlässlich für die Lichterzeugung. Die leuchtende Substanz kann bei einer Reihe von Organismen nicht vom Erzeuger getrennt werden. Bei anderen Formen kann man sie isolieren und außerhalb des Körpers leuchten lassen. So läßt sich die Leuchtsubstanz der Feuerfliege getrocknet monatelang aufbewahren, bei Befeuchtung leuchtet sie wieder. Es wird angegeben, daß bei *Pholas dactylus*, der Bohrmuschel, die leuchtenden Stoffe durch Fermentwirkung aus Eiweiß entstehen. Nach neuen Untersuchungen beruht das Leuchten bei einer großen Zahl von Tieren und Pflanzen auf symbiontisch in ihnen lebenden Leuchtbakterien.

Während bei den Einzelligen das Licht scheinbar in der ganzen Zelle erzeugt wird, sind bei den höheren Organisationen, besonders im Tierreich, besondere Organe, Leuchtorgane, vorhanden, deren Zellen die leuchtende Substanz produzieren. Diese Organe sind vielfach nach Art der Scheinwerfer gebaut.

Die spektrale Zerlegung des organischen Lichtes vieler leuchtenden Wesen hat gezeigt, daß es ein kontinuierliches Spektrum liefert, welches, verglichen mit dem Sonnenspektrum, an beiden Enden verkürzt ist. Es reicht etwa von den Wellenlängen $0,640 \mu$ bis $0,450 \mu$, während das Sonnenspektrum von $0,760 \mu$ bis $0,397 \mu$ reicht. Die vorliegenden Analysen sind nicht zahlreich. Daß es auch Tiere gibt, deren Spektrum sich anders verhalten muß, zeigen Kephelopoden der Tiefsee. Bei einem derselben, *Lycoteuthis diadema* (Abb. 31) sind ultramarinblaue, himmelblaue, rubinrote und farblos leuchtende Organe vorhanden. Es kommen aber auch rote Strahlen vor.

VI. Kapitel.

Spezielle Physiologie der Bewegung.

A. Statik und Lokomotion.

Mittels der Muskulatur wird eine große Mannigfaltigkeit von Bewegungen im Körper erzeugt. Sie sollen in den folgenden Kapiteln behandelt werden. Wir beginnen mit der Lehre von den Bewegungen des Körpers. Grundsätzlich soll dabei auf eine Besprechung der Wirkung einzelner Muskeln verzichtet werden. Das ist berechtigt, weil bei den Bewegungen des Körpers niemals einzelne Muskeln sondern stets Muskelgruppen in Aktion treten. Wie die resultierende Bewegung aus den Einzelaktionen der Muskelindividuen entsteht, ist nur in den wenigsten Fällen analysiert worden.

I. Mechanik des Skelettes.

Die Skelettknochen sind größtenteils gegeneinander beweglich. Nur Knochen, welche durch Nähte miteinander verbunden sind, können als eine Einheit betrachtet werden. Wenig beweglich gegeneinander sind Knochen, deren Verbindung knorpelig ist. Die Beweglichkeit dieser Synchronrosen hängt ab von der Elastizität des Bindemittels, von der Länge und dem Querschnitt der Synchronrose. Hierüber siehe auch das Kapitel über Atmung.

Ausgiebiger ist die Beweglichkeit zweier Knochen gegeneinander, welche durch ein Gelenk miteinander verbunden sind. Die Gelenkenden der Knochen stellen Flächen dar, welche mit einem Knorpelüberzug versehen sind, der durch Befeuchtung mit Synovia schlüpfrig gehalten wird. Die Beweglichkeit in diesen Gelenken hängt von dem Bau der beiden sich berührenden Gelenkflächen ab, außerdem auch von der Gegenwart von Mechanismen, welche die Bewegung beschränken können: Hemmungsmechanismen.

Wenn man die organischen Gelenke mit denen der Maschinen vergleicht, so zeigt sich im allgemeinen, daß die Maschinengelenke zwangläufig sind, während die meisten organischen Gelenke größere Freiheit der Bewegung aufweisen.

1. Bewegungsfreiheit.

Die Bewegungsfreiheit bemißt man nach der Zahl der Bewegungsmöglichkeiten. Ein starrer Körper, welcher vollkommen frei im Raume beweglich ist, besitzt sechs Grade der Bewegungsfreiheit. Jede Verschiebung desselben

in toto läßt sich aus drei zueinander senkrecht erfolgenden Verschiebungen ableiten. Außerdem kann sich der Körper noch um jeden beliebigen in ihm gelegenen Punkt in beliebiger Richtung drehen. Auch diese Bewegung läßt sich aus drei senkrecht zueinander erfolgenden Bewegungen ableiten.

Es ist klar, daß die Verbindung eines Körpers mit einem zweiten die Freiheiten der Bewegung einschränken muß. Der durch die Gelenkverbindung ausgeübte Zwang kann natürlich sehr verschieden groß sein. Er ist abhängig von dem Bau des Gelenkes. Für den Menschen gibt es im Höchsthalle Gelenke mit drei Graden der Freiheit.

In die Klasse der Gelenke mit drei Graden der Freiheit gehören z. B. das Hüftgelenk, das Schultergelenk, das System der beiden Kiefergelenke des Menschen. Zwei Grade der Freiheit weisen auf: das Oberarmbeinspeichengelenk, das Kniegelenk, das Handgelenk, die Gelenke an der Basis der mittleren Finger, das Sattelgelenk des Daumens, das Auge. Einen Grad der Bewegungsfreiheit haben: das Oberarmbeinellengelenk, das Speichenellengelenk, das obere Sprunggelenk, die Gelenke zwischen den Finger- und Zehengliedern, das Gelenk zwischen den beiden obersten Halswirbeln.

2. Freiheit in Gelenksystemen.

Wesentlich höher können die Bewegungsfreiheiten von Körperteilen sein, welche Gelenksystemen angehören. Gelenksysteme, „kinematische Ketten“, sind gelenkige Verbindungen mehrerer Körper untereinander. Sind die einzelnen Glieder hintereinander geschaltet, so erhält man durch Addition der Grade der Freiheit aller zwischenliegenden Gelenke die relative Bewegungsfreiheit zweier nicht direkt benachbarter Glieder. Für die Glieder der oberen Extremität ergibt sich daraus folgendes. Der Oberarm besitzt gegen die Schulter drei Grade der Freiheit: Beugung und Streckung, Abduktion und Adduktion, Rotation um die Längsachse. Die Elle ist gegen das Oberarmbein zwangsläufig, hat also diesem gegenüber einen Grad der Freiheit, also gegen den Rumpf vier Grade der Freiheit. Die Speiche ist gegen die Elle zwangsläufig, hat also gegen den Rumpf fünf Grade der Freiheit. Die Hand besitzt gegen die Speiche zwei Grade, also gegen den Rumpf sieben Grade der Freiheit. Da, wie oben abgeleitet, sechs Grade der Freiheit schon uneingeschränkte Beweglichkeit im Raume bedeuten, so kann sich also die Hand innerhalb bestimmter, durch die Dimensionen der Armknochen gesetzter Grenzen gegen den Rumpf so bewegen, als ob sie in gar keinem Zusammenhange mit demselben stände. Das gilt natürlich auch für alle Glieder der Hand.

Analoge Betrachtungen kann man für andere Gelenksysteme anstellen.

Von einer Besprechung der verschiedenen Gelenkformen muß hier abgesehen werden; sie bildet ein Kapitel der Anatomie.

Die Größe der Bewegungsexkursion zweier Glieder, die gelenkig verbunden sind, ist vielfach durch Hemmungsmechanismen beschränkt. Als solche wirken Knochenvorsprünge, wie z. B. das Olekranon, und Weichteile, die das Gelenk umgeben, z. B. die Kapselbänder, Muskeln, Haut.

II. Das Stehen.

Den Ausgangspunkt für die Betrachtung der Lokomotion des Körpers bildet die Analyse des Stehens. Wenn wir den stehenden Körper als voll-

kommen starr ansehen, so ist aufrechtes Stehen nur dann möglich, wenn sein Schwerpunkt unterstützt ist. Vor allem ist also die Lage des Schwerpunktes für die Stellung zu bestimmen, welche der Körper beim Stehen annimmt. Für jede andere Körperstellung hat der Schwerpunkt natürlich eine andere Lage. Beim stehenden Menschen liegt er 4,3 cm höher als die Mitte der Hüftgelenke und 0,8 cm hinter deren Verbindungslinie.

Man bestimmt den Schwerpunkt, indem man die Schwerpunkte einzelner Teile des Körpers bestimmt und hieraus den Gesamtschwerpunkt ermittelt. Hierfür läßt man den Körper hart frieren und zerlegt ihn in Kopf, Rumpf, Oberschenkel, Unterschenkel, Fuß, Oberarm, Unterarm, Hand. Für jeden dieser Teile bestimmt man die Lage des Schwerpunktes. Dabei hat sich gezeigt, daß der Schwerpunkt des Kopfes in der hinteren Schädelgrube unmittelbar hinter der Sehne der Sella turcica liegt, in einer Linie, welche durch die oberen vorderen Ohrmuschelansätze geht. Beim Rumpfe und bei den Gliedern liegt der Schwerpunkt nahezu in der Längsachse. Unter Längsachse versteht man beim Rumpfe die Verbindungslinie der Mitte der Frontalachse beider Hüftgelenke mit der des Atlantookzipitalgelenkes. Bei den Gliedmaßen liegt der Schwerpunkt proximal von der Mitte des Gliedes. Man findet ihn, wenn

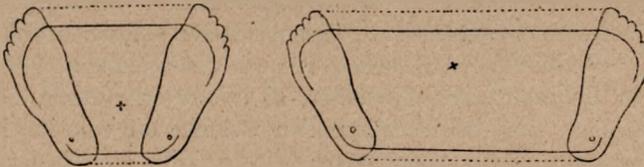


Abb. 32.

Unterstützungsfläche des Körpers beim Stehen.

man die Längsachse etwa im Verhältnis von 4:5 teilt. Aus den Einzelschwerpunkten kann man nun leicht den Gesamtschwerpunkt ermitteln, indem man sukzessive für je zwei Schwerpunkte den gemeinsamen bestimmt durch Teilung ihrer Entfernung im umgekehrten Verhältnis der in den Schwerpunkten gedachten Maßen. Solche Bestimmungen ergeben, daß der Gesamtschwerpunkt bei starker Beugung des Körpers außerhalb desselben fallen kann.

Wenn der Körper nicht fallen soll, so muß der Gesamtschwerpunkt unterstützt sein. Beim Stehen wird der Körper durch die Füße gestützt. Die Körperlast ruht dabei auf der Fläche der beiden Fußsohlen und der zwischen ihnen liegenden Fläche. Diese Fläche wird begrenzt durch Linien, welche an der Fußspitze 1,5 cm, im übrigen 3 cm innerhalb der äußeren Grenze der Fußflächen verlaufen.

Beim Stehen mit gespreizten Beinen wird diese Fläche erheblich vergrößert. Zur Illustration diene die Abb. 32, in denen die Stelle, über welcher der Schwerpunkt liegt, durch ein + bezeichnet ist.

Da die Teile des Körpers gelenkig miteinander verbunden sind, so ist ein Stehen ohne Muskelwirkung nur dann möglich, wenn die betreffenden Schwerpunkte senkrecht über den Achsen der betreffenden Gelenke liegen. Auch dann würde das Gleichgewicht labil sein, es müssen also die Gelenke befestigt werden. Wie die Verhältnisse in Wirklichkeit liegen, wird am besten

betrachtet, indem man die Feststellung und Äquilibrierung in den einzelnen Gelenken vom Kopfe an abwärts betrachtet.

Der Schwerpunkt des Kopfes liegt etwa $\frac{1}{2}$ cm vor der Frontalebene des Atlantookzipitalgelenkes, der Kopf würde also nach vornüber fallen. Hieran hindert ihn die Nackenmuskulatur. Fällt ihre Wirkung weg, so sinkt der Kopf in der Tat vornüber (beim Einschlafen).

Die vornübersinkende Wirkung trifft auch die Halswirbelsäule, deren Streckmuskeln ihr entgegenwirken.

Der Schwerpunkt des Rumpfes liegt 0,6 cm hinter der Frontalebene der Hüftgelenke, der des Kopfes 1 cm, ebensoviel dahinter der Schwerpunkt der Arme. Also liegt der gemeinsame Schwerpunkt hinter den Hüftgelenken. Der Körper würde also im Hüftgelenk nach hinten überfallen. Hieran hindert ihn der Ileopectus und die übrigen vor dem Hüftgelenk vorbeiziehenden Muskeln.

In der Höhe der Kniegelenke fällt der Schwerpunkt der über diesem liegenden Teile vor die Frontalebene der Kniegelenke. In den Kniegelenken würde daher eine Bewegung im Sinne des Vornüberkippens erfolgen müssen. Dieses wird verhindert durch die Streckung des Gelenkes; ja dieses muß durch die Anspannung der Beugemuskeln vor Überstreckung bewahrt werden.

Im Niveau der Fußgelenke fällt der Schwerpunkt der über ihnen liegenden Körperteile vor die Gelenke. Das hierdurch notwendig werdende Vornüberfallen des Körpers wird durch die Wadenmuskeln verhindert, welche den Körper rückwärts ziehen.

Dem Fuße wird die für diesen Zug nötige Steifheit durch seine eigene Muskulatur verliehen. Er ruht dabei mit seiner ganzen Sohlenfläche auf dem Boden auf.

Wie man sieht, befindet sich der Körper beim Stehen nicht im stabilen Gleichgewicht, vielmehr wird das Stehen nur durch Muskelanspannungen ermöglicht. Da es nicht möglich ist, einen Muskel dauernd in dem gleichen Kontraktionsgrade zu erhalten, so müssen Agonisten und Antagonisten im Wechselspiel die Lage der Körperteile regulieren. Ein absolutes Stillstehen ist daher ausgeschlossen.

Sehr schön illustriert wird diese Tatsache durch die beifolgende Abb. 33. Sie stellt die Bewegungen der Helmspitze eines im Stillstehen geschulten Soldaten dar. Die regulierende Tätigkeit der Muskulatur erfolgt reflektorisch, ohne zum Bewußtsein zu kommen.



Abb. 33.
Bewegungen der Helmspitze beim Stillstehen auf
berußtes Papier gezeichnet.

III. Das Gehen.

Es ist nach dem Gesagten leicht verständlich, daß der Körper aus dem Stehen lediglich durch Nachlassen der Muskelspannung des Wadenmuskels

in Bewegung versetzt werden kann. Danach würde der Körper vornüberfallen. Um das zu verhindern, wird das eine Bein vorwärts gebracht, so daß es dem fallenden Körper als Stütze dient. Damit ist die Einleitung einer Schrittbewegung gemacht.

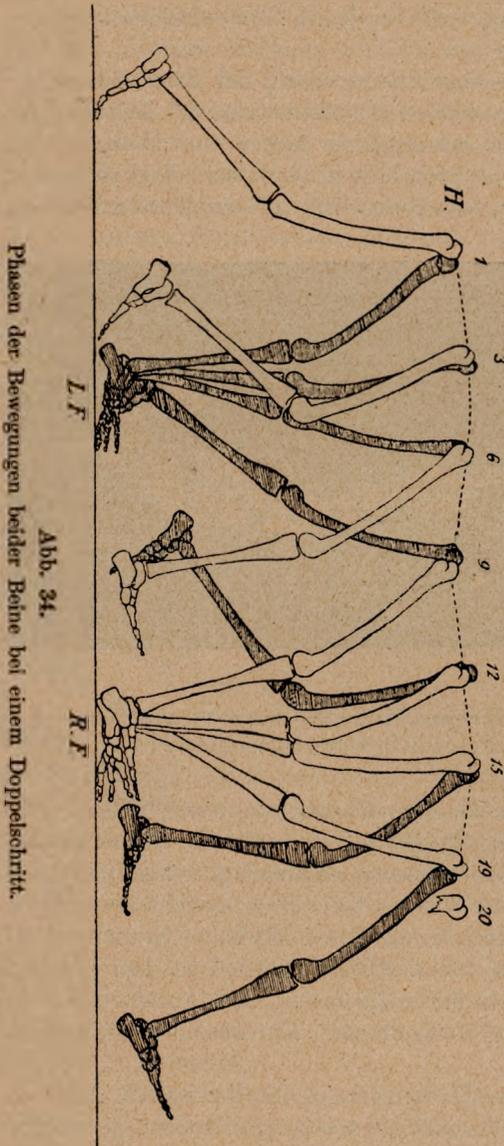
Für die Untersuchung des Ganges empfiehlt es sich nicht, in der begonnenen

Betrachtung fortzufahren, vielmehr soll im folgenden die Gehbewegung an der Hand der Abb. 34 erläutert werden. Sie stellt einen Doppelschritt dar, das rechte Bein ist weiß, das linke schraffiert gehalten.

Ein Blick auf die Abbildung lehrt, daß die Bewegung jedes der beiden Beine in zwei Phasen zerfällt: eine, in der der Fuß den Boden berührt LF, RF, eine zweite, in der der Fuß schwebt. Beginnen wir die Betrachtung der Bewegung des linken (schraffierten) Beines LF in dem Moment, in welchem der Fuß nach der Phase des Schwebens den Boden berührt (Abb. 34, 1).

Wie aus der Abbildung ersichtlich ist, berührt der Fuß den Boden zuerst mit der Ferse (1). Da der Körper in Vorwärtsbewegung begriffen ist, so entsteht in der Ferse eine Hemmung gegen diese Vorwärtsbewegung. Diese kann nur fortgesetzt werden (nach dem Prinzip der Trägheit), indem der Körper sich im Kreise um den Stützpunkt, die Ferse des linken Beines, als Mittelpunkt dreht. Die Lage des Hüftgelenkes H möge die Lage des Körpers repräsentieren. Es würde also beim Fortschreiten der Bewegung von 1 nach 3 der Körper

einen Kreis mit dem Radius HLF beschreiben. Hierdurch muß der Körper gehoben werden. Die Hebung wird noch vergrößert durch gleichzeitige Streckung des Beines im Knie. Wie man sieht, hat in 3 der Körper seinen höchsten Punkt erreicht. Geschähe seine Bewegung nun weiter auf der Peripherie eines Kreises, dessen Radius das linke Bein bildet, so müßte der Körper nun-



Phasen der Bewegungen beider Beine bei einem Doppelschritt.

Abb. 34.

mehr sinken. In der Tat geschieht das auch, wie die Abbildung in 4, 6, 9 zeigt. Dieses Sinken erfolgt aber nicht auf der Peripherie des gedachten Kreises, sondern in einer flacheren Kurve. Der Grund liegt darin, daß das Bein während der Bewegung im Fußgelenk gestreckt wird. Dadurch wird der Radius größer, der Bogen also flacher. Die Energie, welche bei den Streckbewegungen des Beines wirkt, ist die treibende Kraft beim Gange, sie schiebt den Körper vorwärts. Die Streckung im Fußgelenk hat zur Folge, daß die Ferse vom Boden abgehoben wird (6) und schließlich nur noch die Spitze der großen Zehe den Boden berührt (9) („Abwicklung“ des Fußes). Damit ist die Möglichkeit einer weiteren Entwicklung von vorwärtstreibender Kraft erschöpft.

Nunmehr beginnt die zweite Phase der Bewegung des linken Beines: das Schwingen. Das Bein wird plötzlich verkürzt durch Beugung im Knie und Dorsalflexion des Fußes. Hierdurch verliert es den Kontakt mit dem Boden

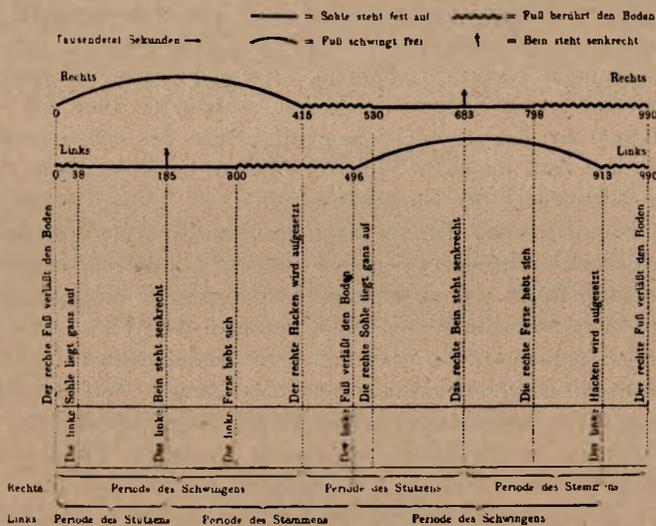


Abb. 35.

und schwingt wie ein Pendel durch die Schwere getrieben, außerdem aber auch unter Wirkung von Muskelenergie, vorwärts (12, 15, 19). Während des Vorschwingens wird das Bein im Knie gestreckt (15, 19). Unmittelbar vor dem Wiederaufsetzen auf den Boden tritt im Knie eine neue Beugung ein (1). Der Fuß wird während des Schwingens zunehmend dorsal flektiert.

Während das linke Bein die soeben beschriebenen Bewegungen ausführt, macht das rechte genau dieselben Bewegungen durch, nur sind die Phasen beider Bewegungen gegeneinander verschoben. Im großen und ganzen alternieren die Bewegungen, während das linke schwingt, berührt das rechte den Boden und umgekehrt. Bei genauerer Analyse zeigt sich aber, daß selbst bei schnellstem Gange für kurze Zeit beide Füße den Erdboden berühren.

Besser als durch viele Worte werden diese Verhältnisse durch die Abb. 35 erläutert.

Zum Verständnis der Abbildung sei noch bemerkt, daß die Phase, während der Berührung des Bodens durch den Fuß stattfindet, vielfach in zwei Teile

eingeteilt wird: die Zeit des Stützens und die Zeit des Stemmens. Das Stützen beginnt in dem Augenblick, in welchem das Bein den Boden berührt (Abb. 34,1); das Stemmen beginnt in dem Moment, in welchem der Körper nicht mehr senkrecht über dem stützenden Fuße sich befindet, also durch die Bewegung in Bein vorwärts gestemmt werden kann (Abb. 34, 3, 6, 9).

Verhalten des Körpers beim Gehen.

Es ist nach dem Gesagten klar, daß der Schwerpunkt des Körpers beim Gehen sich nicht in einer Horizontalen bewegen kann. In der Tat läßt sich leicht durch den Versuch zeigen, daß der Schwerpunkt Vertikalschwankungen von 4 cm Höhe ausführt. Er liegt am höchsten in dem Momente, in welchem das stützende Bein senkrecht steht, am tiefsten zu der Zeit, da beide Füße den Boden berühren.

Außer diesen Vertikalschwankungen zeigt der Schwerpunkt noch Seitwärtsbewegungen. Sie betragen 1,5 cm. Der Schwerpunkt wird nach der Seite des stützenden Beines verschoben. Es findet also bei jedem Schritte ein Herüberschieben des Körpers nach dem stützenden Bein hin statt. Das ist nötig, damit der Körper nicht nach der Seite des schwingenden Beines hin falle. In der Zeit, da beide Füße den Boden berühren, liegt der Schwerpunkt in der Mittelebene der Gangbewegung.

Hierzu kommen noch Drehbewegungen des Körpers um die Vertikalachse. Das Becken dreht sich bei jedem Schritte um das stützende Bein nach vorn, gleichzeitig führt die zugehörige Schulter eine entgegengesetzte Bewegung aus. Hierdurch entstehen Schwingungen der Arme, welche in demselben Sinne geschehen wie die Schwingungen des gegenüberliegenden Beines.

Aus der Bahn, welche der Schwerpunkt beschreibt, läßt sich die Energie, welche auf ihn wirkt, berechnen. Da als zweiter Angriffspunkt der treibenden Kraft der Fußboden anzusehen ist, so gibt der Druck des Fußes auf den Fußboden ein Maß für diese Energie. Es hat sich gezeigt, daß dieser Druck ein Maximum ist in dem Augenblick, da der Fuß den Boden mit der ganzen Sohle berührt, er beträgt das $1\frac{1}{4}$ fache des Körpergewichtes. Beim Beginn des Stemmens ist er erheblich geringer, etwa gleich der Hälfte des Körpergewichtes.

IV. Das Laufen.

Das Laufen unterscheidet sich vom Gehen dadurch, daß die beiden Füße niemals gleichzeitig den Boden berühren. Die Abwicklung des Beines geschieht beim Laufen so schnell, daß der Körper geschleudert wird und eine gewisse Zeit beide Füße in der Luft schweben.

V. Das Springen.

Der Sprung wird erzeugt durch schnelle Streckung der beiden gebeugten Beine. Hierdurch wird der Körper in die Höhe geschleudert. Wird der vertikalen Kraft noch eine horizontale Komponente bei der Streckung beigegeben, so kann gleichzeitig mit der Hebung des Körpers eine Vorwärts- oder Rückwärtsbewegung desselben verbunden sein, so daß also Hindernisse übersprungen werden.

VI. Das Schwimmen.

Das spezifische Gewicht des Körpers beträgt 1,035. Im Wasser muß der Körper daher langsam untersinken. Soll das vermieden werden, der Körper also schwimmen, so muß man entweder das spezifische Gewicht verringern oder Kräfte wirken lassen, welche den Körper heben.

Durch tiefste Einatmung sinkt das spezifische Gewicht auf 0,990. Man kann also durch zweckmäßige Atmung den Körper auf dem Wasser schwimmend treiben lassen.

Andererseits kann man durch Druck auf das Wasser den Körper heben. Diesen Druck kann man mittels der Hand- und Fußfläche ausüben. Würden diese einfach vertikal auf und ab geschoben, so würde der Effekt der Abwärts- und Aufwärtsbewegung sich aufheben. Deshalb läßt der Schwimmer beim Druck auf das Wasser die vollen Flächen wirken und führt dann die Glieder in widerstandsfreier Haltung in die Ausgangsstellung zurück. Da der Widerstand des Wassers dem Quadrate der Geschwindigkeit proportional ist, so wird die Bewegung wirksamer, wenn sie beim Drucke nach unten mit größerer Geschwindigkeit geschieht als bei der Rückführung der Glieder.

VII. Das Fliegen.

Da das spezifische Gewicht des Körpers der fliegenden Tiere größer ist als das der Luft, so muß beim Fliegen in ruhender Luft eine Kraft wirken, welche den schwebenden Körper hebt. Diese Kraft wird durch die Flügelbewegung erzeugt, analog den Bewegungen der Hände beim Schwimmen. Die Bewegung besteht in einem schnellen Druck der Flügelfläche nach unten, während der Rückschwung langsamer und in widerstandsfreier Haltung erfolgt.

Näher kann hier darauf nicht eingegangen werden, ebensowenig auf das Fliegen in bewegter Luft beim sogenannten Segelflug.

B. Stimme.

Das Stimmorgan ist einer Zungenpfeife vergleichbar. Die Lungen im Brustkorb bilden den Blasebalg, dessen Tätigkeit willkürlich reguliert wird. Seine Luft streicht durch die Trachea, welche ein Analogon des Stiefels einer Zungenpfeife bildet. Mittels der ausgetriebenen Luft werden die Stimmlippen des Kehlkopfes in Schwingungen versetzt. Diese stellen das Zungenwerk der Pfeife dar. Über ihnen liegt das Ansatzrohr: Rachen-, Mund- und Nasenraum. Die Wege des Studiums der Stimmorgane sind daher gegeben.

Über die Bedeutung des Stiefels der Zungenpfeife des Stimmorganes liegen so gut wie gar keine Untersuchungen vor. Wie aus Abb. 44 ersichtlich ist, sind die Bewegungsvorgänge in der Stiefelluft wesentlich anders als die außerhalb der Pfeife. Vermutlich bilden sich auch in der Trachea Schwingungen in stehender Welle aus, welche die Schwingungen des Zungenwerkes der Stimmlippen unterstützen.

I. Funktion des Kehlkopfes.

Die Stimmbänder haben mit den Zungen der Zungenpfeifen und der musikalischen Instrumente, Klarinette, Oboe, Fagott kaum Ähnlichkeit.

Ihrer Gestalt nach könnte man sie den Lippen des Mundes zur Seite stellen, denen sie vollkommen in allen wesentlichen Eigentümlichkeiten gleichen. Den Zungen gleichen sie in ihrer Funktion: periodische Unterbrechung eines Luftstromes beim Durchtritt von einem Raum in einen anderen durch periodische Bewegungen der Zunge.

Den Rahmen für das Zungenwerk bilden die Knorpel des Kehlkopfes. Die Stimmbänder sind vorn dicht nebeneinander im Winkel des Schildknorpels befestigt. Die hinteren Ansatzpunkte liegen an den Proc. vocales der Gießkannenknorpel. Beide Knorpel, Schild- und Gießkannenknorpel, sind gelenkig mit dem Ringknorpel verbunden.

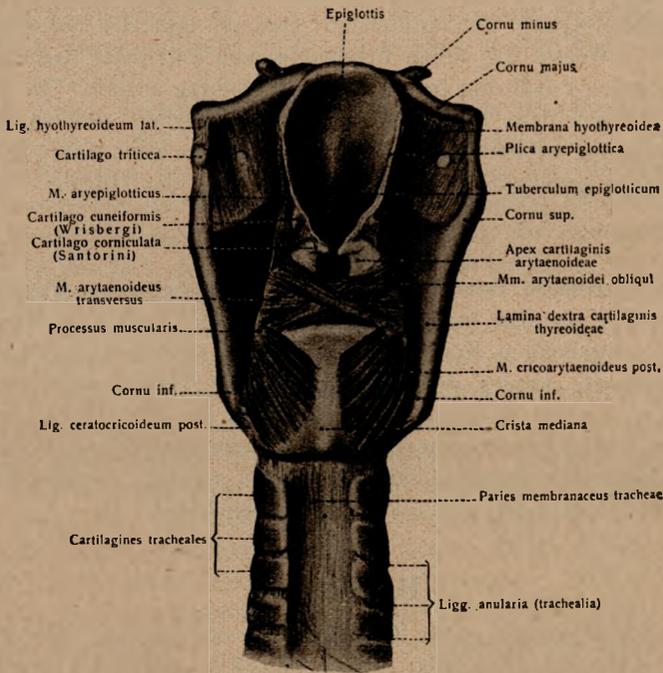


Abb. 36.

Muskulatur des Kehlkopfes. (Nach Rauber-Kopsch.)

Durch die Bewegungen in diesen Gelenken können die vorderen Ansatzpunkte der Stimmbänder den hinteren genähert und von ihnen entfernt, die Stimmbänder also entspannt und gespannt werden. Außerdem besteht die Möglichkeit, die Proc. vocales der Gießkannenknorpel bis zur Berührung einander zu nähern. Hierdurch wird der nach hinten offene keilförmige Spalt zwischen den beiden Stimmbändern, die Stimmritze, geschlossen. Durch die entgegengesetzte Bewegung wird sie geöffnet.

Die Artikulation zwischen Ringknorpel und Schildknorpel beeinflusst nur die Spannung und Entspannung der Stimmbänder. Der Schildknorpel ist um eine frontale Achse drehbar, welche durch seine Gelenke am Ringknorpel geht. Bei Bewegungen um diese Achse beschreibt der Ansatzpunkt der Stimmbänder einen Bogen, welcher von hinten und oben nach vorn und

unten geht. Die Bewegung des Knorpels geschieht also wie die in einem Scharniergelenk. Die Stimmbänder werden dabei gespannt, indem ihre Ansatzpunkte voneinander entfernt werden.

Das Gelenk zwischen Gießkannenknorpel und Ringknorpel gestattet eine ganz erheblich größere Beweglichkeit der beiden Knorpel gegeneinander als das Schild-Ringknorpelgelenk. Der Hauptgrund hierfür liegt darin, daß die Gelenkfläche des Ringknorpels klein ist im Verhältnis zur Gelenkfläche des Gießkannenknorpels. So ist — den Ringknorpel ruhend gedacht — von Bewegungen möglich: 1. Drehung um eine frontale Achse, 2. Drehung um eine sagittale Achse, 3. Drehung um eine vertikale Achse. Dazu kommt noch

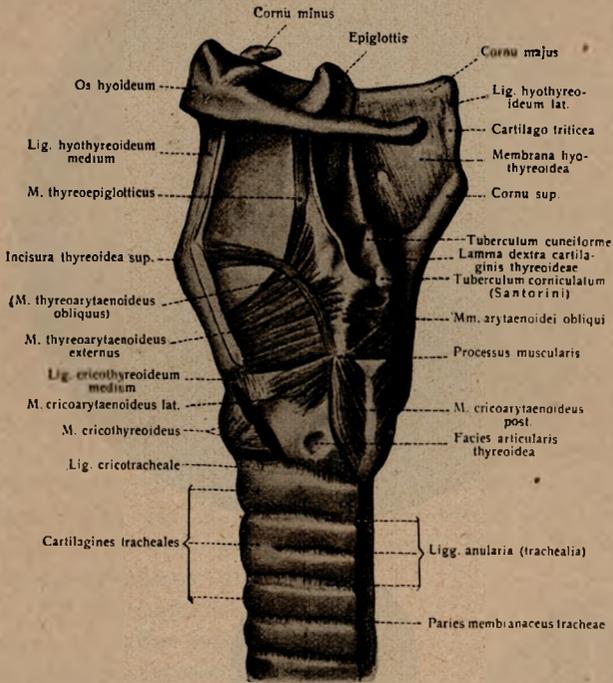


Abb. 37.

Muskulatur des Kehlkopfes. (Nach Rauber-Kopsch.)

daß der Gießkannenknorpel sich in toto auf der Gelenkfläche des Ringknorpels gleitend verschieben kann. Die Bewegungsmöglichkeiten sind also unbegrenzt, ihre Zurückführung auf Drehung um bestimmte Achsen hat daher etwas Gekünsteltes.

II. Muskeln des Kehlkopfes.

1. Einfluß auf die Stellung der Stimmbänder.

An den Knorpel setzt eine Reihe von Muskeln an, welche die Weite der Stimmritze und die Spannung der Stimmbänder ändern können (s. Abb. 36 u. 37).

Bei ruhender Muskulatur hat die Stimmritze dieselbe Weite wie in der Leiche. Sie ist bedingt durch die Elastizität der Gewebe des Kehlkopfes.

Man beobachtet diese Stellung bei ruhiger Atmung (Abb. 39). Wird das Atembedürfnis größer, so erweitert sich die Stimmritze (Abb. 38). Die treibende Kraft für diese Bewegung ist der *M. cricoarytaenoideus posticus* (*a* in Abb. 40), welcher beiderseits neben der Mitte der Hinterfläche der Ringknorpelplatte entspringt und sich am Proc. muscularis des Gießkannenknorpels ansetzt. Die Bewegung erfolgt hier wie um eine Achse, welche vertikal zwischen Muskel- und Stimmfortsatz gelegen ist.

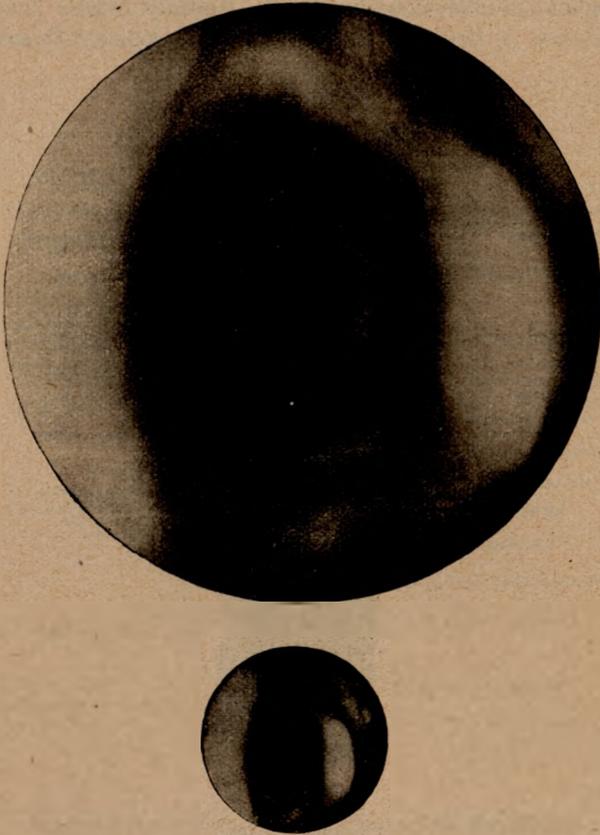


Abb. 38.

Stimm lippenstellung bei tiefster Einatmung. Der vordere Winkel der erweiterten Stimmritze ist durch den nach hinten übergelegten Kehildeckel verdeckt. (Photographie und Vergrößerung nach *Musehold*.)

Um dieselbe Achse erfolgt die entgegengesetzte Bewegung: Annäherung der Stimmfortsätze. Sie wird erzeugt durch den *M. crico-arytaenoideus lateralis*, welcher beiderseits am oberen Rande des Ringknorpelbogens entspringt und am Proc. muscularis ansetzt (1 der Abb. 41).

Durch die Wirkung der *M. crico-arytaenidei laterales* wird die Stimmritze nicht vollkommen geschlossen, vielmehr bleibt im hinteren Abschnitt eine dreieckige Öffnung bestehen (2 der Abb. 41). Sie wird fälschlich Atemritze genannt. Eine Rolle spielt diese Öffnung bei der Flüstersprache, für

welche sie den Luftstrom passieren läßt. Bei der Stimmgebung muß sie geschlossen sein. Dies bewirkt der *M. arytaenoideus transversus* (2 in Abb. 41),

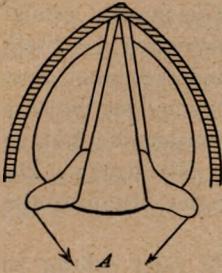


Abb. 39.

Schema d. Stimmritzenweite bei ruhender Muskulatur des Kehlkopfes.
(Nach *Musehold*.)

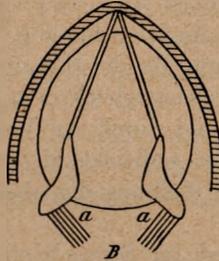


Abb. 40.

Schema der Wirkung des *Cricoarytaenoideus posticus*.
(Nach *Musehold*.)

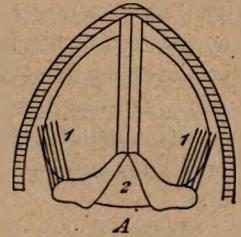


Abb. 41.

Schema der Wirkung des *Cricoarytaenoideus lateralis*.
(Nach *Musehold*.)

welcher die äußeren hinteren Ränder der Stellknorpel verbindet, also über die Hinterflächen desselben hinzieht.

Mittels dieser Mechanismen wird die Stellung bestimmt, man hat die Gießkannenknorpel deshalb mit Recht als Stellknorpel bezeichnet.

2. Einfluß auf die Spannung der Stimmbänder.

Mit den Änderungen der Stimmbandstellungen gehen Änderungen der Stimmbänder Hand in Hand. So wirken die *Cricoarytaenoidei* und der *Arytaenoideus transversus* spannend bei ihrer Kontraktion.

Wirksam spannen die *M. crico-thyreoidei* die Stimmbänder bei ihrer Kontraktion an. Wie oben gesagt, kann jeder Punkt des Schildknorpels eine kreisförmige Bewegung um die Verbindungslinie der Gelenkflächen desselben am Ringknorpel als Achse machen. Unter dem Antrieb der *Cricothyreoidei* kann bei feststehendem Ringknorpel der vordere Ansatz der Stimmbänder nach vorn und unten bewegt, das Stimmband also verlängert werden. Steht der Schildknorpel fest, so geschieht am *Proc. vocalis* eine Bewegung nach oben hinten infolge der entgegengesetzten Drehung des Ringknorpels. Das Verhältnis dieser Bewegungen des Schild- und Ringknorpels hängt von dem Größenverhältnis der bewegten Massen ab. Vielleicht ist die spannende Wirkung ohne Belang für die Stimmbildung und die Bedeutung des Muskels besteht darin, dem Kehlkopfgerüst eine höhere Festigkeit zu geben.

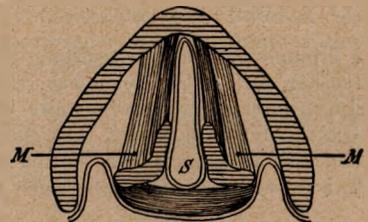


Abb. 42.

Schema der beiden Portionen des *M. thyreoarytaenoideus*.
S Stimmritze. M lateraler Muskelteil.

Am schwersten verständlich ist allezeit die Wirkung des *Thyreoarytaenoideus* gewesen (Abb. 42). Er ist ein Muskel, dessen Fasern das prismatische Stimmband vollständig ausfüllen. Ihr Verlauf geschieht zum überwiegenden

Teile vom Winkel des Schildknorpels zum Vokalfortsatz — medialer Muskelteil — und zum Muskelfortsatz — lateraler Muskelteil M — des Stellknorpels. Durch die Kontraktion beider Teile werden die Insertionen des Stimmbandes einander genähert, das Stimmband wird also verkürzt. Gleichzeitig erfolgt eine Verdickung des Prismas. Zugleich hat die Vorwärtsbewegung des Stellknorpels eine schließende Wirkung für die Stimmritze; besonders kommt diese dem lateralen Muskelteil zu, welcher gleich dem Crico-arytaenoideus lateralis wirkt. Durch diese Wirkung und durch die Verdickung werden die Ränder der Stimmbänder gegeneinander gedrückt bis zur innigen Berührung. Die Verdickung gibt sich durch die Wölbung der oberen Fläche des Stimmbandes kund.

Außer diesen Muskeln sind im Stimmbande senkrecht oder schräg zu seiner Längsrichtung verlaufende Muskelfasern nachgewiesen worden, welche

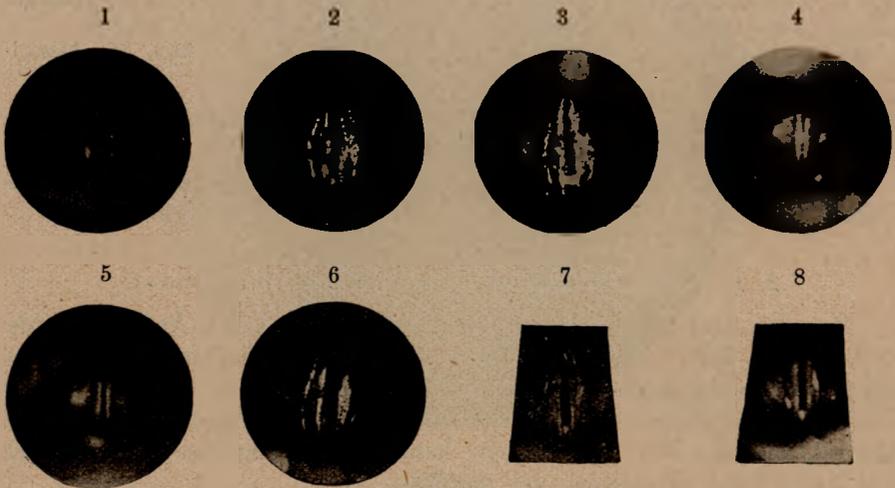


Abb. 43.

1 Stimmlippen im Brustregister. Stimmritze geschlossen. Oberfläche wulstig. — 2 Brustregister, forte. Unregelmäßige Schleimverteilung (weiß) auf der Oberfläche der Stimmlippen infolge der Schwingungen in ihrer ganzen Breite. — 3 Brustregister, mezzoforte. Glottischluß weniger fest. Der Schleim (weiß) zeigt die Neigung, sich linienförmig parallel den Stimmlippenrändern anzuordnen. — 4—6 Stimmlippen im Falsettregister. — 7, 8 Stimmlippen im Brustregister in der Phase der Glottisöffnung. (Photogramme nach *Musehold*.)

an dem medialen Rande und den freien Flächen des Stimmbandes endigen.

Das Innere des Kehlkopfes ist von einer Schleimhaut überzogen, deren Grundlage eine elastische Bindegewebshaut bildet. An dem freien Rande des Stimmbandes ist sie bandartig verdickt und mit der Muskulatur des Stimmbandes verwachsen.

3. Bildung der Stimme.

In welcher Weise wird der Schall im Kehlkopf erzeugt? Hierüber geben Untersuchungen Aufschluß, welche teils mittels Beobachtung oder Photographie des Kehlkopfbildes, teils durch gleichzeitige Registrierung der

Stimmbandbewegungen und der Druckschwankungen in der Luftröhre an- gestellt worden sind.

Die Resultate der Beobachtungen des Kehlkopfes geben die Abb. 43.

Die Abbildungen 1, 2, 3, 7, 8 zeigen die Stimmklappen beim Singen eines Brusttones, Abbildungen 4, 5, 6 beim Singen eines Falsettones. Die drei ersten Abbildungen (Brustton) zeigen die Stimmritze geschlossen, in der siebenten und achten ist sie geöffnet. Die vierte bis sechste Abbildung (Falsetton) zeigt eine offene Stimmritze. Die Schwingungsform der beiden Stimmarten unterscheidet sich also dadurch, daß im Brustregister die Stimmritze geöffnet und geschlossen wird, im Falsetregister dagegen in allen Schwingungsphasen

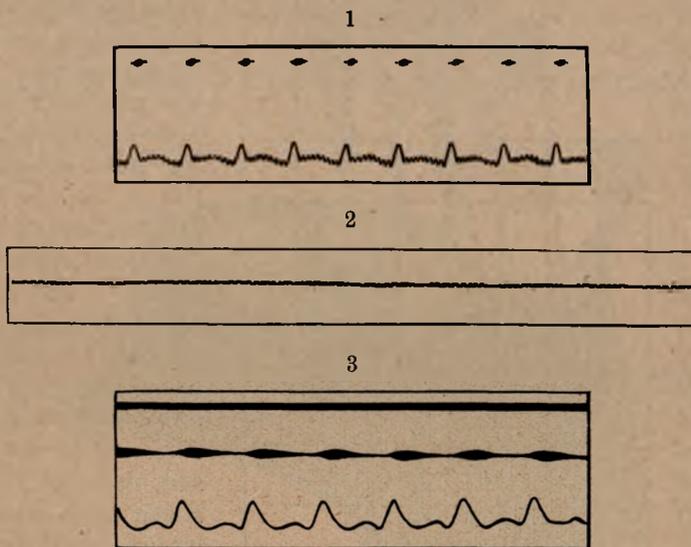


Abb. 44.

1 Oben bedeuten die schwarzen Marken die Öffnung der Glottis, das weiße Intervall den Schluß derselben. Die untere Kurve gibt die Druckschwankungen in der Luftröhre wieder (Kalbskehlkopf). — 2 Die Kurve des Stimmklanges des Kalbskehlkopfes von 1. — 3 Kalbskehlkopf. Die Dicke der oberen Linie gibt ein Maß für die Weite der ruhenden Glottis. Die mittlere Linie zeigt die Änderungen der Weite beim Tönen. Die untere Kurve gibt die Druckschwankungen in der Trachea wieder (Kalbskehlkopf). Die Periodenlänge entspricht in allen Abbildungen $\frac{1}{100}$ Sek. (Nach Weiß).

offen steht und nur der Grad der Öffnung wechselt. Vergleiche die Bemerkungen zu den Abbildungen.

Dasselbe lehren die Abbildungen 44 (1, 2, 3).

Aus den Abbildungen geht hervor, daß die Stimmritze in jeder Schwingungsperiode einmal geschlossen bzw. beim Falsetton einmal verengert wird. Die Stimmbänder verhalten sich also nicht wie häutige Membranen, welche Transversalschwingungen ausführen; vielmehr kann man die Schwingung jedes Stimmbandes mit der Bewegung einer aufschlagenden Zunge vergleichen. Die beiden Stimmbänder würden sich daher wie zwei aufschlagende Zungen verhalten, welche gegeneinander schwingen. Man hat deshalb den Kehlkopf als Gegenschlagpfeife bezeichnet.

Der Druck, welcher zum Anblasen dieser Zungen nötig ist, wird zwischen 140—200 mm Wasser angegeben, beim lauten Stimmgeben steigt er bis fast zu einem Meter.

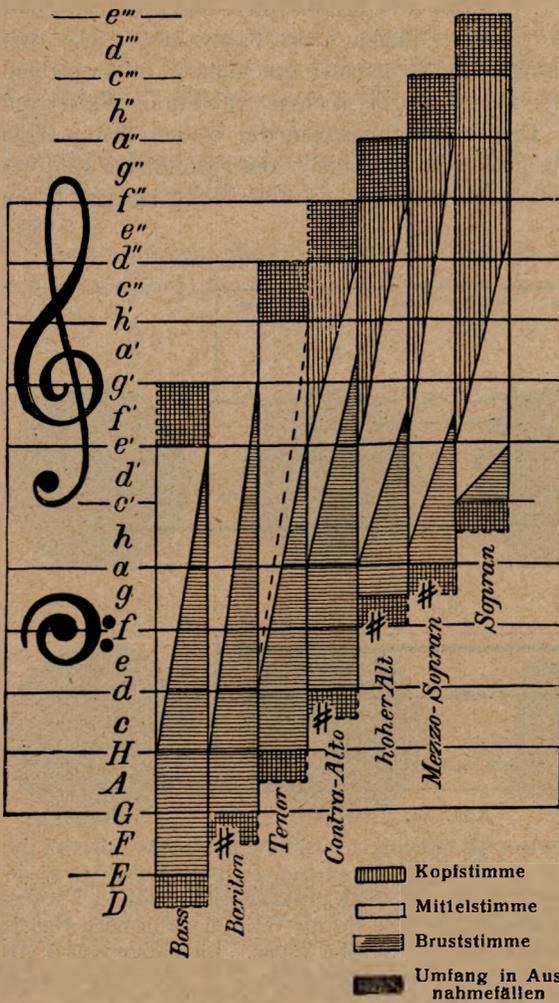


Abb. 45.
Tabelle von Stockhausen-Spieß.

dieser Register der Stimme gibt das obenstehende Schema Aufschluß.

C. Sprache.

Die Sprache setzt sich aus einer Reihe von Klängen und Geräuschen zusammen. Die klangartigen Laute werden unter Mitwirkung der Schwingungen der Stimmbänder erzeugt, die geräuschartigen Laute entstehen ohne diese Schwingungen.

I. Vokale.

Die Vokale entstehen entweder mit Stimme (gesprochen oder gesungen) oder ohne Stimme (geflüstert). Es läßt sich durch Selbstbeobachtung leicht

4. Die Klangfarbe der Stimme.

Die Höhe des Stimmtones hängt von der Zahl der Stimmbandschwingungen ab, der Klang von dem Intensitätsverhältnis der Teiltöne. Dieses ist bedingt durch die Dimensionen des Ansatzrohres, das aus Vestibulum laryngis, Cavum pharyngonasale, Mund und Nasenhöhle besteht. Durch die Abmessungen dieser Räume wird die Höhe der Teiltöne bestimmt, welche durch Resonanz verstärkt werden. In der Verschiedenheit dieser Höhlen liegt die Ursache für den Klangunterschied der Stimmen verschiedener Individuen und für die Möglichkeit, daß eine Person den Klang ihrer Stimme willkürlich modifizieren kann (Näseln, Kehlen usw.).

Beim Frauengesang unterscheidet man drei verschiedene Stimmarten: Bruststimme, Mittelstimme, Falsettstimme, beim Männergesang dagegen nur zwei, Brust- und Falsettstimme. Über Umfang und Lage

zeigen, daß das Ansatzrohr des Kehlkopfes für jeden Vokal eine besondere charakteristische Gestalt hat.

Das Ansatzrohr besteht aus zwei übereinanderliegenden Abteilungen, der Nasenhöhle und dem Nasenrachenraum einerseits, der Mundhöhle, dem Schlund- und Mundrachen andererseits. Nasenhöhle und Nasenrachenraum können durch eine Klappe, das Gaumensegel mit dem Zäpfchen, von dem übrigen Ansatzrohr vollkommen abgeschlossen werden.

Die Mundhöhle und der Rachen sind der wichtigere Teil des Ansatzrohres, weil sie im Gegensatz zum Nasenrachenraum ihre Form in mannigfacher Weise ändern können. Dies ist möglich durch die Art der Begrenzung. Nur die Decke des Raumes, der Gaumen, ist knöchern, Seitenwände und Boden sind muskulös und können daher ihre Form ändern.

Am ausgiebigsten ist das mittels der Zunge möglich. Sie kann durch Muskelwirkung (Abb. 46) als Ganzes bewegt werden und außerdem ihre Form

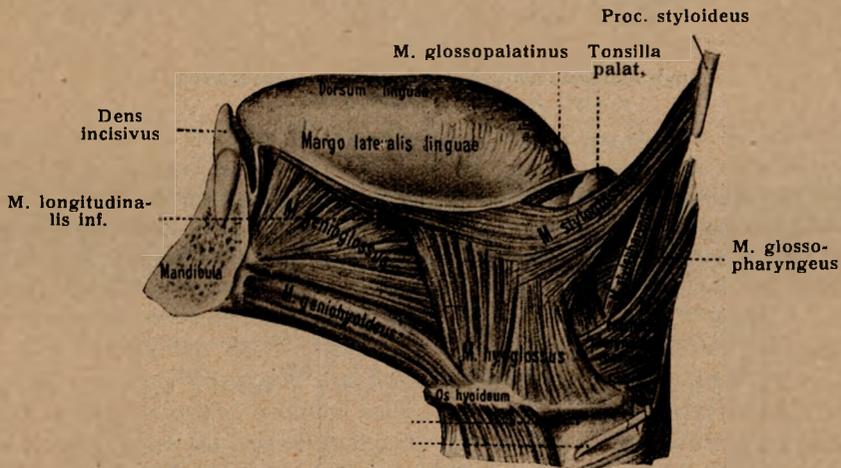


Abb. 46.

Muskulatur der Zunge. (Nach Rauber-Kopsch.)

ändern. Im ganzen wird die Zunge bewegt 1. durch den M. genioglossus (Kinn-Zungenmuskel), welcher die Zunge nach vorn und unten zieht; 2. durch den M. hyoglossus (Zungenbein-Zungenmuskel), einen paarigen Muskel, der bei beiderseitiger Wirkung nach hinten unten zieht, bei einseitiger Wirkung mit entsprechender seitwärts wirkender Komponente; 3. durch den M. styloglossus (Griffel-Zungenmuskel), welcher beiderseitig wirkend die Zunge rückwärts, bei einseitiger Wirkung seitwärts zieht.

Die Formänderungen der Zunge werden erzeugt 1. durch zwei übereinanderliegende sagittale Muskelschichten, welche die Zunge verkürzen und in ihrer Längsrichtung wölben; 2. durch transversale Fasern, welche vom Septum entspringen, zum Zungenrande und Rücken laufend, die Zunge verschmälern und in der Querrichtung wölben; 3. durch vertikale Muskelfasern, welche an der Zungenspitze vorkommend, diese abflachen.

Durch die Wirkung dieser Muskeln, sowie durch die Beweglichkeit des Mundbodens mittels der Unterkieferbewegungen, endlich durch die Änderungen

der Größe der Mundöffnung mittelst der Muskeln der Wange und der Lippen ist eine große Vielgestaltigkeit der Form und eine ebenso große Mannigfaltigkeit der Größe der Mundhöhle ermöglicht.

Hierdurch wird die Klangfarbe der Stimme erzeugt, welche am klarsten in den Vokalen zum Ausdruck kommt. Bei ihrer Bildung ändert sich die Länge des Ansatzrohres nur sehr wenig; sie ist am größten beim Vokal U, nimmt

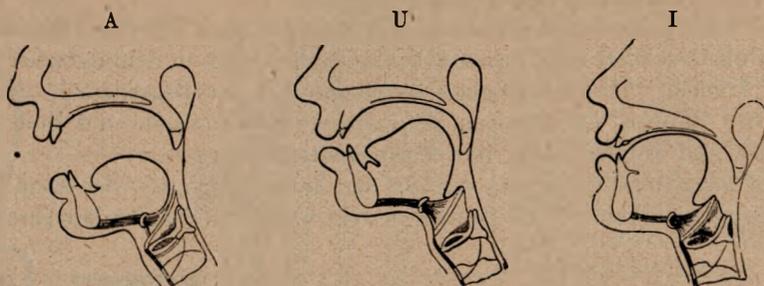


Abb. 47.

Mundstellungen für die Vokale A U I. (Nach Grützner.)

zunehmend ab nach O, A, E, I. Die Größe der Mundhöhle ist bei A am beträchtlichsten, sie nimmt ab nach O, E, I, U. Die Zunge liegt bei A auf dem Boden der Mundhöhle, bei O, noch mehr bei U nähert sich ihr hinterer Teil dem weichen Gaumen, bei E und I dagegen ihr vorderer Teil. Das Gaumensegel ist bei allen Vokalen gehoben, zunehmend stärker in der Reihenfolge A, E, O, U, I.

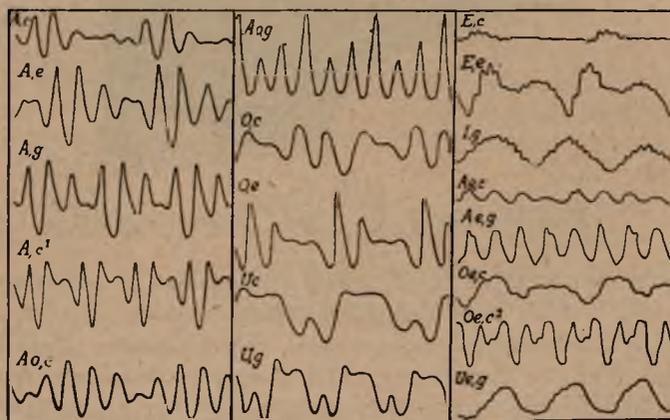


Abb. 48.

Kurven der Hauptvokale. Der Vokal ist mit großen römischen Buchstaben, die Höhe, auf welche er gesungen wurde, mit kleinen bezeichnet. (Nach Hermann.)

Die Mundhöhle hat daher folgende Formen: bei A weit nach vorn geöffnete Trichter, O und U bauchige Flasche, deren Hals hinten liegt, E, I dieselbe Form mit vorn liegendem Halse (Abb. 47). Zwischenlaute entstehen durch Zwischenstellungen.

Man kann leicht zeigen, daß bei jeder dieser Mundstellungen die Mundhöhle auf einen bestimmten, für jede Vokalstellung charakteristischen Ton

abgestimmt ist. Die Höhe dieser Töne kann man bestimmen, indem man die Wange perkutiert oder indem man die Mundhöhle an der Mundöffnung mit einem Gebläse anbläst, oder indem man diejenigen Stimmgabeln bestimmt, deren Ton durch Resonanz von der Mundhöhle verstärkt wird. Auch auf analytischem Wege hat man aus den Kurven der Vokale (Abb. 48) diese Töne bestimmen können. Mit diesen verschiedenen Methoden hat man gut übereinstimmende Resultate erhalten.

Der Vokalklang setzt sich also aus zwei charakteristischen Merkmalen zusammen: dem Stimmton, welcher durch die Periode der Stimmbandschwingungen gegeben ist, und dem Mundhöhlenton, welcher dem Eigentone der Mundhöhle entspricht. Dieser letztere ist für den Charakter des Vokales ausschlaggebend. Man hat ihn deshalb den Formanten genannt.

Vokal	Lage der Formanten (nach <i>Hermann</i>)
U	erster Teil der ersten und der zweiten Oktave
O	erster Teil der zweiten Oktave
A	Mitte der zweiten Oktave
E	Ende der dritten Oktave
I	erster Teil der vierten Oktave

Außer den charakteristischen Tönen enthält jeder Vokal noch eine große Zahl von Partialtönen. Wie Versuche ergeben haben, in denen die Vokale durch Komposition ihrer Teiltöne künstlich erzeugt wurden (Vokalsynthese), hängt von den nebensächlichen Partialtönen die Verschiedenheit des Klanges der Stimmen verschiedener Individuen ab.

Die Entstehung des Vokalklanges denkt sich eine Reihe von Forschern so, daß von den Obertönen des Stimmklanges der Vokalformant durch Resonanz verstärkt werde, während andere Autoren annehmen, daß im Rhythmus des Stimmklanges bei jeder Öffnung der Stimmritze die Mundhöhle angeblasen wird. In der Tat kann man durch rhythmisches Anblasen entsprechender Resonatoren künstlich Vokalklänge erzeugen.

Beim Flüstern der Vokale fällt der Stimmklang weg, man hört dann im Geräusch des Flüsterns deutlich den Formanten.

II. Konsonanten.

Die Konsonanten sind teils Klänge, welche den Vokalen analog sind, teils Geräusche. Bei ihrer Bildung ist der Mundkanal an einer Stelle verengt oder geschlossen. Der Verschluß liegt entweder an der Mundöffnung zwischen den Lippen, zwischen Lippen und Zähnen, oder zwischen Zunge und hartem Gaumen oder endlich zwischen Zungenwurzel und hartem oder weichen Gaumen. Näher kann hier nicht darauf eingegangen werden.

D. Blutkreislauf und Lymphbewegung.

I. Einleitung zur Physiologie des Blutkreislaufes.

1. Prinzipien der Einrichtung der Kreislauforgane.

Die Gewebe des Wirbeltierkörpers verbrauchen in Ruhe und besonders in Tätigkeit, wie oben (S. 2 ff.) ausgeführt, andauernd Stoffe und erzeugen un-

unterbrochen andere. An die Zufuhr des Verbrauchsmateriales ist das Leben gebunden, die bei der Lebenstätigkeit erzeugten Stoffe sind andererseits den Geweben schädlich. Wenn also die Gewebe bestehen sollen, so müssen die Verbrauchsstoffe ununterbrochen zugeführt und die Umsatzprodukte ununterbrochen abgeführt werden.

Diese Aufgabe erfüllt das Blut. Es ist eingeschlossen in Röhren, die Adern oder Blutgefäße. Die großen Adern verzweigen sich zu kleineren, die Zweige treten in die Organe ein und unter immer weiterer Verzweigung in immer feinere Röhren umspinnen die feinsten Blutgefäße schließlich die Gewebs-elemente (Zellen). Durch die Wände dieser Blutgefäße findet der Stoffaus-tausch statt. Damit er ununterbrochen erfolge, ist das Blut in den Gefäßen beharrlich in strömender Bewegung. Das Problem, welches die Natur hier gelöst hat, ist also die Herstellung einer beharrlichen Strömung in einem abgeschlossenen Röhrensystem.

Ein Mechaniker würde derselben Aufgabe genügen können, indem er mittels einer Pumpe Flüssigkeit durch das Röhrensystem treiben und die hindurchgetriebene Flüssigkeit der Pumpe wieder zuleiten würde. Im Prinzip ist die Natur ebenso verfahren: Die Pumpe ist das Herz, von ihm geht eine Röhre aus, die Aorta; diese verzweigt sich in die Arterien, aus diesen gehen schließlich die Haargefäße oder Kapillaren hervor. Diese feinsten Gefäße vereinigen sich wieder zu größeren, den Venen, aus denen durch weitere Vereinigung ein großes Gefäß hervorgeht, die Hohlvene. Diese führt das Blut der Herzpumpe wieder zu.

In Wirklichkeit findet sich dies einfache Schema nicht. Wenn ein und dasselbe Blut dauernd kreisen würde, so müßte es an Nährstoffen verarmen und sich andererseits mit Umsatzprodukten übersättigen. Deshalb müssen dem Blute dauernd neue Nährstoffe für die Gewebe zugeführt werden, und andererseits ist eine Reinigung des Blutes von den Abfallstoffen der Gewebe nötig. In erster Linie steht hier die Zufuhr des Sauerstoffes und die Abgabe der Kohlensäure. Beide Leistungen erfüllt ein besonderes Organ: bei den Landwirbeltieren die Lunge, bei den Fischen die Kiemen. Diese Organe durchfließt die gesamte Blutmasse. Bei den Fischen sind zwei Kapillarsysteme hintereinander angelegt. Die Verhältnisse zeigt deutlicher als viele Worte die Abb. 49.

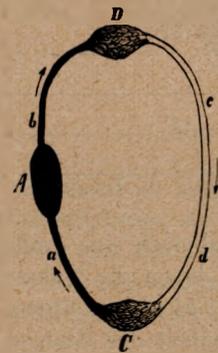


Abb. 49.

- Schema des Kreislaufes der Fische. A Herz.
 b Kiemenarterien.
 D Kiemenkapillaren.
 c, d Kiemenvenen und Körperarterien.
 C Körperkapillaren.
 a Körpervenen.

Ähnlich verhalten sich die Säugetiere und Vögel. Bei ihnen ist aber zwischen Lungenvene und Körperarterie noch eine Pumpe eingeschaltet. Diese liegt im Körper mit der erstgenannten Pumpe in einem Organ vereinigt. Nach der Lage der beiden Pumpen bezeichnet man sie als rechtes oder Lungenherz und als linkes oder Körperherz.

Ähnlich verhalten sich die Säugetiere und Vögel. Bei ihnen ist aber zwischen Lungenvene und Körperarterie noch eine Pumpe eingeschaltet. Diese liegt im Körper mit der erstgenannten Pumpe in einem Organ vereinigt. Nach der Lage der beiden Pumpen bezeichnet man sie als rechtes oder Lungenherz und als linkes oder Körperherz.

Aus dem Körperherzen B in Abb. 50 fließt das Blut durch die Aorta d, Körperarterien, Körperkapillaren C, Körpervenen a in das Lungenherz A. Von diesem durch die Lungenarterien b, Lungenkapillaren D, Lungenvenen e in das Körperherz. Lungenvenen, Körperherz und Körperarterien enthalten

also von Kohlensäure gereinigtes und mit Sauerstoff beladenes Blut; Körpervenen, Lungenherz und Lungenarterien dagegen kohlenensäurebeladenes und sauerstoffarmes Blut.

Diese Art der Reinigung, bei der die gesamte Blutmasse das Organ durchfließt, bezeichnet man als Prinzip der totalen Reinigung. Es findet sich nur bei dem Kiemenkreislauf der Fische und dem Lungenkreislauf der Säugetiere und Vögel verwirklicht. Bei den Amphibien und Reptilien durchströmt nur ein Teil des Blutes die Lunge, indem die Lungenarterie entweder ein Zweig der Aorta ist oder aus der einzigen Herzkammer entspringt. Das Prinzip der partiellen Reinigung erläutern die schematischen Abbildungen 51 (1, 2, 3).

Das Prinzip der partiellen Reinigung findet man noch bei einer Reihe von Organen verwirklicht. So reinigt die Niere das Blut von einer Reihe von Enderzeugnissen des Stoffwechsels der Organe.

Eine besondere Stellung nimmt der Leberkreislauf ein. Ihm strömt durch die Pfortader (Abb. 50e) das Blut des Verdauungsapparates zu. Die Pfortader stellt die Vene dar, welche das Blut des Darmes abführt. Diese Vene löst sich in der Leber in Kapillaren auf, so daß also in Darm und Leber zwei Kapillargefäßsysteme hintereinander geschaltet sind. Außerdem wird der Leber durch eine Arterie arterielles Blut zugeführt. Die Kapillaren der Leberarterie und der Pfortader verbinden sich miteinander und geben der Lebervene den Ursprung. Diese Einrichtung im Kreislauf wird als Pfortadersystem bezeichnet (s. Abb. 50). Es findet sich auch bei den Exkretionsorganen der Amphibien und Fische.

Bei den Säugetieren, die hier besonders interessieren, weil auch der Mensch zu ihnen gehört, unterhalten das Körperherz und das Lungenherz den Kreislauf. Den Körperkreislauf nennt man auch den großen Kreislauf, weil die Blutwege hier lang sind, den Lungenkreislauf kleinen Kreislauf wegen der Kürze des Blutweges.

Körperherz und Lungenherz sind zu einem einzigen Organ vereinigt. Grundsätzlich wäre das nicht nötig, es erscheint aber zweckmäßig, weil auf diese Weise das gleichzeitige Wirken der beiden Herzen mit einfachen Mitteln gewährleistet ist.

Das Herz bildet die treibende Kraft im Kreislaufapparat, es erfüllt diese Aufgabe, indem es auf seinen Inhalt, das Blut, einen Druck ausübt, der die Bewegung desselben in den Gefäßen bewirkt. Vor der Betrachtung der Vorgänge im Kreislauf wird es zweckmäßig sein, die physikalischen Grundsätze für die Bewegung von Flüssigkeiten näher zu erörtern.

Da es an einer wirklichen Theorie des Kreislaufes fehlt, so muß die folgende rein physikalische Betrachtung zunächst als Grundlage für das Verständnis der Vorgänge im Gefäßsystem dienen. Sie bildet daher die Grundlage für alle mechanischen Betrachtungen der Kreislaufphysiologie.

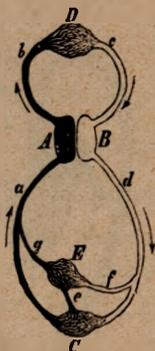


Abb. 50.
Schema d. Säugetierkreislaufes.
A rechtes oder venöses Herz.
B linkes oder arterielles Herz.
C Körperkapillaren.
a Körpervenen.
f Leberarterie.
e Pfortader.
g Lebervene.
D Lungenkapillaren.
e Lungenvenen.
B linkes oder arterielles Herz.
d Körperarterien.
C Körperkapillaren.
a Körpervenen.
f Leberarterie.
e Pfortader.
g Lebervene.

2. Gesetze der Strömung von Flüssigkeiten.

a. Strömen mit freier Oberfläche und Strömung in starrwandigen Röhren.

Die treibende Kraft für die Strömung von Flüssigkeiten ist der Druck. In der Natur ist die Schwere die Ursache der Strömung, die Flüssigkeitsteilchen fallen von höher gelegenen Niveaus zu tiefer gelegenen. Die Geschwindigkeit v , welche die Flüssigkeitsströmung zeigt, ist daher, wenn der Niveauunterschied der Flüssigkeitsoberflächen h Meter beträgt, gleich $\sqrt{2gh}$ Meter, worin g die Gravitationskonstante ist. Das ist dieselbe Geschwindigkeit, welche ein Körper aufweist, der die Höhe h frei durchfallen hat.

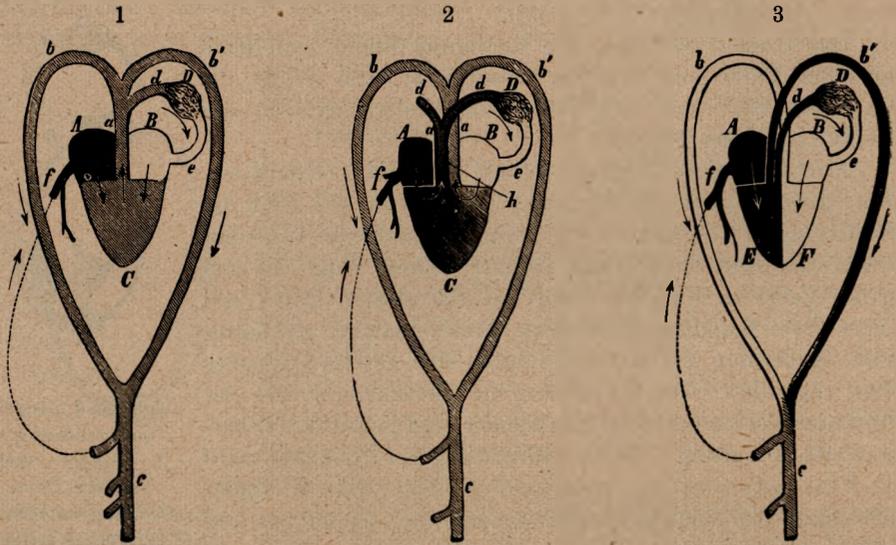


Abb. 51.

Arterieller Inhalt weiß, venöser schwarz, gemischt schraffiert. 1 Schema des Herzens geschwänzter Amphibien. A rechter Vorhof. B linker Vorhof. C Kammer. a Aorta ascendens. b rechter Aortenbogen. b' linker Aortenbogen. c Aorta descendens. d Lungenarterien. D Lungenkapillaren. e Lungenvenen. f Körpervenen. — 2 Schema des Herzens der ungeschwänzten Batrachier. Bezeichnungen wie 1. h Scheidewand des Bulbus aortae, welche das Blut des rechten Vorhofes vorwiegend in die Lungenarterie leitet. — 3 Schema des Herzens der Reptilien. Bezeichnungen wie 1. E rechte, F linke Kammer. Eine vollkommene Trennung beider Kammern besteht nur bei Krokodilen.

Flüssigkeiten, die nicht mit freier Oberfläche strömen, fließen von Orten höheren Druckes zu Orten niederen Druckes.

Druck in einer Flüssigkeit kann erzeugt werden durch die Schwere, indem in Flüssigkeitssäulen, z. B. in Gefäßen, unter dem Einflusse der Schwere höher gelegene Flüssigkeitsteile auf niederer gelegene drücken und so eine Spannung in der Flüssigkeit erzeugen, die von der Höhe der Flüssigkeitssäule abhängt und deshalb durch diese Höhe gemessen wird.

Man kann die Teile einer Flüssigkeitsmasse auch in Spannung versetzen, indem man Druckkräfte auf die eingeschlossene Flüssigkeit wirken läßt. So ist es z. B. bei der Spritze, in welcher der Stempel auf den Inhalt drückt. Auch diesen Druck mißt man durch eine Flüssigkeitshöhe (Steigrohre oder Manometer).

Wenn in einem Gefäß, wie es die Abb. 52 zeigt, die Flüssigkeitssäule über dem Boden dauernd die Höhe h hat, so fließt die Flüssigkeit aus einer Öffnung im Boden, z. B. bei a , mit der Geschwindigkeit $\sqrt{2gh}$ ab. Liegt die Öffnung an einer anderen Stelle des Bodens, so ändert sich hierin nichts. Wenn die Ausflußstelle an der Seitenwand des Gefäßes liegt, so ist der Abstand derselben von der Oberfläche als Höhe in die Formel für die Geschwindigkeit einzusetzen.

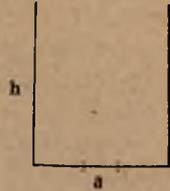


Abb. 52.

Will man die Strömungsgeschwindigkeit, d. i. den Weg, den ein Flüssigkeitsteilchen in der Zeiteinheit zurücklegt, bestimmen, so muß man sie aus der Ausflußmenge in der Zeiteinheit berechnen. Wenn der Querschnitt der Öffnung des Gefäßes q ist, der Weg, welchen ein ausfließendes Flüssigkeitsteilchen in der Sekunde zurücklegt x , so ist die Flüssigkeitsmenge f , welche in einer Sekunde ausfließt $f = q \cdot x$, also die Geschwindigkeit, mit welcher jedes Flüssigkeitsteilchen sich bewegt, $x = \frac{f}{q}$, d. i. die Sekundengeschwindigkeit. Man kann also aus einer Messung der Ausflußmenge in der Sekunde den Wert der Geschwindigkeit bestimmen. Wie wir oben gesehen haben, ergibt sich der Wert der Geschwindigkeit ebenfalls, und zwar durch Rechnung aus der Formel $\sqrt{2gh}$, so daß also

$$\frac{f}{q} = \sqrt{2gh}$$

sein müßte.

Es zeigt sich, daß der beobachtete Wert $\frac{f}{q}$ stets kleiner ist als der berechnete $\sqrt{2gh}$. Hieraus folgt, daß nicht die ganze Triebkraft, wie sie durch die Flüssigkeitshöhe gegeben ist, in Geschwindigkeit umgesetzt wird. Die Ursache liegt darin, daß die Flüssigkeitsteilchen sich nicht an allen Punkten der Öffnung senkrecht zu der Fläche der Öffnung bewegen. Illustriert wird dieses Verhalten durch die nebenstehende Abbildung. Hierdurch kommt es, daß der ausfließende Strahl nicht dieselbe Querschnittsgröße aufweist wie die Ausflußöffnung, sondern verjüngt ist (*contractio venae*). Die Flüssigkeitsteilchen stören sich also gegenseitig in ihrer Bewegung.

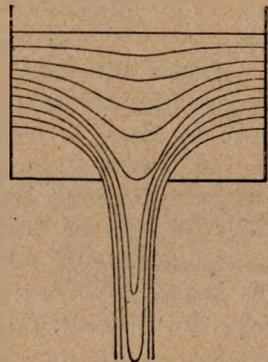


Abb. 53.

Schema der Bewegung der Flüssigkeitsteilchen beim Ausströmen aus der Bodenöffnung eines Gefäßes.

1. Ausfluß durch eine Röhre.

Wenn der Ausfluß der Flüssigkeit durch eine Röhre geschieht, so ist die Ausflußgeschwindigkeit geringer als bei freiem Ausfluß. Der Grund liegt wiederum darin, daß die Triebkraft nicht vollständig in Geschwindigkeit verwandelt wird. Ein Teil der Triebkraft wird verbraucht, um den Reibungswiderstand an den Wänden der Röhre, ein weiterer Teil, um den Widerstand zu überwinden, der durch die Reibung der Flüssigkeitsteilchen aneinander erzeugt wird.

Dies zeigt sich, wenn man an die Röhren Steigröhren ansetzt (Abb. 54). Die Flüssigkeit zeigt dann in der Röhre noch Druck, der bis zur Ausflußöffnung durch Überwindung der Widerstände verbraucht wird.

Man bezeichnet diese Druckhöhen als Widerstandshöhen (h_1-h_5). Sie stellen, wie gesagt, nur einen Teil der am jeweiligen Orte herrschenden Triebkraft dar. Der zweite Anteil ist die Geschwindigkeit der Strömung. Diese kann man ebenfalls in einer Höhe (h in Abb. 54) ausdrücken, die sich aus der Gleichung $v = \sqrt{2gh}$ ergibt — Geschwindigkeitshöhe. Diese ist natürlich an allen Punkten gleich, da die Geschwindigkeit in dem Rohre überall gleich ist. Der Teil der Triebkraft, welcher der Geschwindigkeit entspricht, ist durch den Vertikalabstand der Parallelen ab und $mn = h$ gegeben. Die Summe beider, Widerstand und Geschwindigkeitshöhe, ergibt die Triebkraft. Diese Summe erreicht aber auch am Ausflußloch des Gefäßes nicht die Höhe der Flüssigkeitsoberfläche, weil, wie oben auseinandergesetzt, an der Ausflußöffnung des Gefäßes ein besonderer Widerstand sich findet.

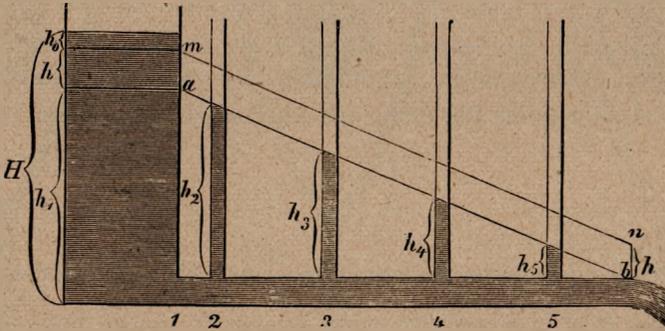


Abb. 54.

Druckgefälle in einer Röhre mit konstantem Querschnitt.

Dieser Anteil der Triebkraft ist durch den Rest der Flüssigkeitshöhe h_0 ausgedrückt, der nach Abzug der Geschwindigkeitshöhe und der Widerstandshöhe der Röhre verbleibt.

Die Triebkraft nimmt, wie man in der Abbildung 54 sieht, von Querschnitt zu Querschnitt mit Fortschreiten des Stromes ab. Am Ausflußloche des Gefäßes bei 1 ist die Triebkraft gleich der Summe aus der lebendigen Kraft der bewegten Masse m , welche die Geschwindigkeit v hat, $mv^2/2$ und der Spannung, die beim Ausfluß verbraucht wird mgh_0 , und endlich der Spannung, die infolge des Widerstandes der Röhre bleibt mgh_1 . Die ganze Triebkraft ist also

$$mv^2/2 + mgh_0 + mgh_1 = mgH,$$

worin $mv^2/2 = mgh$.

Im Verlauf der Röhre nimmt die Triebkraft mit fortschreitender Strömung ab. Bei den Steigröhren ist sie

$$\begin{aligned} &mv^2/2 + mgh_2 \text{ bei 2} \\ &mv^2/2 + mgh_3 \text{ bei 3} \\ &mv^2/2 + mgh_4 \text{ bei 4} \\ &mv^2/2 + mgh_5 \text{ bei 5} \\ &mv^2/2 \text{ am Ausfluß der Röhre.} \end{aligned}$$

Von der Triebkraft der Flüssigkeitshöhe H wird also nur der $mv^2/2$ entsprechende Teil in Bewegung umgesetzt.

Hat die Röhre überall gleiche Weite, so ändert sich der Widerstand von Röhrenquerschnitt zu Röhrenquerschnitt nicht, der Verbrauch der Triebkraft in der Röhre erfolgt gleichmäßig. Das zeigt sich daran, daß die Niveaus der Steigröhren in gleichen Abständen um gleiche Beträge abnehmen. Die Verbindungslinie der Steigröhrenniveaus ist eine Gerade, $a b$ der Abbildung, ihre Neigung gegen die Richtung der Strömung ist das Druckgefälle. Seine Steilheit ist ein Ausdruck für die Geschwindigkeit und den örtlichen Widerstand.

Hat die Röhre nicht überall die gleiche Weite, so ist das Druckgefälle keine gerade Linie (Abb. 55). Durch die Änderung der Weite ändert sich sowohl die Strömungsgeschwindigkeit als auch der Widerstand. Die Strömungsgeschwindigkeit ist bei einer beharrlichen Strömung umgekehrt proportional dem Querschnitt der Strombahn; denn Bedingung für eine beharrliche Strömung ist, daß in der Zeiteinheit durch jeden Querschnitt die gleiche Flüssigkeitsmenge strömt. Die Strömung muß also um so langsamer sein, je größer der Querschnitt ist.

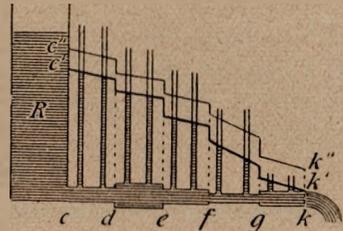


Abb. 55.

Druckgefälle in einer Röhre von wechselndem Querschnitt ($c' k'$).

Der Widerstand ist der Röhrenlänge proportional und (in gewissem Bereiche) dem Querschnitt der Röhre umgekehrt proportional. Es ist also klar, daß der Verbrauch an Triebkraft mit Zunahme des Querschnittes abnimmt, dagegen mit Abnahme des Querschnittes zunimmt, da ja die Triebkraft zur Erzeugung von Geschwindigkeit und Überwindung des Widerstandes verbraucht wird.

Besteht eine Röhre aus engen und weiten Abschnitten, so ist das Druckgefälle wie die Abbildung 55 zeigt, eine gebrochene Linie.

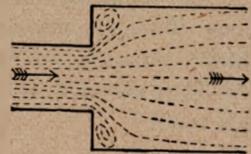


Abb. 56.

Bahnen der Bewegung der Flüssigkeitsteilchen beim Einströmen in einen weiteren Röhrenabschnitt.

Das Gefälle ist um so steiler, je enger der Röhrenabschnitt ist. Die obere Linie der Abbildung gibt die gesamte Triebkraft, die untere die Widerstandshöhe, die Vertikaldistanz zwischen beiden die Geschwindigkeitshöhe. Beide wechseln wie man sieht mit der Rohrweite. Die Abnahme ist am größten an den Stellen plötzlicher Erweiterungen und Verengerungen;

denn hier entstehen Wirbel in der Strömung, die durch Reibung der Flüssigkeitsteilchen aneinander die Strömung stören (Abb. 56). Bemerkt sei, daß eine Verzweigung der Röhre in mehrere Röhren einer Querschnittsvergrößerung gleich zu achten ist, wenn der Gesamtquerschnitt der Zweige größer ist als der Röhrenquerschnitt vor der Verzweigung.

2. Begriff der Strömungsgeschwindigkeit.

Wenn im Vorhergehenden von Geschwindigkeit gesprochen wurde, so war darunter die Längengeschwindigkeit zu verstehen, d. i. der Weg, den ein

Flüssigkeitsteilchen in der Zeiteinheit zurücklegt. Hierbei ist aber zu beachten, daß die Geschwindigkeit der einzelnen Flüssigkeitsteilchen in einem Gefäßquerschnitt je nach ihrer Lage im Strome verschieden ist. Bei Flüssigkeiten, welche die Wand des Rohres benetzen, kann man die äußerste Wandschicht als stillstehend ansehen; die Geschwindigkeit der Teilchen wird nach der Achse zunehmend größer und erreicht in der Rohrachse ihr Maximum.

Man kann also von einer Strömungsgeschwindigkeit strenggenommen nur sprechen für einen bestimmten Abstand von der Gefäßwand. Die mittlere Geschwindigkeit aus allen Einzelgeschwindigkeiten erhält man durch Division des Volumens, das in der Zeiteinheit den Querschnitt passiert, durch den Querschnitt. Bei einer beharrlichen Strömung ist diese in allen Querschnitten gleichgroß.

b. Strömung in Kapillaren.

Wenn die Röhre sehr eng, mithin die Reibung sehr groß ist, so ist die Volumengeschwindigkeit G gleich dem Quotienten aus Triebkraft H und Widerstand W :

$$G = H/W.$$

Der Widerstand ist proportional der Rohrlänge l und umgekehrt proportional der vierten Potenz des Radius r der Röhre (bei kreisförmigem Querschnitt):

$$W = l \cdot K/r^4;$$

hierin ist K eine Konstante, die mit der Art der Flüssigkeit unter sonst gleichen Bedingungen sich ändert. Die Formel lautet also schließlich:

$$G = H \cdot r^4/l \cdot K.$$

Man nennt sie auch das *Poiseuillesche* Gesetz, weil sie von *Poiseuille* empirisch ermittelt worden ist.

Die Konstante K ist ein Maß für den Grad von Zähflüssigkeit, Viskosität, eines flüssigen Mediums. Man setzt hierfür gewöhnlich den Buchstaben η , dessen numerischer Wert die spezifische Viskosität einer Flüssigkeit angibt. Für Blut von 37° ist $\eta = 0,03$ bis $0,05$, für reines Wasser gleicher Temperatur nur $0,007$.

c. Strömung in elastischen Röhren.

In einer Röhre mit starrer Wand strömt die Flüssigkeit so lange, als Triebkraft vorhanden ist. Wenn also die Triebkraft rhythmisch verbraucht und erneuert wird, so findet entsprechend rhythmisches Aufhören der Strömung und erneutes Strömen statt.

Anders verhält sich die Strömung unter geeigneten Bedingungen in einer elastischen Röhre. Durch die Triebkraft wird die elastische Röhre unter Spannung ihrer Wand ausgedehnt und auf diese Weise ein Teil der Triebkraft in Wandspannung der Röhre verwandelt. Hört nun die Triebkraft auf, so bleibt der Teil wirksam, welcher in Spannung der Wand umgesetzt worden war und die Strömung bleibt bis zum Verbrache dieser Spannung bestehen. Man sieht ohne weiteres, daß die Möglichkeit besteht, durch rhythmische Erneuerung der Triebkraft in einer elastischen Röhre eine beharrliche Strömung zu erzeugen.

Hierdurch unterscheidet sich ein elastisches Röhrensystem von einem starren. Die Elastizität der Wand hat aber noch eine andere Veränderung

zur Folge: den Ablauf einer Welle über die elastische Röhre. Diese entsteht dadurch, daß sich die Ausbuchtung sukzessive über die ganze elastische Röhre ausbreitet.

Sowohl die Strömung als auch die Wellenbewegung entstehen vermöge einer Störung des Gleichgewichtes.

Während aber bei dem Strömen das Gleichgewicht gleichzeitig zwischen allen Teilen der strömenden Flüssigkeit aufgehoben ist, indem alle Teile der Flüssigkeit ihre Lage in gleichem Bewegungssinne ändern, findet bei der Wellenbewegung nur an einem Teile des Schlauches eine Störung des Gleichgewichtes statt. Das Streben dieses Teiles, in den Gleichgewichtszustand zurückzukehren, bringt sukzessiv eine Störung des Gleichgewichtes in dem benachbarten und sukzessiv in dem nächstfolgenden Teile des Schlauches hervor. So schreitet die Welle im Schlauche fort.

Während also der Strom ein bewegter Körper ist, indem sich die Wassertheilchen, die ihn bilden, ebenso weit fortbewegen wie der Strom, ist die Welle kein Körper, der sich fortbewegt, sondern eine längs des Schlauches sich fortbewegende Form.

Da sich die Wellenbewegung in elementarer Betrachtung nicht exakt darstellen läßt, müssen hier diese Hinweise genügen.

Wenn der elastische Schlauch sich verzweigt, so geht die Welle auf die einzelnen Zweige über. Nimmt der Querschnitt der Strombahn bei der Verzweigung zu, so nimmt in den einzelnen Zweigen die Höhe der Welle entsprechend ab. Außer dieser Ursache für Abnahme der Welle wirken die Widerstände der Schlauchwände in dem gleichen Sinne. Je feiner die Verästelungen werden, um so größer werden die Widerstände der Gefäßwände, so daß die Welle schließlich erlischt. Ähnlich werden die Wellen eines Teiches durch Binsen oder Schilf am Ufer ausgelöscht.

Im Vorhergehenden sind die grundlegenden Prinzipien der Strömung in einem Röhrensystem dargelegt. Ihre Anwendung auf den Kreislaufapparat ergibt sich im folgenden von selber.

II. Physiologie des Herzens.

1. Die Muskulatur des Herzens.

a. Die Leistungsmuskulatur.

Der Bau der Herzmuskulatur ist überaus verwickelt. Die Vorkammern bestehen im wesentlichen aus einer äußeren transversalen Muskelschicht, welche beiden gemeinsam ist, und einer inneren longitudinalen.

Die Muskulatur der Ventrikel ist rechts und links von sehr ungleicher Mächtigkeit (Abb. 57). Wie die Abbildung zeigt, übertrifft die Muskelwand des linken Ventrikels die des rechten mehrfach an Dicke. Der Faserverlauf zeigt am linken Ventrikel zwischen einer äußeren und inneren Längsschicht mehr transversal verlaufende Fasern, die großenteils ringförmig in sich geschlossen sind. Sie bilden die mächtigste Muskelschicht (Treibwerk genannt). Zwischen der transversalen Mittelschicht und den longitudinalen äußeren und inneren Fasern bilden die Muskelzüge verschiedener Neigung gegen die longitudinalen und transversalen den Übergang.

Keineswegs ist dieses Schema des Faserverlaufes vollkommen gewahrt. So finden sich longitudinale Fasern nicht an der ganzen Innenwand, vielmehr sieht man in den Trabeculae carneae Fasern verschiedenster Richtung. Viele teils vom Bindegewebsring an der Basis des linken Ventrikels und von der Aortenwurzel entspringende longitudinale Fasern verlaufen bis zur Herzspitze und von hier in die Papillarmuskeln oder zum Atrioventrikularring.

Nicht minder verwickelt, aber im Prinzip analog, ist der Bau des rechten Ventrikels.



Abb. 57.

Querschnitt durch die Herzkammer im mittleren Drittel. (Nach Krehl.)

b. Die Brückenmuskulatur.

Nur an einer Stelle des Herzens ist die Muskulatur der Vorkammern und der Kammern miteinander verbunden. Diese Brücke bildet das *Hissche Bündel*, ein schmaler Streifen Muskulatur. Seinen Ursprung nimmt er in der

Wandung des Sinus coronarius des rechten Vorhofes aus einem Netzwerk von Fasermassen — Atrioventrikular- oder *Aschoff-Tawarascher Knoten*. Diese Fasermassen verbinden sich einmal mit der Vorhofsmuskulatur, anderer-

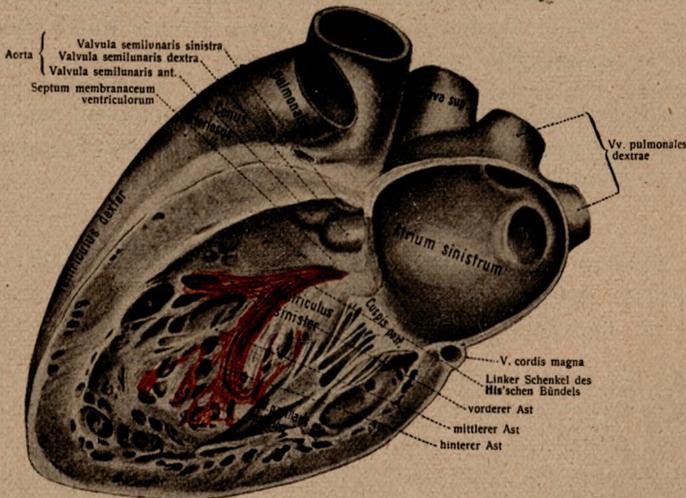


Abb. 58.

Hissches Bündel, linker Arm. (Nach Rauber-Kopsch.)

seits geben sie dem *Hisschen Bündel* den Ursprung. Von dem Knoten zieht das Bündel nach vorn, teilt sich in zwei Schenkel, deren einer (Abb. 59) im rechten, deren zweiter (Abb. 58) im linken Ventrikel endigt. Beide liegen an der Kammerscheidewand, verzweigen sich und endigen in den *Purkinjeschen*

Fäden, in den Papillarmuskeln und den Wandschichten der Kammer. Sie ziehen dabei nach allen Richtungen unter dem Endokard. Die Muskulatur des Bündels ist von der übrigen Herzmuskulatur durch Bindegewebe getrennt bis zu den Endausbreitungen, an denen es mit der übrigen Muskulatur verschmilzt. Auch die Struktur der Muskelfasern des Bündels weicht von der Struktur der übrigen Muskulatur ab (Abb. 60); das Sarkoplasma überwiegt bei der Muskulatur des Bündels, während die Fibrillen zurücktreten. Der Gehalt an Glykogen zeigt Unterschiede zugunsten der Bündelfasern.

Ein zweiter Knoten, analog dem *Tawaraschen*, liegt an der Grenze von Vena cava superior und rechtem Vorhof: Sinusknoten oder *Keith-Flackscher* Knoten. Von ihm laufen Fasern zur Muskulatur des Vorhofes und der Vene.

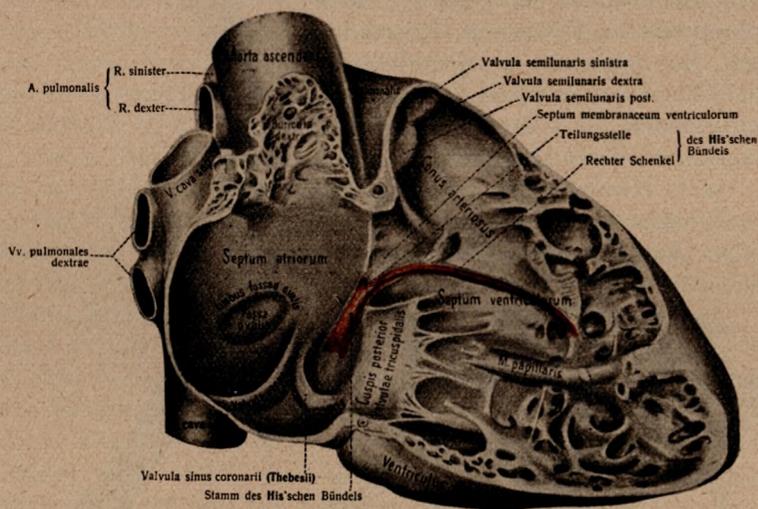


Abb. 59.

Hissches Bündel, rechter Arm. (Nach Rauber-Kopsch.)

2. Nerven des Herzens.

Das Herz weist einen überaus großen Reichtum an Nervenfasern auf. Die Muskelfasern aller Herzabschnitte, auch des sogenannten Reizleitungssystemes, sind von Nervennetzen dicht umspinnen. In allen Teilen dieses Nervensystemes von den Vorkammern bis zur Herzspitze sind Ganglienzellen nachgewiesen worden. Bei den Warmblütern geht das Nervensystem des Herzens aus dem Plexus cardiacus hervor, von dem aus die Vorkammern innerviert werden und von dem die Plexus coron. dext. et sin. herkommen. Alle Nerven, die von diesen Zentren entspringen, führen Ganglienzellen.

3. Physiologische Eigenschaften des Herzmuskels.

Die Bedingungen für seine rhythmische Tätigkeit trägt der Herzmuskel in sich selber. Das vom Körper getrennte Herz schlägt weiter. Die Herztätigkeit geschieht somit automatisch unabhängig vom Zentralnervensystem.

α. Ort der Reizbildung.

Bei den Warmblütern beginnt die Kontraktion des Herzens an der Einmündungsstelle der großen Venen in das Herz, breitet sich von hier schnell über beide Vorkammern aus, deren Systole gleichzeitig geschieht. Nach kurzer Pause erfolgt gleichzeitig die Kontraktion beider Ventrikel.

Bei den poikilothermen Wirbeltieren vereinigen sich die beiden Hohlvenen zu einem besonderen Hohlraum, dem Venensinus. Die Kontraktion des Herzens verläuft hier in drei Phasen. Sie beginnt mit der Systole des Venensinus, nach einer Pause folgt die Vorkammersystole, nach einer neuen Pause die Systole der Kammer.

Den Rhythmus des Herzschlages, d. h. den zeitlichen Abstand der einzelnen Herzschläge bestimmt der Venensinus, führender Herzteil, ihm folgen die übrigen Herzteile. Wird die Schlagfolge des führenden Herzteiles künstlich geändert, — z. B. durch Änderung der Temperatur, deren Erhöhung beschleunigend, deren Herabsetzung verlangsamernd wirkt, — so folgen die übrigen, die geführten Herzteile. Dagegen bleibt die Temperatur-

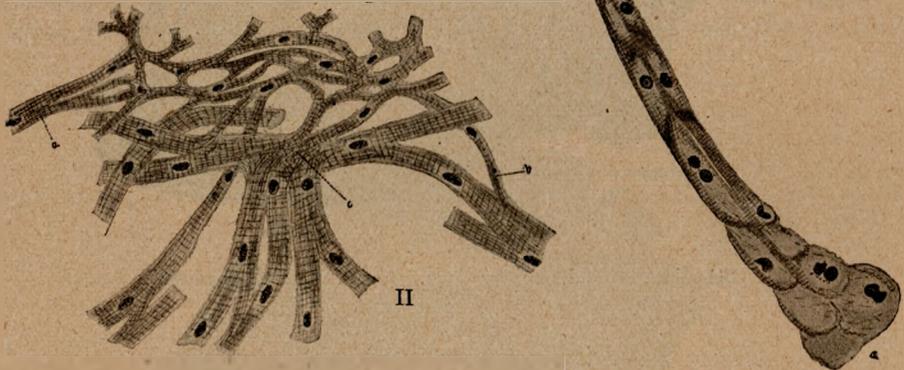


Abb. 60.

I. Übergang der Endfäden des Kammerbündels in die gewöhnlichen Kammermuskelfasern. a Purkinjescher Faden. b Kammermuskelfasern. — II. Übergang des Vorhofsabschnittes des Hischen Bündels in die Vorhofsmuskulatur bei a, b, c. (Nach Tawara).

änderung im Vorkammer- oder Kammergebiet ohne Einfluß auf die Schlagfolge, solange diese Herzteile in Verbindung mit dem Venensinus stehen.

Wenn man den Venensinus vom Vorhof durch Ligatur abtrennt (Versuch I von Stannius), so stehen Vorhof und Kammer still, während der Sinus im alten Rhythmus weiterschlägt. Hier ist also der Ursprungsort der automatischen Pulsationen.

Indessen entbehren auch die übrigen Herzteile dieser Fähigkeit, automatisch zu schlagen, nicht; denn nach längerem Stillstand beginnen Vorhof und Kammer wieder zu schlagen, freilich in langsamerer Folge als bei unver-

sehrtem Sinus. Auch die völlig isolierte Kammer vermag rhythmisch zu schlagen, ebenso gewisse Teile von der Vorkammer oder der Kammer.

Eine Ausnahme macht die isolierte Herzspitze. Sie schlägt nur auf künstliche Reizung.

Es ist nach dem Gesagten kaum zweifelhaft, daß beim Warmblüterherzen die Erregung ihren Ursprung in der Gegend der Einmündungsstelle der großen Venen in das Herz nimmt, beim poikilothermen Wirbeltier im Venensinus. Daß diesen Teilen eine besondere Bedeutung für den Herzschlag zukommt, weiß man bereits seit langer Zeit; am absterbenden Herzen bleibt die automatische Kontraktion hier am längsten erhalten. Am Menschenherzen ist der rechte Vorhof das „ultimum moriens“.

Genauer hat man den Ort der Reizbildung durch lokale Änderungen der Temperatur des Herzens bestimmt. Es hat sich gezeigt, daß am Warmblüterherzen Erwärmung oder Abkühlung der Gegend der Einmündungsstelle der großen Venen den Herzschlag beschleunigt oder verlangsamt. Die empfindliche Stelle entspricht genau der Lage des Sinusknotens von *Keith-Flack*, den man deshalb als primäres Reizbildungszentrum bezeichnet.

Ein zweites Reizbildungszentrum liegt im rechten Vorhof in der Gegend des Sinus coronarius am Vorhofsseptum.

Wird der Sinusknoten ausgeschaltet, so tritt in der Regel ein kurzdauernder Herzstillstand ein. Dann schlägt das Herz wieder, aber in langsamerem Tempo. Die Führung übernimmt nun die Gegend des Atrioventrikularknotens und des *Hiss*schen Bündels: sekundäres Reizbildungszentrum.

Je nach dem Orte der Reizbildung in diesem Zentrum wechselt die Schlagfolge des Vorhofes und Ventrikels. Liegt der Reizort näher dem Vorhof, so geht seine Systole der Ventrikelkontraktion voran. Entstehung des Reizes im mittleren Abschnitt bewirkt synchrones Schlagen, im unteren Vorangehen der Ventrikelsystole. Auch diese Tatsachen sind durch örtliche Erwärmung nach vorheriger Ausrottung des Sinusknotens festgestellt worden.

b. Reizleitung im Herzen.

Die Zusammenziehung des Herzens beginnt in der Gegend des Sinusknotens; von hier pflanzt sie sich auf beide Vorhöfe fort. Weiter wird der Reiz dem Atrioventrikularknoten und von diesem durch das *Hiss*sche Bündel den Ventrikeln zugeleitet.

Wenn man nämlich bei unversehrtem Sinusknoten das sekundäre Reizbildungszentrum abkühlt oder seine Verbindung durchschneidet, so hört die gesetzmäßige Schlagfolge zwischen Vorkammer und Kammer auf, beide schlagen vollkommen unabhängig voneinander, nicht anders, als wenn sie vollständig voneinander getrennt wären. Der Atrioventrikularknoten mit dem *Hiss*schen Bündel leitet mithin die Erregung vom Vorhof auf den Ventrikel über. Analoge Verbindungen in verschiedener Form finden wir bei allen Wirbeltieren.

Schädigungen des Reizleitungssystemes im *Hiss*schen Bündel durch Kompression oder durch Abkühlung verlängern zunächst das Vorhof-Kammerintervall. Bei zunehmenden Drucke oder zunehmender Abkühlung folgt nicht jeder Vorhoffssystole eine Kammer-Kontraktion, sondern mehreren. Dabei werden die Potenzen von 2 bevorzugt, so daß am ehesten jeder zweiten, vierten achten, usw. Vorhofskontraktion eine Ventrikelsystole folgt.

Eine Unterbrechung der Reizleitung an dieser Stelle ist auch in der Pathologie des Menschen beobachtet worden. Vorkammer und Kammer schlagen dann unabhängig voneinander, die erstere im normalen Rhythmus von 72 in der Minute, die letztere 33- bis 43mal in dieser Zeit. Man bezeichnet diesen Symptomenkomplex als *Adams-Stokessche Krankheit*.

c. Art der Reizleitung.

So sicher die Orte bekannt sind, an denen die Herzreize gebildet und weitergeleitet werden, so wenig weiß man Sicheres über die Art der Reizleitung und -bildung. Entstehen die Reize in der Herzmuskulatur selber oder werden sie ihr durch nervöse Gebilde vermittelt? Breitet sich die Erregung von Muskelzelle zu Muskelzelle direkt aus oder sind hier nervöse Mechanismen im Spiele? Geschieht die Überleitung von der Vorkammer auf die Kammer durch Vermittlung der Muskeln des *Hisschen Bündels* oder auf nervösem Wege?

Eine zuverlässige Antwort auf diese Fragen kann man auf Grund des Tatsachenmaterials nicht geben. So neigt denn eine Reihe von Autoren der Ansicht zu, daß die genannten Funktionen Eigenschaften der Muskulatur

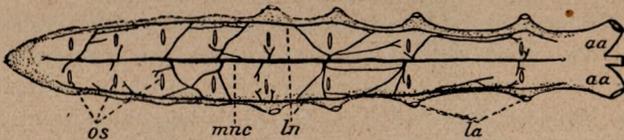


Abb. 61.

Herz von *Limulus polyphemus*. aa vordere Arterien. la seitliche Arterien. mnc dorsales Ganglion. ln Lateralnerv. os Ostien. (Nach *Carlson*.)

sind, während andere Forscher nervöse Gebilde dafür in Anspruch nehmen (myogene und neurogene Theorie der Herzaktion).

Von seiten der anatomischen Forschung ist weder gegen die neurogene noch gegen die myogene Entstehung des Herzschlages irgend etwas einzuwenden; denn beide Gewebe, das nervöse und das muskuläre, sind überaus reichlich vertreten.

Durch Versuche, bei Wirbeltieren das intrakardiale Nervensystem von der Muskulatur des Herzens gesondert zu untersuchen, läßt sich die Frage nicht entscheiden; denn eine derartige Trennung gelingt nicht. Freilich ist eine Ausrottung der Ganglienhaufen am Herzen ohne Einfluß auf den Herzschlag, so daß man sicher sagen kann, daß in ihnen die Automatie ihren Sitz nicht hat. Die oben erwähnten Ganglienzellen in den Nervennetzen bleiben aber dabei unversehrt.

Eine exakte Analyse hat sich nur am Herzen eines Krusters, *Limulus polyphemus*, ausführen lassen. Bei dem Herzen dieses Geschöpfes sind die nervösen und muskulären Einrichtungen des Herzens räumlich getrennt. Wie die Abbildung zeigt, besteht das Herz aus einem muskulösen Schlauch von 14—20 cm Länge. In der Mitte seiner dorsalen Fläche verläuft ein Nervenstrang mnc, der reichlich Ganglienzellen enthält. Außerdem verläuft an beiden Seiten des Herzens je ein Nerv ln. Alle drei Nerven sind untereinander verbunden und senden Fasern in die Herzmuskulatur. Wird der mittlere

dorsale Nerven-Ganglienstrang ausgerottet, so steht das Herz dauernd still. Durchschneidung der Seitennerven erzeugt diastolischen Stillstand der kaudal gelegenen Herzabschnitte. Reizung dieser Nerven erzeugt im entsprechenden Gebiete Tetanus. Reizung der Verbindungen des dorsalen Organes zum Herzen wirkt reflektorisch und bringt das stillstehende Herz zum Schlagen.

Wenn man das Herz in einzelne Teile zerschneidet, das Ganglion aber intakt läßt, so schlagen die einzelnen Teile in der alten Koordination weiter. Die beschleunigende Wirkung einer Temperaturerhöhung zeigt sich nur bei der Erwärmung des Ganglions, nicht aber bei der des Herzmuskels.

Die günstigen anatomischen Verhältnisse am Herzen von *Limulus* zeigen uns ein Organ, das ohne Zweifel unter der Herrschaft des Nervensystems arbeitet. Ebenso sicher zeigen die Verhältnisse des embryonalen Herzens, daß ein Herz ohne jeden nervösen Mechanismus rhythmisch schlagen kann; denn in der ersten Zeit der embryonalen Entwicklung sind die Herzen aller Tiere frei von Ganglienzellen und schlagen doch. Natürlich kann man daraus nicht schließen, daß auch das innervierte Herz rein muskulär arbeitet; denn auch das Herz des embryonalen *Limulus* funktioniert ohne Nerven, ändert also seinen Modus später von Grund aus.

Ebensowenig bildet die Beobachtung, daß Herzteile, die frei von Ganglienzellen sind, automatisch schlagen können, einen Beweis für die myogene Theorie. Nervennetze finden sich überall und ebenso kleine Zellen in diesen Netzen, die wohl zentrale Funktionen haben könnten.

Ureter und Darm sind vielfach, ersterer als ganglienfreies Gebilde, letzterer als rein muskulär arbeitend, als Analoga für das Herz vorgeführt worden. Beide Argumente sind mit dem Nachweis von Ganglienzellen im Ureter und mit der Entdeckung des Nerveneinflusses auf die Darmbewegung gefallen (s. S. 128).

Auch die Tatsache, daß man ein Säugetierherz durch Perfusion mit einer isotonischen Salzlösung noch mehrere Tage nach dem Tode wieder zum Schlagen bringen kann, beweist nicht die myogene Natur des normalen Herzschlages. Man kennt zwar keine Ganglienzellen, die nach so langer Zeit durch isotonische Salzlösungen wieder belebt werden könnten, aber die Wiederbelebung braucht nicht auf demselben Prozeß zu beruhen wie der normale Herzschlag. Vielmehr ist es möglich, daß die Salzlösung auf die Herzmuskulatur direkt erregend wirkt. So ist es z. B. beim stillstehenden Herzen von *Limulus*; unter der Wirkung einer isotonischen Salzlösung beginnt es wieder zu schlagen.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß eine Entscheidung zwischen der neurogenen und myogenen Theorie des Herzschlages zurzeit unmöglich ist.

4. Innervation des Herzens.

Auf die automatische Tätigkeit des Herzens vermag das Zentralnervensystem einzuwirken. Der Einfluß zeigt sich in einer Änderung der Schlagfrequenz — chronotrope Nerveneinwirkung, — der Schlagstärke — inotrope Einwirkung, — der Erregungsleitung im Herzen — dromotrope Wirkung, — der Reizbarkeit des Herzens — bathmotrope Wirkung.

Es gibt Herznerven, welche die genannten Funktionen hemmen, negativ chronotrop usw. wirken, und Nerven, welche diese fördern, positiv chronotrop

usw. wirken. Man unterscheidet daher Hemmungsnerven und Förderungsnerven.

In den Verlauf dieser Nerven sind Ganglienzellen eingeschaltet; sie zerfallen also in einen präganglionären Abschnitt, der bis zum Ganglion reicht, und einen postganglionären, vom Ganglion bis zum Endorgan. Das Herz-nervensystem reiht sich also dem autonomen Nervensystem an.

a. Chronotrope Wirkungen.

Die Hemmungsfasern kommen zum Herzen im Stamme des N. vagus und von hier in die Herzäste dieses Nerven. Sie enden an den Herzganglien. Von hier entspringen die postganglionären Fasern.

Reizt man das periphere Ende des durchschnittenen Vagus, so zeigt sich mit der Reizstärke zunehmend eine Verlangsamung des Herzschlages, die bei genügender Reizstärke zum völligen Herzstillstand führt. Bei Reizung beider Vagi bedarf es für gleiche Effekte geringerer Reizstärken als bei Reizung nur eines Vagus. Dieser Stillstand dauert nicht lange an, alsbald beginnt das Herz in verlangsamttem Tempo wieder zu schlagen. Der Vagus wirkt also negativ chronotrop. Diese Wirkung übt der N. vagus bei vielen Tieren dauernd aus (Vagustonus). Das zeigt sich an der Beschleunigung des Herzschlages nach Durchschneidung beider Vagi. Der Grad der Beschleunigung ist bei verschiedenen Tierarten sehr verschieden. Mit Änderung der Körperlage ändert sich der Vagustonus. Er ist am geringsten im Stehen, größer im Liegen, am größten beim Stehen auf dem Kopfe.

Die negativ chronotrop wirkenden Fasern endigen beim Frosche und bei der Schildkröte im Venensinus. Die zum Vorhof und Ventrikel gehenden Fasern haben bei diesen Tieren nur inotrope und dromotrope Wirkung.

Die Wirkung der Vagusreizung wird durch Vergiftung mit Atropin aufgehoben; hierdurch werden die postganglionären Apparate gelähmt. Im Effekt ebenso wirkt das Nikotin. Der Angriffspunkt der Nikotinvergiftung liegt dagegen am Übergangsort der präganglionären in die postganglionären Fasern.

Wie eine Vagusreizung wirkt das Muskarin. Es ist noch unentschieden, ob es die intrakardialen Hemmungsapparate reizt oder die Herzmuskulatur lähmt.

Die Förderungsnerven verlaufen durch den ersten bis fünften Thorakalnerven des Rückenmarkes, weiter durch die Rami communicantes zum Sympathikus. Die präganglionären Fasern endigen an den Ganglienzellen des Ganglion stellatum bzw. des oberen Brust- und des unteren Halsganglions. Von hier geben die Ganglienzellen den postganglionären Fasern den Ursprung, welche im Herzen endigen.

Reizung der Förderungsnerven bewirkt eine Beschleunigung des Herzschlages. Die Nerven werden deshalb auch Akzeleratoren genannt. Die Förderungsnerven bedürfen zu ihrer Erregung stärkerer Ströme als die Hemmungsnerven. Sind sie einmal wirksam gereizt, so verschwindet der Reizungseffekt nicht mit dem Aufhören der Reizung, vielmehr dauert die Beschleunigung eine Weile an. Häufig beobachtet man nach Vagusreizung eine Beschleunigung des Herzschlages. Diese wird auf eine gleichzeitige Reizung von Beschleunigungsfasern zurückgeführt, welche im Vagus verlaufen.

Die Nervi accelerantes sind also Antagonisten des N. vagus, sie wirken positiv chronotrop.

b. Inotrope Wirkungen.

Einwirkungen auf Kraft und Umfang der Herzkontraktion können einmal direkt durch Beeinflussung der Muskulatur erfolgen, sie können aber auch eine Nebenwirkung der chronotropen Reizwirkung sein.

Durch Reizung des N. vagus kann man bei Fröschen und Säugetieren eine Abschwächung — negativ inotrope Wirkung — der Herzkontraktionen beobachten, ohne daß die Schlagfolge geändert würde.

Positiv inotrope Wirkung bei Vagusreizung ist beim Frosche nach Vergiftung mit Atropin, Nikotin und Kurare beobachtet worden. Am Hunde wirkt Reizung gewisser Herzäste des Vagosympathikus ebenso.

c. Bathmotrope Wirkungen.

Während eines Stillstandes durch Vagusreizung kann das Herz für künstliche Reize unempfindlich sein. Ob es sich hier um eine wirkliche negativ bathmotrope Wirkung der Vagusreizung handelt oder ob eine negativ inotrope Wirkung den Effekt beherrscht, ist nicht zu entscheiden. Das ganze Kapitel der bathmotropen Wirkungen ist wenig übersichtlich.

d. Dromotrope Wirkungen.

Reizung der Hemmungsfasern kann die Leitungsgeschwindigkeit der Erregung herabsetzen — negativ dromotrope Wirkung, — Reizung der Förderungsnerve kann sie erhöhen — positiv dromotrope Wirkung.

Während einer Hemmungswirkung kann an der Grenze zweier Herzabteilungen oder auch an einer geschädigten Stelle des Herzens ein Block eintreten oder ein vorhandener Block verstärkt werden. Bei starker Wirkung des Vagus hat man am Säugetierherzen bei direkter Reizung des Vorhofes nur eine lokale Kontraktion beobachtet, mithin völlige Aufhebung der Erregungsleitung.

Umgekehrt wirkt die Reizung der Akzeleratoren. Ein bestehender Block kann dadurch aufgehoben werden. So erklärt es sich, daß ein scheinbar stillstehendes Herz durch Reizung des Akzelerans wieder zum Schlagen gebracht wird: Vorbedingung ist dabei, daß die Hohlvenen noch pulsieren.

Nach der Ausschaltung sämtlicher Herznerven durch Resektion besteht das Leben eines Tieres weiter. Doch ist die Leistungsfähigkeit nach diesem Eingriffe sehr gering. Ein so hergerichteter Hund war nicht imstande, längere körperliche Arbeit zu leisten. Einen Lauf von einem Kilometer Länge konnte das Tier nicht zustande bringen. Hieraus erhellt die große Bedeutung des regulierenden Herznervensystemes.

5. Die Zentren der regulierenden Herznerven.

a. Lage der Zentren.

Das Zentrum der Hemmungsnerve liegt im Kopfmark. Den genauen Ort kann man zurzeit nicht angeben, es liegt entweder in der Gegend des Nucleus ambiguus oder im dorsalen Vaguskerne.

Die Lage des Zentrums der Förderungsnerven kennt man nicht. Bekannt ist, daß elektrische Reizung des Kopfmарkes und des Halsmarkes nach Durchschneidung beider Vagi den Herzschlag beschleunigt.

b. Tonus der Zentren.

Beide Zentra sind dauernd — tonisch — erregt. Über den Vagustonus siehe S. 92. Der Tonus der Förderungsnerven wird dadurch bewiesen, daß nach vorangegangener Durchschneidung beider Vagi Ausrottung des unteren Halsganglions und des Ganglion stellatum den Pulsschlag verlangsamt. Werden die Akzeleratoren zuerst ausgerottet, so ist die Pulsbeschleunigung bei nunmehriger Durchschneidung beider Vagi geringer als bei erhaltenen Akzeleratoren.

c. Reizbarkeit der Zentren.

Man kann beide Zentren direkt reizen. Abnahme des Sauerstoffgehaltes des Blutes, welches das Kopfmарk durchströmt, erregt das Hemmungszentrum bis zur Auslösung eines Herzstillstandes. Daß auch das Förderungszentrum erregt wird, zeigt sich an einer Pulsbeschleunigung, wenn zuvor die Vagi durchschnitten waren. Analog dem Sauerstoffmangel wirkt Absperrung der Blutzufuhr vom Kopfmарk (Versuch von *Kußmaul-Tenner* s. S. 168).

Steigerung des Blutdruckes im Kopfmарk erregt das Hemmungszentrum, Herabsetzung das Förderungszentrum. Erhöhung der Bluttemperatur im Kopfmарk auf 47° erregt das Hemmungszentrum, Abkühlung unter die Norm das Förderungszentrum.

d. Einfluß anderer Zentren.

Auf die Zentren der Herznerven haben andere Zentren Einfluß. So wirken Gefühle und Affekte auf den Herzschlag, Unlustgefühle beschleunigend, Lustgefühle verlangsamen. Auf Sinnesreize gerichtete Aufmerksamkeit verlangsamt den Herzschlag. Auch die zentralen Atemapparate beeinflussen die Herzzentren. So werden die Herzschläge während der Inspiration zahlreicher, während der Expiration seltener. Der Schluckakt beschleunigt den Herzschlag, danach ist er vorübergehend verlangsamt. Diese Erscheinungen rühren zum Teil sicher, zum Teil wahrscheinlich von den zentralen Einflüssen auf die Herzzentren her.

e. Reflektorische Erregung der Zentren.

Eigentliche, sensible Nerven, welche bewußte Empfindungen durch ihre Reizung vermitteln, besitzt das Herz nicht. Wohl aber verlaufen am Herzen zahlreiche zentripetal leitende Fasern, welche durch ihre Reizung das Hemmungs- und Förderungszentrum erregen.

1. Reflexe vom Herzen auf das Herz.

Kompression des Herzens, durch Lufteinblasung in den Perikardialsack oder mit den Fingern, setzt den Vagustonus herab und bewirkt Pulsbeschleunigung. Auf Kompression des Herzens durch den Expirationsdruck der Lungenluft bei geschlossener Glottis beruht die Pulsbeschleunigung beim *Valsava*-schen Versuche. Der Auslösungsort ist vermutlich das viszerale Perikard.

Vom Endokard des linken Ventrikels scheinen Hemmungsreflexe ausgelöst zu werden durch Injektion von Blausäure. Ausrottung beider Ganglia stellata und Resektion der Herzäste des unteren Halsganglions heben diese Wirkung auf.

2. Reflexe vom Gefäßsystem auf das Herz.

Am interessantesten sind die Reflexe vom Gefäßsystem auf das Herz. Vermehrung des Druckes im Anfangsteile der Aorta hat eine Abnahme der Pulszahl und des Blutdruckes zur Folge. Diese Wirkung verschwindet nach Resektion des N. depressor, eines Vagusastes; dagegen zeigt der periphere Stumpf des Depressor bei Vermehrung des Aortendruckes einen Aktionsstrom. Reizung des zentralen Endes wirkt wie Drucksteigerung in der Aorta bei intaktem Depressor. Die Anatomie zeigt, daß der Depressor im Anfangsteil der Aorta entspringt. Es ist somit kein Zweifel, daß es sich um einen Reflex von der Aorta auf das Hemmungszentrum handelt. Die afferenten Fasern gehen durch den Depressor, die efferenten im Vagus.

Analogerweise hat man nach Reizung der Gefäße der unteren Extremität eine Verminderung der Pulszahl beobachtet. Einspritzung von Blausäure in die Carotis communis sowie Druckerhöhung in demselben Gefäß haben den gleichen Erfolg. In diesem Falle wird er durch Ausrottung der gleichseitigen sympathischen Ganglien aufgehoben.

3. Reflexe von den Baueingeweiden auf das Herz.

Von den Baueingeweiden kann man durch starke mechanische oder elektrische Reize Herzstillstand auslösen. Der bekannteste derartige Versuch ist der *Goltzsche Klopfversuch*. Nach Freilegung des Herzens beim Frosche wird die Bauchgegend kräftig geklopft; danach tritt Herzstillstand ein. Ebenso wirkt Aufblähung oder Zerrung des Magens. Die afferenten Fasern verlaufen im Sympathikus des Bauches zum Rückenmark, zum Teil auch im Splanchnikus, die efferenten im Vagus.

4. Reflexe von der Respirationsschleimhaut auf das Herz.

Von der Schleimhaut des Atmungsapparates läßt sich eine gewaltige Beeinflussung des Herzschlages auslösen. Von der Schleimhaut der Nase aus kann man durch Einatmen reizender Gase Verlangsamung des Herzschlages, ja Herzstillstand erzeugen. Beim Kaninchen bewirkt z. B. Chloroformgas Herzstillstand. Die afferente Bahn verläuft im Trigeminus, die efferente im Vagus. Pulsverlangsamend wirkt auch Reizung der Kehlkopfschleimhaut sowie der Lungenoberfläche durch Einblasen ätzender Gase, ebenso elektrische Reizung der Lungenfasern des Vagus. Die afferente Bahn liegt hier im Vagus — Laryngeus superior oder Lungenäste — die efferente im Herzvagus.

Pulsbeschleunigend wirkt Aufblasung der Lunge, besonders wenn der Vagustonus durch Dyspnoe verstärkt ist. Diese Wirkung zeigt sich am Menschen bei willkürlicher Erhöhung der Atemfrequenz und auch am kurarisierten Tiere bei Steigerung der künstlichen Atemfrequenz.

5. Reflexe von gereizten afferenten Nervenstämmen auf das Herz.

Der Effekt auf das Herz, welchen man bei elektrischer Reizung sensibler Nervenstämmen beobachtet, kann auch von einem und demselben Nerven aus verschieden sein. So macht Reizung eines zentralen Vagusstumpfes bei intaktem zweiten Vagus in der Regel Pulsverlangsamung. Elektrische Reizung des Plexus brachialis, des Nervus ischiadicus, des zentralen Lendenmarkstumpfes sowie der hinteren Rückenmarkswurzeln erzeugt bald Frequenzzunahme und Verstärkung des Herzschlages, bald Frequenzabnahme, vielfach zuerst Zunahme

und dann Abnahme. Beide Erscheinungen werden durch das Hemmungszentrum auf der Bahn des Vagus vermittelt. Der Tonus des Zentrums nimmt infolge der Reizung einmal ab — Frequenzzunahme — das andere Mal zu — Frequenzabnahme. Dieser Unterschied im Effekt kann durch das Vorkommen beschleunigender und hemmender afferenter Fasern in den gereizten Nerven bedingt sein.

Reizung sensibler Hautnerven (Auricularis magnus, Dorsalis pedis) setzt die Pulsfrequenz herab.

6. Reflexe von den Muskeln auf das Herz.

Über reflektorische Beeinflussung des Herzens durch sensible Muskelnerven lauten die Angaben der Forscher sehr verschieden. Ein klares Bild hat sich bisher nicht ergeben: Hemmung, Beschleunigung, Fehlen jeden Einflusses bei Reizung dieser Nerven ist beobachtet worden.

Die Vermehrung der Pulsfrequenz bei der Muskeltätigkeit ist durch die Wirkung der regulierenden Herznerven allein nicht zu erklären; denn nach Durchschneidung derselben bleibt sie noch, wenn auch in vermindertem Maße bestehen. Vielleicht spielen die Stoffwechselprodukte des Muskels dabei eine Rolle, indem sie das Herz direkt auf dem Blutwege beeinflussen.

7. Rückblick.

Aus den zahlreichen Beobachtungen geht hervor, daß die Hemmung des Herzschlages ausschließlich durch reflektorische Erhöhung des Vagustonus erzeugt wird.

Die Beschleunigung des Herzschlages ist vielfach die Folge einer reflektorischen Herabsetzung des Vagustonus. Sie kann auch durch Vermehrung des Tonus der Förderungsnerven erzeugt werden. Doch sind hierfür nur sehr wenig experimentelle Anhaltspunkte vorhanden. Ein derartiger Einfluß geht aus folgenden Versuchen hervor. Wenn beide Vagi durchschnitten sind und der periphere Stumpf des einen so gereizt wird, daß der Herzschlag verlangsamt wird, so kann Reizung eines sensiblen Nerven eine ansehnliche Vermehrung der Schlagfrequenz erzeugen. Diese wird durch reflektorische Wirkung auf die Förderungsnerven erzeugt. Für eine Mitwirkung dieser Nerven spricht auch, daß die reflektorische Beschleunigung des Herzschlages stärker ausfällt, wenn die Förderungsnerven intakt sind.

6. Mechanik der Herzfunktion.

Die Bewegung des Herzens setzt sich zusammen aus der Kontraktion der Vorhöfe und der zeitlich darauffolgenden Zusammenziehung der Kammern. Die rechte und linke Herzhälfte arbeiten gleichzeitig. Man bezeichnet den Vorgang der Kontraktion als Systole, die Erschlaffung als Diastole. Während der Vorhofssystole ist die Kammer in Diastole, während der Kammer-systole der Vorhof. Nach dem Ende der Kammer-systole bis zum Beginn der nächsten Vorkammersystole sind Kammer und Vorkammer in Diastole: Herz-pause. Den ganzen Bewegungskomplex, aus Systole und Diastole bestehend, nennt man eine Herzrevolution.

Die Dauer einer Herzrevolution beträgt beim Menschen im Durchschnitt 0,86 Sekunden. Sie beginnt mit der 0,16 Sekunden dauernden Vorhofssystole,

dann folgt die Kammersystole mit 0,3 Sekunden Dauer, endlich die Herzpause von 0,4 Sekunden, während welcher das ganze Herz in Diastole ist.

Aus den Daten geht hervor, daß die Vorkammerdiastole im ganzen 0,7 Sek. dauert, die Kammerdiastole 0,56 Sekunden.

a. Form des Herzens.

Die Form des Herzens ist in Diastole und Systole sehr verschieden. In der Diastole stellt das Herz einen schlaffen Sack dar, der sich seiner Unterlage ziemlich platt auflegt. Von einer bestimmten Form des Herzens in der Diastole kann man also auch im lebenden Körper nicht sprechen. Für die Form wird die allgemeine Lage des Körpers von Bedeutung sein. In Rückenlage wird das Herz sich im sagittalen Durchmesser abplatten, im transversalen ausdehnen. Bei aufrechter Körperhaltung dagegen wird sich das Verhältnis des sagittalen zum transversalen Durchmesser kaum ändern, dagegen vielleicht der vertikale Durchmesser. Von Bedeutung für die Form muß dabei auch der Grad der Blutfüllung sein.

Wenn das Herz in Systole übergeht, so werden die schlaffen Wände starr, die Form wird nunmehr streng definiert, ganz gleichgültig, wie sie in der Diastole war. Die Verhältnisse erläutert für den Froschventrikel die Abb. 62. Man sieht hier deutlich die Abhängigkeit der diastolischen Form (gestrichelt) von der Lage, die Konstanz der systolischen Form (ausgezogene Linie).

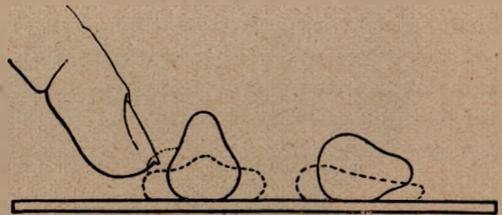


Abb. 62.

Formen des Froschventrikels. Punktirt diastolische, ausgezogen systolische Form.

Versuche, die Form des Ventrikels in der Brust zu bestimmen, haben ergeben, daß die Herzspitze die geringste Ortsänderung erfährt. Die Herzbasis nähert sich also bei der Systole der Herzspitze.

Die Formänderung der Vorhöfe, welche dauernd mit Blut gefüllt und viel dünnwandiger als die Kammer sind, ist in toto sehr gering. Starke Verkleinerung zeigen nur die Herzohren, welche sich nahezu vollkommen bei der Vorhofssystole entleeren.

Auch die Ventrikelhöhlen entleeren ihren Inhalt bei der Systole nicht vollkommen, wie man aus Beobachtungen an totenstarrten Herzen geschlossen hat. Im linken Ventrikel bleibt über den Papillarmuskeln ein beträchtliches Lumen, im rechten berühren sich die Ventrikelwände nicht. Die kontrahierte Kammer bewahrt einen spaltförmigen Hohlraum, der sich von der Basis zur Spitze verjüngt. Im Leben liegen die Verhältnisse analog, aber das Volumen des Hohlraumes wechselt mit den Bedingungen, unter denen das Herz arbeitet.

b. Bewegung des Blutes im Herzen.

1. Bedeutung der Vorhöfe.

Das Blut tritt durch die Körpervenen und die Lungenvenen in den rechten und linken Vorhof ein. Aus den Vorhöfen strömt es während der Diastole des Ventrikels dauernd in den Ventrikel ein. Verstärkt wird die Geschwindig-

keit der Blutfüllung der Ventrikel während der Vorhofssystole, bei welcher der ganze Vorhof sich kontrahiert, besonders aber das Herzohr, welches sich fast völlig entleert. Der Vorhof entleert sich aber nicht vollkommen, sondern behält bei seiner Systole reichlich Blut. Die Meinung, daß er eine Druckpumpe vorstelle, ist deshalb irrig. Auch der anatomische Bau spricht dagegen; denn an der Einmündungsstelle der großen Venen fehlen Klappen, welche den Rückfluß des Blutes in die Venen verhindern könnten. Andererseits steht vom Ende der Vorhofssystole bis zum Beginn der Kammersystole dem Rückfluß des Blutes kein Hindernis im Wege. Einrichtungen, wie sie eine Druckpumpe zeigt, fehlen mithin.

Die Bedeutung der Vorhöfe liegt wohl darin, daß sie Blutreservoirs darstellen, welche die Speisung der Kammer mit Blut garantieren. Da sich die Kammer, wie man am Froschherzen leicht beobachten kann, bereits während der Diastole mit Blut zu füllen beginnt, so wäre eine weitere Füllung durch eine Druckpumpe überaus unzweckmäßig, da dann bei dem ungleichmäßigen Einströmen in der Diastole und ihrer ungleichen Dauer der Grad der Füllung von Herzschlag zu Herzschlag wechseln müßte. Dagegen ist ein Einströmen des Blutes in die Kammer unter geringem Druck und die Möglichkeit des Zurückfließens in die erschlaffende Vorkammer ein ausgezeichnetes Mittel, um eine gleichmäßige Kammerfüllung zu gewährleisten. Der Vorgang ist dann etwa der Füllung eines Getreidemaßes zu vergleichen, welches zunächst gehäuft mit Getreide gefüllt wird. Die Gleichmäßigkeit verschiedener Füllungen wird dadurch erreicht, daß die gehäufte Oberfläche mittels eines Streichmaßes glatt gestrichen wird.

2. Bedeutung der Kammern.

Ganz anders ist die Funktion der Herzkammer. Aus dem anatomischen Bau geht bereits hervor, daß die Kammer eine Druckpumpe darstellt. An der Grenze von Vorkammer und Kammer befinden sich Klappen, links die Bikuspidalis, rechts die Trikuspidalis, welche bei Steigerung des Druckes in der Kammer diese gegen den Vorhof abschließen, also ein Rückfließen in den Vorhof verhindern. Andererseits wird an der Ausflußöffnung in die Aorta und die Arteria pulmonalis der Rückfluß des Blutes in die Kammer durch die Semilunarklappen verhindert.

Dieser Mechanismus der Klappen bewirkt daher, daß die Blutbewegung nur in einem Sinne geschehen kann. Durch die Atrioventrikularklappen kann das Blut nur einströmen, durch die Semilunarklappen nur ausströmen.

An den Atrioventrikularklappen wird diese Aufgabe dadurch erreicht, daß sie einen häutigen Trichter darstellen, der von der Vorhofkammergrenze in die Kammer hineinragt. Der Rand dieses Trichters ist an dieser Grenze befestigt. Die Trichterfläche ist rechts durch drei, links durch zwei tiefe Einschnitte entsprechend in drei und zwei Segel geteilt. Diese Segel sind durch Sehnenfäden an die Papillarmuskeln befestigt.

Wenn das Blut aus der Vorkammer einströmt, so werden die Klappen durch die Blutströmung in flottierende Bewegung gesetzt. Die Ursache hierfür liegt in den Wirbelströmungen, die sich in jeder Flüssigkeit bilden, welche an einer unebenen Wand fließt. So wird erreicht, daß die Klappen nicht der Kammerwand anliegen, vielmehr rings von Blut umspült sind: die Klappen

sind gestellt. Wenn nun die Kammer in Systole gerät, so bewegt sich das Blut unter dem Antrieb des Druckes der Kammerwand nach dem Vorhof zu, dem Orte geringeren Druckes, fängt sich dabei hinter den Klappensegeln, die es durch seinen Druck gegen den Vorhof bewegt. Ohne die Hemmung durch die Chordae tendineae würden die Klappensegel in den Vorhof umschlagen. Unter ihrer Zugwirkung geschieht es aber, daß die Vorhofsflächen der Klappen sich in einiger Ausdehnung aneinanderlegen, wie es Abb. 64 zeigt. Dieser Zustand ändert sich auch während der Systole nicht, obwohl sich das Herzlumen dabei in allen Durchmessern verkleinert. Denn entsprechend der Annäherung von Herzbasis und Spitze wird die Befestigung der Klappen an den Chordae tendineae durch Kontraktion der Papillarmuskeln mit verkürzt.

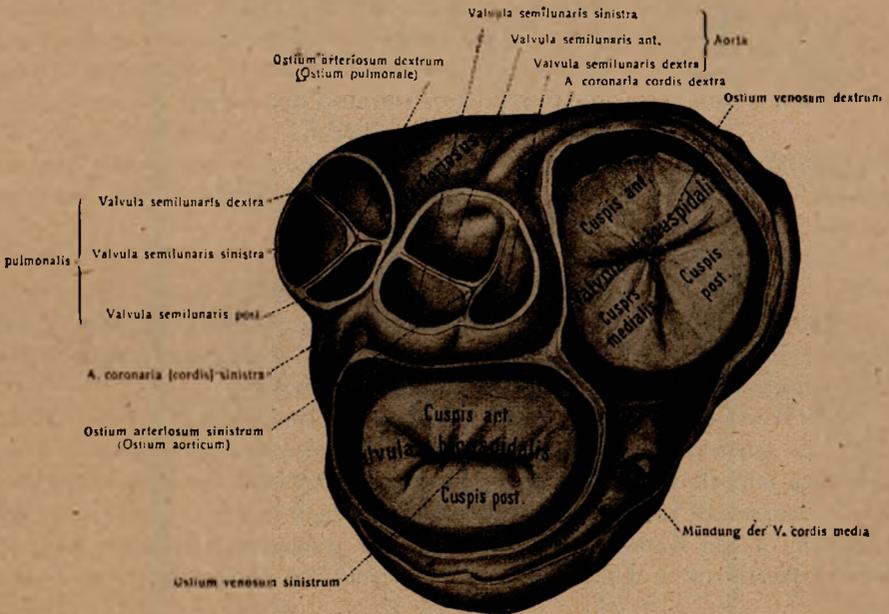


Abb. 63.

Herzklappen. (Nach *Rauber-Kopsch.*)

Die Flächen der Klappen legen sich dabei vermutlich in noch größerer Ausdehnung aneinander, weil sich die Atrioventrikularöffnung bei der Systole verengert. Der Schluß ist also gewährleistet.

Eine nennenswerte Menge Blut kann, wie aus dem Gesagten folgt, nach Beginn der Systole aus der Kammer in den Vorhof nicht zurückfluten, denn die Klappen liegen am Ende der Ventrikeldiastole bereits so, daß es nur geringen Druckes zu ihrem Schlusse bedarf.

Ganz anders die Klappen der großen Arterien. Sie sind bei Beginn der Systole geschlossen, und zwar durch eine beträchtliche Kraft, nämlich den Druck in den großen Arterien. Die Klappensegel sind drei in jedem arteriellen Ostium. Sie sind gleich Wagentaschen an der Wand der großen Gefäße befestigt. Ihre freien Ränder liegen fest aufeinander, so daß bei geschlossener Klappe eine dreistrahlige Abbildung entsteht (Abb. 63). Im Zentrum dieser

Abbildung, der Mitte jedes freien Segelrandes entsprechend, liegt je eine knötchenförmige Verdickung, die Noduli Arantii. Sie dienen zur Sicherung des Verschlusses, indem sie an ihren Rändern feine Zähne tragen, die ineinandergreifen.

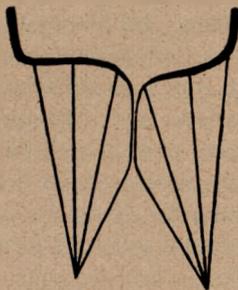


Abb. 64.

Lage der gestellten Atrioventrikularklappen.
(Nach Krehl.)

Diese Klappen sind während des größten Teiles der Herzrevolution geschlossen, geöffnet nur während der kurzen Zeit, da der Ventrikeldruck den Druck in den großen Arterien übersteigt. Während dieser Zeit strömt das Blut durch die geöffneten Klappen. Diese würden sich der Gefäßwand glatt anlegen, wenn das Gefäßrohr zylindrisch wäre und die Flüssigkeitsteilchen parallel der Achse des Zylinders strömten. Beides ist nicht der Fall. Die Wand der Gefäße ist über den Klappen ausgebuchtet (Sinus Valsalvae) und die Stromfäden des Blutes sind nicht parallel, weil die Blutteilchen von allen Richtungen aus der Kammer gegen das Ostium fließen. So entstehen auch hier

Wirbelströmungen, in denen die Klappen flottieren. Sie sind somit dauernd gestellt und schließen sich beim Nachlassen des Kammerdruckes fast momentan, so daß kaum Blut in die Kammer zurückströmt.

3. Der Druckablauf im Herzen.

Man hat zu erwarten, daß entsprechend dem Wechsel von Systole und Diastole der Druck in den Herzkammern wechselt. Demgemäß unterscheidet man zwischen systolischem und diastolischem Druck.

Die Werte dieser Drucke können in den vier Herzabschnitten nicht gleich sein. Es leuchtet ein, daß sie von der Größe der druckerzeugenden Kraft abhängen müssen. Die Mächtigkeit der Muskulatur muß also ausschlaggebend sein. Demgemäß haben wir den niedrigsten Druck in den Vorkammern, den höchsten in den Kammern zu erwarten, hier wieder in der linken Kammer höhere Werte als in der rechten, entsprechend der Mächtigkeit der Muskulatur.

Da die Muskulatur abwechselnd in Systole und Diastole sich befindet, so muß der Druck in jedem Herzabschnitt von Zeitmoment zu Zeitmoment sich ändern. Dies ist um so mehr notwendig, als während des größten Teiles der Herzrevolution Kammer und Vorkammer ein gekoppeltes System bilden, dessen Komponenten sich gegenseitig beeinflussen. Dasselbe gilt dauernd vom Vorhofe und den großen Venen, vorübergehend von den Kammern und den großen Arterien. Wir haben also zu erwarten, daß der Druckablauf in den einzelnen Herzabteilungen sehr verwickelt ist.

Die Messungen des systolischen Kammerdruckes sind nicht allzu zahlreich. Beim Hunde und Kaninchen hat man in der linken Kammer einen Druck von mehr als 200 mm Quecksilber gefunden, bei der Katze 150 bis 170 mm, bei der Maus 54 mm, beim Frosche 6 mm Quecksilber.

Entsprechend der geringeren Wandstärke ist der Druck in der rechten Kammer viel geringer. Bei der Katze ist er gleich 40—50 mm Quecksilber gefunden worden.

Im Vorhof hat man beim Hunde rechts einen systolischen Druck von

20—22 mm Quecksilber, bei der Katze rechts 6 mm, links 10—12 mm Quecksilber gefunden.

Den ganzen Ablauf der Druckschwankung in den Herzabschnitten hat man mit Hilfe graphischer Aufzeichnung sichtbar gemacht (Abb. 65, 66).

Die Kurven zeigen, obwohl Abbildung 65 und 66 mit Instrumenten verschiedener Eigenschaft gewonnen worden sind, gute Übereinstimmung. Sie lehren, daß der Druck in der Herzkammer schnell zunimmt und schnell abnimmt. Zwischen dem sehr steilen ansteigenden und dem steilen absteigenden

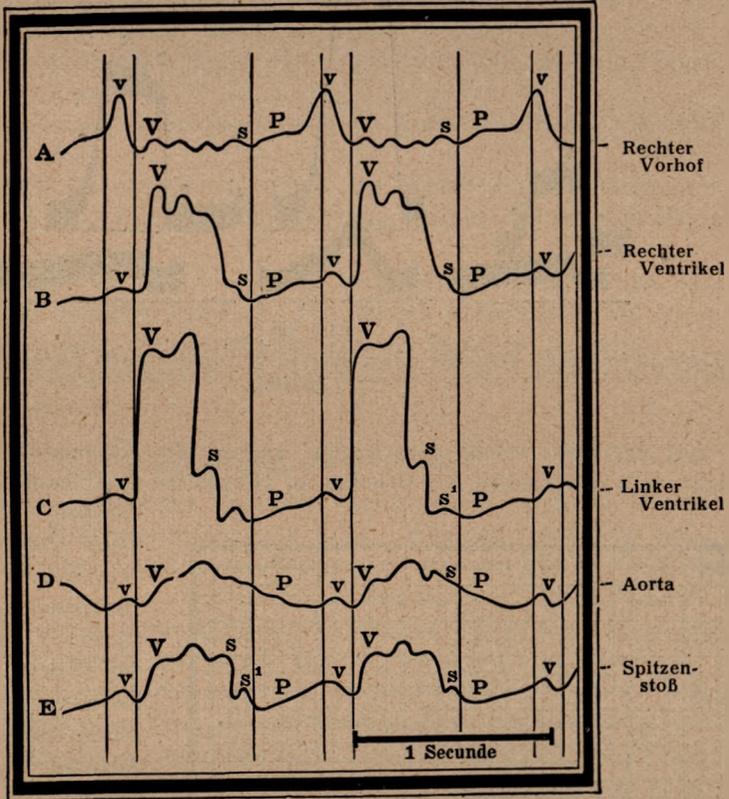


Abb. 65.

Druckablauf im rechten Vorhof, in beiden Kammern, in der Aorta und Herzspitzenstoß.
(Nach Chauveau und Marey.)

Schenkel zeigt die Kurve entweder im wesentlichen horizontalen Verlauf (Abb. 66,3) oder sanft abfallenden (Abb. 66,1) oder endlich ansteigenden (Abb. 66,2) Verlauf. Diese Unterschiede beruhen auf Unterschieden im Zustande des Gefäßsystems. Bei sehr geringem Widerstand in der Aorta hat die Blutaussgabe des Herzens keine Steigerung des Aortendruckes zur Folge, vielmehr sinkt der Druck trotz der Füllung der Aorta; dementsprechend fällt die Kurve sanft ab. Herrscht im Gegenteil im Gefäßsystem hoher Widerstand, so findet durch die Entleerung des Herzens eine erhebliche Drucksteigerung statt, die Kurve steigt an. Liegt der Widerstand zwischen diesen beiden

Extremen, so kann horizontaler Verlauf der Kurve (sogenanntes Plateau) auftreten.

Daher muß während der entsprechenden Zeit der Systole im ersten Falle der Aortendruck sinken, im zweiten steigen, im dritten ziemlich konstant bleiben. In der Tat lehren das die beigegebenen Kurven (Abb. 66).

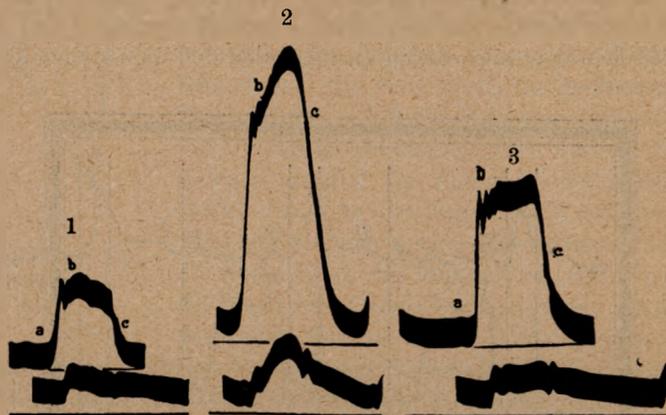


Abb. 66.

Druckablauf im linken Ventrikel (obere Kurve) und in der Aorta (untere Kurve). Nach C. Tigerstedt.

Auf die Zeit, welche dem steilen Anstieg der Kammerdruckkurve entspricht, fällt der Anstieg des Druckes im Herzen bei geschlossenen Semilunarklappen.

Die Öffnung dieser Klappen erfolgt in dem Augenblick, da der Herzdruck größer wird als der Aortendruck. In der Kurve wird dieser Zeitmoment durch gleichzeitige Aufzeichnung einer Aortendruckkurve bestimmt. Er entspricht dem Momente des Beginnes der Drucksteigerung in der Aorta.

Die Zeit vom Beginn der Systole bis zur Öffnung der Semilunarklappen nennt man die Verschlusszeit oder die Anspannungszeit.

Sie dauert beim Menschen 0,02 bis 0,1 Sekunden, beim Hunde 0,03, beim Pferde 0,1 Sekunden.

Hieran schließt sich unmittelbar die Zeit an, während deren der Druck im Herzen höher ist als in der Aorta, das Blut also aus dem Herzen ausströmt: die Austreibungszeit.

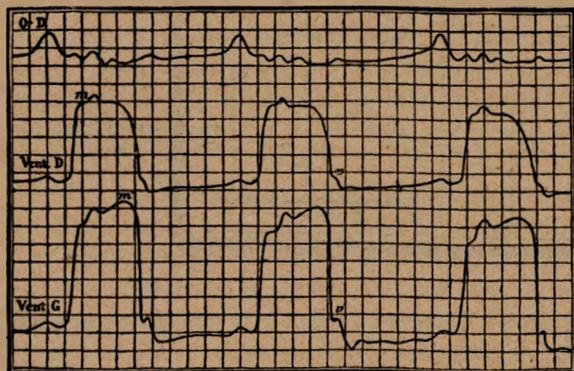


Abb. 67.

Druckablauf im rechten Vorhof Or D, linken Ventrikel V. G und rechten Ventrikel V. D.

Sobald die nachlassende Herzkraft geringer wird als der Druck in den großen Gefäßen, schließen sich die Semilunarklappen. Das bedeutet den Beginn der Erschlaffungszeit der Kammer: der Diastole.

Anspannungszeit und Austreibungszeit stellen die Systole dar. Sie ist von sehr konstanter Größe für ein und dasselbe Tier. Beim erwachsenen Menschen beträgt sie 0,19—0,38 Sekunden.

Anders die Erschlaffungszeit. Ihre Dauer ist außerordentlich verschieden, sodaß also die Pulsfrequenz von der Dauer der Diastole abhängt.

Außer den angeführten wesentlichen Eigenschaften der Kurve des Herzdruckes ist noch folgendes zu bemerken. Vor dem Beginn des steilen Anstieges zeigt die Kurve eine leichte Erhebung, welche zeitlich mit der Systole der Vorkammer zusammenfällt. Sie ist also verursacht durch das Einströmen des Blutes in die Kammer.

Am Ende des steilen Anstieges zeigt die Kurve eine Reihe von Schwingungen (s. Abb. 66).

Endlich fällt im absteigenden Teile der Kurve eine Unstetigkeit auf. Ihre Ursache ist nicht bekannt. Sie geht dem Schlusse der Semilunarklappen etwas voraus.

Die Druckkurve des Vorhofes zeigt eine steile Erhebung, welche von der Systole desselben herrührt. Die übrigen Erhebungen sind, wie man in Abbildung 65 sieht, Druckschwankungen im Ventrikel synchron.

Die Volumschwankungen des linken Vorhofes kann man von der Speiseröhre aus aufzeichnen.

4. Die Diastole des Herzens.

Nachdem die Systole der Kammern abgelaufen ist, folgt die Herzpause. Vorkammer und Kammer verharren in Ruhe. Während dieser Zeit fließt das Blut aus den großen Venen in die Vorkammer und von hier in die Kammer zurück.

Die Kraft, welche dieses Wiedereinfließen in das Herz bewirkt, ist einmal der Rest von Triebkraft, welche das Blut bei der Systole erhalten hat. Der Beweis hierfür liegt darin, daß an Tieren, welche durch Kurare gelähmt sind und deren Brusthöhle weit geöffnet ist, das Bluteinströmen ins Herz nicht aufhört.

Eine wesentliche Unterstützung findet diese Strömung durch die Saugung des Thorax. Diese rührt daher, daß alle im starrwandigen Thorax gelegenen Teile unter niederem Drucke stehen als die übrigen Körperteile. Einen Teil des Atmosphärendruckes trägt die Oberfläche der gedehnten Lunge. Infolgedessen ist der auf den Organen des Thorax lastende Druck um so viel geringer als der Atmosphärendruck wie der von der Lungenoberfläche getragene Teil des Luftdruckes. Mithin werden alle Verbindungen zu den Thoraxorganen in den Thorax hineingezogen. Besonders wirksam zeigt sich dies an den flüssigen Verbindungen, dem Inhalt der Blutgefäße.

Die Saugung ist keine konstante Größe; sie nimmt mit der Inspiration zu, weil hierbei die Lunge gedehnt wird und nun einen größeren Teil des Luftdruckes trägt. So nimmt auch die Einströmung des Blutes in das Herz zu.

Auch die Volumänderung des Herzens bei der Systole begünstigt den Eintritt des Blutes in die Brusthöhle. Durch die Systole wird eine Blutmenge auf dem Wege der Aorta aus dem Thorax abtransportiert. Hierdurch wird

das Volumen des Thorax vermindert, was saugend wirken muß. Das zeigt sich z. B. an dem Einsaugen der Luft durch die offene Stimmritze — kardiopneumatische Bewegung. Natürlich wird hierdurch auch das Blut der in den Thorax führenden Venen angesogen.

An kräftig arbeitenden Herzen wirkt die Herzkammer selber beim Übergange in die Diastole blutsaugend. In der linken Kammer ist ein negativer Druck, d. h. eine Saugung von 23,5 mm, in der rechten von 36 mm Quecksilber beobachtet worden. Von einigen Autoren wird diese Saugung bestritten.

Die Gründe für die Saugung kennen wir nicht sicher. Ihre Diskussion unterbleibt daher.

5. Kraft des Herzens.

Eine Kraft wird gemessen durch die Größe eines Gewichtes. Wir haben gesehen, daß der Druck im Herzen während der Systole 20 cm Quecksilber (s. S. 100) erreicht. Diesem Drucke hält die innere Oberfläche der Herzkammer das Gleichgewicht. Es muß mithin jede Flächeneinheit der inneren Kammeroberfläche einen Druck erzeugen, welcher gleich ist dem Gewicht einer Quecksilbersäule vom Querschnitt der Flächeneinheit — 1 cm^2 — und der Länge von 20 cm. Dieses Gewicht ist, in Gramm ausgedrückt, gleich dem Produkt aus dem spezifischen Gewichte des Quecksilbers 13,6 und dem Volumen der genannten Quecksilbersäule, also gleich $13,6 \cdot 20 \cdot 1$, mithin 272 g. Diese Zahl gibt also die Kraft der Flächeneinheit der inneren Herzoberfläche während der Systole.

Die Kraft der Gesamtoberfläche zu berechnen haben wir keine Möglichkeit, weil es bis jetzt keine Methode gibt, die Größe dieser Fläche während der Systole zu berechnen.

Nehmen wir den Druck in der rechten Kammer gleich 4 cm Quecksilber, so würde die Kraft der Flächeneinheit hier ein Fünftel von der der linken Kammer betragen, d. h. 54,4 g.

6. Arbeit des Herzens.

Wie in der Einleitung auseinandergesetzt worden ist, wird die gesamte Triebkraft einer bewegten Flüssigkeitsmasse gemessen durch die Summe der kinetischen Energie der bewegten Masse $mv^2/2$ und der Spannung, die bei der Strömung verbraucht wird mgh . Das gilt natürlich auch für die Bewegung des Blutes, das vom Herzen ausgetrieben wird. Die Herzarbeit ist also

$$\text{Arbeit} = mv^2/2 + mgh.$$

Hierin ist m die Masse des ausgetriebenen Blutes, v die Geschwindigkeit dieser Masse, h der Widerstand, gegen den das Herz arbeitet, also die mittlere Druckhöhe der Aorta, g die Gravitationskonstante.

Für die numerische Rechnung ist es bequem, die Formel etwas umzuformen, indem statt der Masse m das Gewicht $p = mg$ eingeführt wird.

$$\text{Arbeit} = pv^2/2g + ph.$$

Nimmt man die Blutmenge p , welche das Herz bei einer Systole bewegt $p = 40 \text{ g}$ bis 100 g , den mittleren Druck, gegen welche diese Blutmenge bewegt wird, $h = 100 \text{ mm}$ Quecksilber oder $h = 100 \cdot 13,6/1,060 \text{ mm}$ Blut, worin das spezifische Gewicht des Quecksilbers 13,6, das spezifische Gewicht des Blutes gleich 1,060 ist, endlich die Geschwindigkeit, welche der ausgeworfenen

Blutmasse erteilt wird $v = 0,5$ m, so sind die Grenzen der Arbeitsleistung A_{40g} bis A_{100g} des Herzens bei einer Systole für das beförderte Blutgewicht von 40 bzw. 100 g:

$$A_{40g} = \frac{0,04 \cdot (0,5)^2}{2 \cdot 9,81} + 0,04 \cdot 0,1 \cdot 13,6/1,06 = 0,0005 + 0,0513 \text{ kgm.}$$

$$A_{100g} = \frac{0,1 \cdot (0,5)^2}{2 \cdot 9,81} + 0,1 \cdot 0,1 \cdot 13,6/1,06 = 0,00127 + 0,1283 \text{ kgm.}$$

Die gesamte Herzarbeit ist also bei 40 g bewegter Blutmasse 0,0518 Kilogrammometer, bei 100 g bewegter Blutmasse 0,1410 Kilogrammometer während einer Systole.

Hiervon entfallen rund 99 Prozent auf die Überwindung des Widerstandes, nur ein Prozent auf die Erteilung von Geschwindigkeit.

Legen wir das Mittel aus beiden Werten 0,0964 Kilogrammometer zugrunde, so ergibt sich für $72 \cdot 60 \cdot 24$ Systolen am Tage ein Wert von 10295 Kilogrammometern als tägliche Arbeitsleistung der linken Herzkammer.

Da der Druck in der Pulmonalarterie etwa den dritten Teil des Druckes der Aorta ausmacht, so ist die Arbeit der rechten Kammer etwa ein Drittel von der Arbeit der linken Kammer, nämlich 3098 Kilogrammometer; die gesamte Tagesarbeit der Herzkammern ist also 13383 Kilogrammometer. Diese Arbeit wird zur Überwindung der Widerstände im Kreislauf verbraucht, sie ist äquivalent 33 Kalorien. Die gesamte Wärmeproduktion des Körpers am Tage beträgt etwa 2800 Kalorien, mithin entsteht durch die Herzarbeit etwa $\frac{1}{90}$ der gesamten Wärmemenge, welche der Körper erzeugt.

Verglichen mit Motoren hat das Herz etwa $\frac{1}{500}$ Pferdestärke. Es ist imstande, sein eigenes Gewicht (von 300 g) in einer Stunde um etwa 1700 m zu heben. Verglichen mit der Arbeitsleistung eines Arbeiters, der am Tage 8 Stunden kräftig arbeitet, beträgt die Arbeitsleistung des Herzens $\frac{1}{50}$ davon. Im Laufe eines Lebens von 80 Jahren leistet das Herz 31 Milliarden Systolen (100000 am Tage). Die hierbei erzeugte Arbeit von rund $\frac{1}{2}$ Milliarde Meterkilogramm hätte die ganze Territorial-Armee des Deutschen Kaiserreiches in einer einzigen Kraftleistung nicht aufbringen können.

Bei körperlichen Anstrengungen kann durch Vermehrung der Schlagzahl und der Größe der Blutaussgabe die Herzarbeit bis auf das Doppelte gesteigert werden.

7. Äußere Zeichen der Herztätigkeit.

Von der Tätigkeit des Herzens erhält man ohne Eingriff in die Unversehrtheit des Körpers Kenntnis durch

- a) den Herzstoß,
- b) die Herztöne,
- c) den Aktionsstrom des Herzens.

a. Der Herzstoß.

Die Tätigkeit des Herzens zeigt sich bei vielen Menschen äußerlich im vierten oder fünften Zwischenrippenraum etwas medianwärts von der Vertikalen, welche die Brustwarze schneidet. Der tastende Finger fühlt hier eine Vorwölbung bei jeder Systole, den Herzstoß. Bei mageren Individuen ist die Vorwölbung mit bloßem Auge sichtbar.

Den zeitlichen Verlauf dieser Bewegung der Brustwand hat man vielfach in Form von Kurven (Kardiogrammen) aufgezeichnet.

Um die Natur der Bewegung zu ergründen, hat man sie zugleich mit anderen Bewegungsvorgängen im Kreislaufapparat graphisch dargestellt, so in Abb. 68 zugleich mit der Druckschwankung in der Vorkammer und in der Kammer.

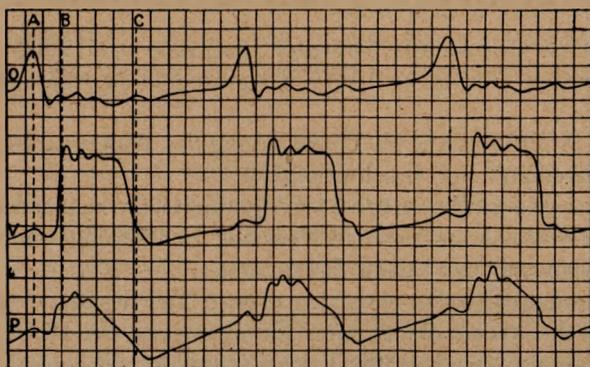


Abb. 68.

Druckablauf im rechten Vorhof O, linken Ventrikel V und Herzspitzenstoß. (Nach Chauveau und Marey.)

Druckabfall beginnt an der Kurve des Kardiogrammes früher als an der Druckkurve der Kammer. Der Herzstoß ist mithin eine verwickelte Erscheinung, deren einzelne Phasen sich nur mit Hilfe von anderen gleichzeitig verzeichneten Erscheinungen deuten lassen. Es ist klar, daß die erste Erhebung von dem Ein-

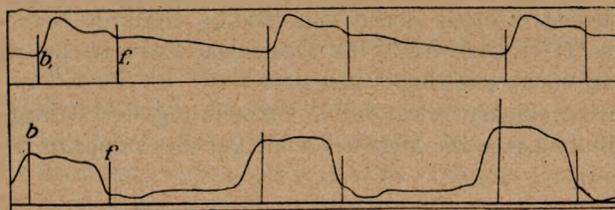


Abb. 69.

Gleichzeitige Kurven des Karotispulses (oben) und des Spitzenstoßes (unten). (Nach Edgren.)

in Abb. 69 zugleich mit dem Pulse der Karotis.

Wie man sieht (Abb. 68), entspricht der Drucksteigerung im Vorhof eine Erhebung im Kardiogramm, ebenso der Drucksteigerung im Ventrikel. Diese erreicht im Kardiogramm früher ihr Ende als im Ventrikel. An sie schließt sich ein mehr oder weniger ausgesprochenes Plateau an, von dem die Kurve sanft abfällt, um dann kontinuierlich sanft wieder anzusteigen. Der

Druckabfall beginnt an der Kurve des Kardiogrammes früher als an der Druckkurve der Kammer. Der Herzstoß ist mithin eine verwickelte Erscheinung, deren einzelne Phasen sich nur mit Hilfe von anderen gleichzeitig verzeichneten Erscheinungen deuten lassen. Es ist klar, daß die erste Erhebung von dem Einströmen des Blutes in die Kammer herrührt. Die zweite Erhebung fällt in den Beginn der Kammersystole. Aus dem schlaffen Herzen der Diastole wird in diesem Zeitpunkt eine durch Kontraktion harte Masse, welche gegen die Brustwand stärker drückt als vorher.

Der Querdurchmesser FG (Abb. 70) des schlaffen Herzens wird dabei kleiner (ab), der sagittale Durchmesser (cd) größer (ed). Zugleich nähert sich die Vorderwand des Herzens der Brustwand, indem der schlaffe Herzbeutel sich über der Herzbasis zu einem Kegel aufrichtet (Abb. 71). In dem Augenblick, in welchem der Blutaustritt aus der Kammer in die Aorta statthat, wird das Herz kleiner. Daher muß die Kammerwand sich von der Brustwand wieder entfernen. Die Kardiogrammkurve sinkt mithin solange ab, bis das Herz sich vom Vorhof aus wieder füllt. Diese beiden Phasen markiert der sanfte Abfall und der sanfte Wiederanstieg der Kurve.

Nicht alle Kardiogramme verlaufen wie das hier beschriebene, so daß die Deutung des Kardiogramms im allgemeinen nur mit Vorsicht vorzunehmen ist. Wir haben gesehen, daß die Kurve sich aus der Formveränderung des Herzens entwickelt. Diese resultiert aus zwei Komponenten, einmal ist sie bedingt durch passive Füllung des Ventrikels während der Diastole, zweitens durch aktive Formänderung während der Systole.

Von diesen Gesichtspunkten aus muß man die Deutungen des Herzstoßes betrachten, die gegeben worden sind, ehe man Kurven des Kardiogrammes kannte.

Auf den tastenden Finger wie auf das Auge wird zweifellos den größten Eindruck der Vorgang machen, welcher der systolischen Erhebung des Kardiogrammes entspricht. Er ist bedingt durch das Hartwerden der Herzmasse und ihre gleichzeitige Aufrichtung über der Herzbasis.

Früher glaubte man, daß eine passive stoßartige Bewegung der Herzmasse gegen die Brustwand wesentlich an der Entstehung des Herzstoßes beteiligt sei. Diese sollte durch die Entleerung des Blutes sowie durch die nachfolgende Dehnung der großen Gefäße bedingt werden. Die Bewegung könnte nach dem Prinzip der Erhaltung des gemeinsamen Schwerpunktes sehr wohl resultieren, nach welchem das ausströmende Blut und das Herz sich in entgegengesetzter Richtung bewegen müssen. Ebenso könnte die Dehnung der großen Gefäße, wie sie durch den Bluteintritt erzeugt wird, das Herz gegen die Brustwand treiben. Die Aufzeichnung der Kurve des Kardiogrammes spricht aber nicht für diese Möglichkeit, denn die Erhebung der Kurve ist beendet zu der Zeit, da diese Kräfte wirksam werden.

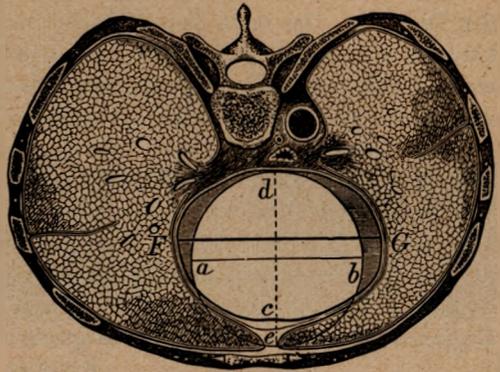


Abb. 70.
Formänderung des Herzens bei der Systole.
(Nach Rosemann.)



Abb. 71.
Formänderung des Herzens in der Systole.
(Nach Rosemann.)

b. Die Herztöne.

Am bloßgelegten Herzen sowie im Bereiche des Herzens an der Brustwand hört das Ohr im Rhythmus des Herzschlages je zwei Töne, den ersten

dumpf und gedehnt am stärksten über der Herzkammer, den zweiten heller und kürzer, am stärksten über den Ursprungsorten der großen Gefäße: die Herztöne. Abb. 72 gibt eine photographische Aufzeichnung dieser Töne.

Der erste Ton bezeichnet den Beginn der Systole, der zweite den Beginn der Diastole. Der erste Ton fällt also mit dem Schluß der Atrioventrikularklappen zusammen, der zweite mit dem Schluß der Semilunarklappen. Da rechtes und linkes Herz gleichzeitig arbeiten, so fallen die Schallphänomene der beiden Herzhälften zeitlich zusammen.

Die Ursache der Herztöne sucht man in Schwingungen, die vom Herzen ausgehen. Beim Beginn der Systole werden durch die schnelle Drucksteigerung Herzwand und Atrioventrikularklappen gespannt. Hierdurch ist die Bedingung für das Eintreten von Schwingungen gegeben, deren Sitz vorwiegend in den Klappen liegen muß, weil diese der beweglichste elastische Teil des Systemes sind. Ähnlich verhalten sich Aorten- und Pulmonalklappen bei Beginn der Diastole. Durch das Anprallen des Blutes an die sich schließenden Klappen und die Aortenwand können auch in diesem System Schwingungen erzeugt werden.

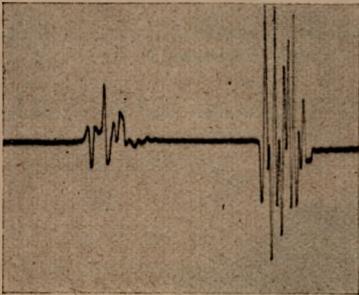


Abb. 72.

Herztöne. (Nach O. Weiß.)
1 mm Abszisse gleich $\frac{1}{100}$ Sek.

Man nimmt allgemein an, daß der zweite Herzton durch diese Schwingungen entsteht. Dagegen will die Mehrzahl der Autoren in den Schwingungen der Atrioventrikularklappen nicht die einzige Ursache für den ersten Herzton erblicken. Vielmehr wird derselbe im wesentlichen für einen Muskelton gehalten. Hierfür wird als Beweis angeführt, daß der Ton auch am ausgeschnittenen blutleeren Herzen, sowie am verblutenden Tiere nachweisbar ist; ferner, daß man ihn auch bei Verhinderung des Schlusses der

Atrioventrikularklappen durch eingeführte Instrumente noch hört.

Wie durch die Kontraktion des Herzmuskels, die eine Einzelzuckung darstellt, eine Reihe von Schwingungen auftreten kann, ist bisher nicht begründet worden. Es bedarf daher in diesem Punkte die Frage nach der Entstehung des ersten Herztones noch weiterer Untersuchungen.

Gelegentlich kann man bei gesunden Menschen einen dritten Herzton beobachten, der gegen das Ende des ersten Drittels der Diastole fällt.

c. Die Aktionsströme des Herzens oder das Elektrokardiogramm.

Wie an jedem Muskel, treten auch am Herzen bei der Kontraktion elektrische Veränderungen auf, die man als Aktionsstrom bezeichnet. Diese Veränderungen hat man, wie die folgende Abb. 73 zeigt, photographisch aufgezeichnet. Eine solche Kurve wird Elektrokardiogramm genannt. Man kann sie auch am lebenden Menschen gewinnen, indem man von zwei geeigneten Punkten des Körpers, z. B. von den Händen zum Registrierinstrument ableitet. Von den einzelnen Teilen der Kurve hängt die Erhebung P von der Kontraktion der Vorkammer, die Erhebungen R und T von der Kontraktion der Kammer ab.

Eine vollkommen befriedigende Erklärung der Kurvenform aus den Gesetzmäßigkeiten der Aktionsströme der Nerven und Muskeln (S. 23) ist zurzeit nicht möglich. Deshalb werden die verschiedenen Meinungen darüber an dieser Stelle nicht diskutiert.

8. Reizung des Herzens.

Auf künstliche Dauerreize jeder Art, elektrische konstante Ströme, mechanische Reize, wie Druck auf die äußere und innere Herzoberfläche, chemische Reize, reagiert das ruhende Herz durch rhythmisches Schlagen. Momentanreize wie Induktionsschläge lösen, wenn sie führende Herzteile, wie den Venensinus oder die Brückenmuskulatur treffen, ebenfalls rhythmische Herzkontraktionen aus. Bei anderen Herzteilen ist in der Regel eine Einzelkontraktion die Folge des Reizes, es kommt aber auch hier rhythmische Schlagfolge vor, so z. B. am Aortenbulbus und an der Herzspitze.

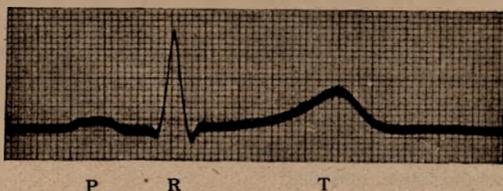


Abb. 73.
Elektrokardiogramm. (Nach Einthoven.)

Auf rhythmische Induktionsströme mäßiger Stärke reagiert der Herzmuskel mit rhythmischen Kontraktionen, aber in seinem eigenen Rhythmus.

Der Grund für diese Erscheinung liegt darin, daß der Herzmuskel wie alle reizbaren Gebilde eine Refraktärzeit hat, d. h. eine Zeit, in der er während des Ablaufes einer Erregung für neue Reize nicht anspruchsfähig ist (Refraktäre Periode von *Kronecker*). Diese Zeit ist beim Herzmuskel erheblich länger als bei den Skelettmuskeln. Man kann eine Periode unterscheiden, zu welcher das Herz völlig unerregbar ist und daran anschließend eine Zeit, zu der die Reizbarkeit herabgesetzt ist. Die Periode vollkommener Unerregbarkeit beginnt unmittelbar vor dem Anfang der Systole und endet kurz vor dem Beginn der Diastole. Danach steigt die Erregbarkeit wieder zur Norm an. Man erklärt diese Refraktärzeit des Herzens durch die Annahme, daß das Herz auf einen Reiz hin seine gesamte, im Augenblick des Reizes verfügbare Energie ausgibt und nun Zeit braucht, um neue energiegabende Substanz aufzubauen.



Abb. 74.
Verteilung der Spannungen des Herzaktionsstromes.
(Nach Waller.)

Daß dies in der Tat so ist, dafür spricht auch der Umstand, daß eine Abstufung der Reizgröße keine Abstufung des Reizerfolges bewirkt. Vielmehr erzeugt jeder überhaupt wirksame Reiz eine maximale Kontraktion. Man sagt, der Herzmuskel gebe entweder alles oder nichts. (Alles- oder Nichts-Gesetz.)

Auf der Existenz der refraktären Phase beruht es, daß der Herzmuskel durch frequente Reize unter normalen Bedingungen nicht in Tetanus versetzt

werden kann. Dies gelingt erst, wenn, wie manche annehmen, die refraktäre Periode durch künstliche Einwirkungen verkürzt wird. So kann man das Froschherz durch Erwärmung auf 40 Zentigrade oder durch Vergiftung mit Muskarin so verändern, daß es bei periodischer Reizung in Tetanus gerät.

a. Herzflimmern.

Wenn man auf ein Warmblüterherz, das sonst unter normalen Bedingungen lebt, oder auf ein erwärmtes Froschherz starke elektrische, mechanische oder thermische Reize appliziert, so wird das gesetzmäßige Zusammenarbeiten der Herzmuskulatur aufgehoben. Die einzelnen Teile des Herzmuskels kontrahieren sich in regellosem Wechsel. Man bezeichnet diese Erscheinung je nach der Form, in der sie auftritt, als Flimmern, Wogen oder Wühlen. Wenn man das flimmernde Herz sich selbst überläßt, so verfällt es in der Regel dem Tode. Durch Wechselströme sehr hoher Spannung (4800 Volt) soll das Flimmern aufgehoben werden.

b. Die natürlichen Herzreize.

Die natürlichen Herzreize sind zweierlei Natur, autochtone und fortgeleitete. Über das Wesen beider Reize wissen wir nichts Sicheres. Dagegen hat sich die Frage entscheiden lassen, ob die von den führenden Herzteilen auf die geführten abfließenden Reize kontinuierlicher oder rhythmischer Natur sind.

Wie bereits S. 88 erwähnt, hat isolierte Erwärmung des Herzventrikels keine Zunahme der Schlagfrequenz zur Folge, vielmehr behält die Kammer den Schlagrhythmus, wie ihn der führende Herzteil angibt. Das ist nur verständlich, wenn der Leitungsreiz im Rhythmus des führenden Herzteils wirkt, nicht aber bei kontinuierlichem Zufließen. In demselben Sinne spricht die Erfahrung, daß bei Verlängerung der refraktären Periode eines geführten Herzteiles nur noch jeder zweiten Systole des führenden Teiles eine Systole des geführten folgt. Dies tritt ein, wenn die refraktäre Phase des geführten länger geworden ist als das Intervall zwischen zwei Systolen des führenden Teiles.

Auch die kompensatorische Pause erklärt sich durch die Annahme rhythmischer vom Sinus über die Vorhöfe zum Ventrikel fortgeleiteter Erregungsimpulse. Wenn man in die rhythmische Schlagfolge einer Herzkammer durch Einzelreizung während der Diastole eine vorzeitige Systole — Extrasystole — einschaltet, so bleibt die im natürlichen Rhythmus zu erwartende Systole aus. Die nächste Systole tritt erst nach einer Pause — der kompensatorischen Pause — ein. Die Verhältnisse erläutert Abb. 75. Wie die Kurve zeigt, ist die Gesamtdauer der letzten spontanen Kammerrevolution nebst Extrasystole und kompensatorischer Pause nahezu gleich der Dauer zweier spontaner Kammerrevolutionen.

Schaltet man mehrere Extrasystolen hintereinander ein, so ist die Zeit vom Beginn der letzten normalen Systole vor der Reizung bis zum Beginn der ersten normalen Systole nach den Reizungen gleich einem einfachen Vielfachen der normalen Periodendauer: Gesetz der Erhaltung der physiologischen Reizperiode.

Dieses Gesetz gilt für alle geführten Herzteile. Die Erscheinung wird folgendermaßen erklärt: „Vom Vorhof aus werden dem Ventrikel Leitungsreize nur rhythmisch, nach jeder Vorhofserregung einer, zugeleitet (in Abb. 75

durch schräge punktierte Pfeile angedeutet). Schaltet man eine vorzeitige Extrasystole ein, so trifft der nächste Leitungsreiz in der refraktären Phase der Extrasystole ein, vermag also den Ventrikel nicht zu erregen. Erst die zweitnächste Erregungswelle vom Vorhof löst wieder eine Ventrikel-systole aus.“

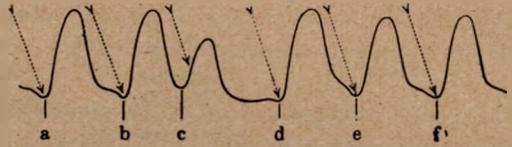


Abb. 75.

Extrasystole und kompensatorische Pause.
a b d e f spontane Ventrikelkontraktionen, c Extra-
systole des Ventrikels nach Reizung mit einem
einzelnen Induktionsstrom, danach die kompensatorische Pause. Vor den Systolen bei a b d e f
ist die Vorkammersystole sichtbar.

Die Erscheinung der kompensatorischen Pause fehlt an führenden Herzteilen. Wird z. B. am Sinus des Froscherzens eine Extrasystole erzeugt, so ist die Zeit vom Beginn der Extrasystole bis zum Beginn der nächsten normalen Systole gleich der Dauer einer normalen Periode. Die Reizbildung verhält sich hier also anders. Wie ein führender Herzteil verhält sich auch ein unter normalen Verhältnissen geführter, z. B. der unter einem Dauerreiz rhythmisch schlagende Ventrikel.

c. Einflüsse auf Größe und Dauer der Systole.

Höhe und Dauer der Herzkontraktionen hängt in hohem Maße von der Schlagfrequenz ab; je größer sie ist, um so kürzer die Dauer und um so geringer die Höhe der Systole. Wird bei künstlichen Reizungen das Reizintervall verlängert, so nimmt bis zu einem Optimum Höhe und Dauer der Systolen zu, bei weiterer Verlängerung des Reizintervalles wieder ab. Rhythmische künstliche Reizung eines stillstehenden Herzens erzeugt eine Kontraktionsreihe von zunehmender Höhe und abnehmender Dauer der Einzelkontraktionen (Treppe von *Bowditch*).

III. Physiologie der Blutgefäße.

1. Bewegung des Blutes in den Gefäßen.

a. Blutdruck.

Wie bereits ausgeführt worden ist, besteht die Wirkung der Herzarbeit in der Erzeugung eines Druckes in der Blutflüssigkeit. Dieser Druck ist die Ursache für die Bewegung des Blutes in den Blutgefäßen. Die Strömung geht vom Orte höheren zum Orte niederen Druckes. Für diese Bewegung gelten dieselben Gesetze, wie sie auf S. 80ff. für die Strömung von Flüssigkeiten in Röhren auseinandergesetzt worden sind.

Über den Widerstand, den das Gefäßsystem der Blutströmung bietet, geben Messungen des Druckes in den einzelnen Teilen desselben Aufschluß. Es hat sich gezeigt, daß der Druck in der Aorta am höchsten ist. In den kleinen Arterien ist er nur um wenig geringer als in der Aorta und in den großen Arterien. Ein starker Abfall erfolgt am Orte des höchsten Widerstandes im Gebiete der kleinsten Arterien und Kapillaren; in den Venen ist der Abfall des Druckes sehr gering. An der Einmündungsstelle der großen Venen in das Herz ist der Druck nahezu Null. Es ist daher klar, daß die Strömung des Blutes von der Aorta durch die Kapillaren zu den Venen erfolgen muß.

Die folgenden Zahlen geben als Erläuterung des Gesagten eine Vorstellung von dem Drucke in den einzelnen Teilen des Gefäßsystemes.

Tierart	Druck in mm Quecksilber:			
	Große Arterien (Karotis, Brachialis, Femoralls)	Kleine Arterien	Kapillaren	Venen
Mensch	110—180	80—90 (Finger)	24—55 (Finger)	2—9 (V. mediana) 7,5—12,5 (Hautvenen)
Pferd	115—190	—	—	—
Schaf	—	—	—	0,2—11,4
Hund	100—170	—	—	3—14,7 (Große Venen)
Katze	100—150	—	—	—
Kaninchen	80—140	—	32 (Zahnfleisch)	—
Ratte	90—100	—	—	—
Maus	50	—	—	—
Gans	129—150	—	—	—
Hahn	88—140	—	—	—
Ente	144—169	—	—	—
Frosch	20—30	22 (Schwimmhaut)	—	2—3 (Schwimmhaut)

b. Schwankungen des Blutdruckes im Rhythmus des Herzschlages: Puls.

An den Arterien beobachtet man im Tempo des Herzschlages ein Anschwellen und Abschwellen des Gefäßes, den Arterienpuls. Die Erscheinung ist am ausgeprägtesten an den großen Arterien, sie nimmt mit der Entfernung vom Herzen ab und ist bereits in den Kapillaren nicht mehr zu beobachten.

Näheres Zusehen hat ergeben, daß der Puls zeitlich um so später eintritt, je entfernter das beobachtete Gefäßstück dem Herzen ist. Die Pulsbewegung ist also eine Wellenbewegung. Diese beginnt am Herzen 0,06 bis 0,09 Sekunden nach dem Beginn des Spitzenstoßes, sie pflanzt sich mit einer Geschwindigkeit von 6—9 m in der Sekunde fort. Sie wächst mit der Größe des Elastizitätskoeffizienten der Arterienwand, also mit dem Blutdruck. Die Länge der Puls-welle ist 1,5—2 m.

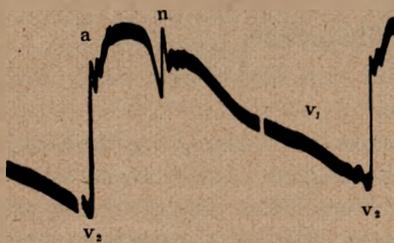


Abb. 76.
Aortendruck des Hundes.
(Nach Frank.)

Entsprechend den Volumschwankungen der Arterien beim Pulse schwankt auch der Druck in ihnen. Der Anschwellung der Arterie entspricht eine Steigerung, dem Zusammenfallen ein Sinken des Druckes. Da die Systole des Herzens die Ursache der Steigerung ist, so bezeichnet man das Druckmaximum als den systolischen, das Druckminimum als den diastolischen Druck; die Differenz beider Drucke wird als Pulsdruck bezeichnet. Am Menschen ist der systolische Druck in der Oberarmarterie 100—130 mm Quecksilber, der

diastolische 70 bis 80 mm. Diese Zahlen beziehen sich auf ein Individuum im Alter von 20—30 Jahren. In der Jugend ist der Druck geringer, im Alter höher.

Über den Verlauf der Druckschwankung in den Arterien gibt die obenhin stehende Kurve Aufschluß, die mit Hilfe eines Manometers gewonnen ist, das mit der Aorta verbunden war.

Der aufsteigende Schenkel der Kurve von v_2 bis a entspricht dem Druckanstieg, der absteigende von n bis v_2 dem Druckabfall in der Aorta. Der tiefste Punkt der Kurve bezeichnet den Moment der Öffnung der Semilunarklappen. Im aufsteigenden Schenkel bei a findet sich eine Schwingung, Anfangsschwingung. Sie stellt eine Eigenschwingung im Gefäßsystem dar. Danach steigt der Druck weiter an, um bei n schnell abzusinken, Inzisur. Dieses Absinken rührt daher, daß die Diastole beginnt, der Druck im Herzen sinkt und daher das Blut gegen die Semilunarklappen zurückströmt. Mit dem Aufhören dieser Rückströmung entsteht ein Anprallen der Blutsäule gegen die Semilunarklappen, welches die Nachschwingungen bei n zur Folge hat.

Die im absteigenden Schenkel der Kurve mit v_1 und v_2 bezeichneten Schwingungen rühren her: v_1 von der Systole des Vorhofes, welche den Druck im Ventrikel steigert und eine Verschiebung der Semilunarklappen gegen die Aorta erzeugt: v_2 soll von der Drucksteigerung im Ventrikel während der Anspannungszeit herrühren.

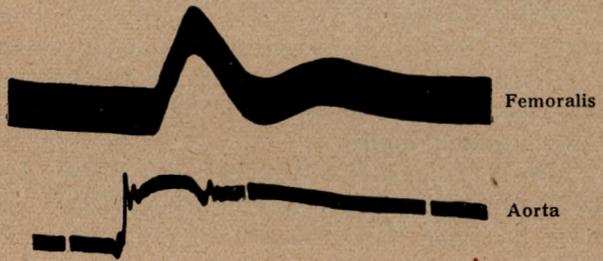


Abb. 77.

Aorten- und Femoralisdruck des Hundes. (Nach Frank.)

Wesentlich anders ist der Druckablauf in den peripheren Arterien wie Abb. 77 zeigt.

Die untere Kurve gibt den Druckablauf in der Aorta, die obere in der Femoralarterie des Hundes. Man sieht ohne weiteres die große Verschiedenheit der zentralen und peripheren Druckschwankung. Der Druckanstieg erfolgt in der Peripherie langsamer als im Zentrum, die scharfe Inzisur fehlt, dafür findet sich eine flache Einsenkung mit nachfolgender Erhebung: dikrote Erhebung. Die kurzen Schwingungen fehlen vollkommen. Auch der zeitliche Abstand der Hauptwendepunkte beider Kurven stimmt nicht überein. Aus diesen Tatsachen geht hervor, daß die periphere Druckschwankung nicht durch eine Fortleitung nach den Grundsätzen der Wellenlehre aus der zentralen entstanden sein kann. Eine genaue Kenntnis über die Entstehung der peripheren Druckschwankung aus der zentralen haben wir nicht; wahrscheinlich verdankt die Kurve einer Interferenz zwischen direkt fortgeleiteten und reflektierten Wellen ihre Entstehung.

Der Ausdruck für Druckschwankungen in den Arterien am unversehrten Körper ist der S. 112 erwähnte Puls. Diese Kaliberschwingung des Gefäßes hat man aufgezeichnet und dadurch Kurven gewonnen — Pulskurven —, welche genau den Druckkurven entsprechen (Abb. 78).

Im Sprachgebrauch des Klinikers unterscheidet man seit langer Zeit einen pulsus frequens, p. rarus nach der Zahl der Pulse in der Zeiteinheit;



Abb. 78.
Radialispuls. (Nach Frank.)

p. magnus, p. parvus nach der Größe der Kaliberschwankung; p. celer, p. tardus nach der Schnelligkeit der Kaliberschwankung; p. durus, p. mollis nach dem Widerstand der Arterie gegen Zusammendrückung.

c. Zeitliche Verhältnisse des Kreislaufes.

Die Zeit, welche ein Blutkörperchen gebraucht, um einmal das ganze Gefäßsystem zu durchlaufen, nennt man die Umlaufsdauer. Sie ist nach einer älteren Methode, welche die Maximalgeschwindigkeit (s. S. 84), also die kürzeste Zeit eines Umlaufes bestimmt, gleich 8 Sekunden beim Kaninchen, 17 Sekunden beim Hunde, 32 Sekunden beim Pferde. Durch Interpolation würde das für den Menschen 22,5 Sekunden ergeben.

Nach neueren Untersuchungen ist die mittlere Umlaufsdauer für einen ruhenden Menschen gleich einer Minute. Dieselbe Zeit ist für ein ruhendes Pferd ermittelt worden.

Die Volumengeschwindigkeit des Blutes, d. h. das in der Zeiteinheit durch den Gesamtquerschnitt fließende Volum, muß bei beharrlicher Strömung für jeden Gesamtquerschnitt gleich sein. Der Weg, den jedes Blutteilchen in der Zeiteinheit zurücklegt, d. h. die Längengeschwindigkeit, ist daher dem Querschnitt umgekehrt proportional, also in der Aorta und Pulmonalis am größten, in den Kapillaren am geringsten.

Die Volumengeschwindigkeit hat man teils durch direkte Messung des Blutvolumens, welches den Aortenquerschnitt in der Zeiteinheit durchströmt, zu bestimmen versucht, teils aus dem Schlagvolumen des Herzens, d. h. der Blutmenge, welche jeder Herzschlag fördert. Hieraus kann man unter Berücksichtigung der Pulsfrequenz das in der Sekunde durch den Gesamtquerschnitt des Gefäßsystems fließende Blutvolumen, Sekundenvolumen, berechnen. Die Beobachtungen haben ergeben für den Hund 6,3—39 g, für das Kaninchen 2,2 g, für das Pferd 440 g, für den Menschen 70 g, bei angestrenzter Muskeltätigkeit bis zu 700 g. Für das Schlagvolumen hat sich ergeben für den Hund 2,5—15 g, für das Kaninchen 0,7 g, für den Menschen 52 g. Bei angestrenzter Muskeltätigkeit kann das Schlagvolumen auf mehr als das Dreifache steigen. Daß es nicht wie das Sekundenvolumen auf das Zehnfache steigt, hat seinen Grund in der erhöhten Pulszahl.

Die Längengeschwindigkeit ist beim Hunde in der Aorta gleich 200 bis 750 mm in der Sekunde, in der Cruralis gleich 128 mm gefunden worden. Da sie vom Blutdruck abhängig ist, so wird sie entsprechend den Schwankungen desselben wechseln. So beträgt sie in der Karotis des Pferdes während der Systole 520, während der Diastole 150 mm in der Sekunde. Je peripherer das Gefäß gelegen ist, um so mehr verwischen sich diese Unterschiede.

Die Geschwindigkeit des Blutstromes kann man aus den Volumenänderungen des von der betreffenden Arterie versorgten Organes errechnen. Wenn man z. B. einen Arm in einen Behälter einführt, der mit Flüssigkeit gefüllt ist, so kann man die Volumenänderungen des Armes an den Verschiebungen der Flüssigkeit in einem angesetzten Manometer beobachten und aufzeichnen (s. Abb. 79). Die so gewonnene plethysmographische Kurve ist um so steiler, je schneller die Geschwindigkeit sich ändert. Die Steilheit der Kurve gibt also ein Maß für die Geschwindigkeit.

In Abb. 80 ist aus der plethysmographischen Kurve die Geschwindigkeitskurve abgeleitet.

Ist der Behälter mit Gas gefüllt, das als Flamme ausströmen kann, so ist die Flammenhöhe (s. Abb. 81) ein Maß für die Geschwindigkeit mit der das Blut in den Arm einströmt. Voraussetzung bei dieser Betrachtung ist, daß der venöse Abfluß mit gleichmäßiger Geschwindigkeit geschieht.

In den Kapillaren kann man die Längengeschwindigkeit direkt mikroskopisch an der Bewegung der Blutkörper messen. Man hat so gefunden: für die Kapillaren der Schwimmhaut des Frosches 0,56 mm, des Mesenteriums des Hundes 0,8 mm, der Netzhautgefäße des Menschen 0,51—0,52 mm in der

Sekunde. Man beobachtet an nicht zu engen Kapillaren und an den kleinsten Arterien, daß die Strömungsgeschwindigkeit nach der Achse der Strömung hin zunimmt, indem sich die axial gelegenen Blutkörper am schnellsten bewegen.

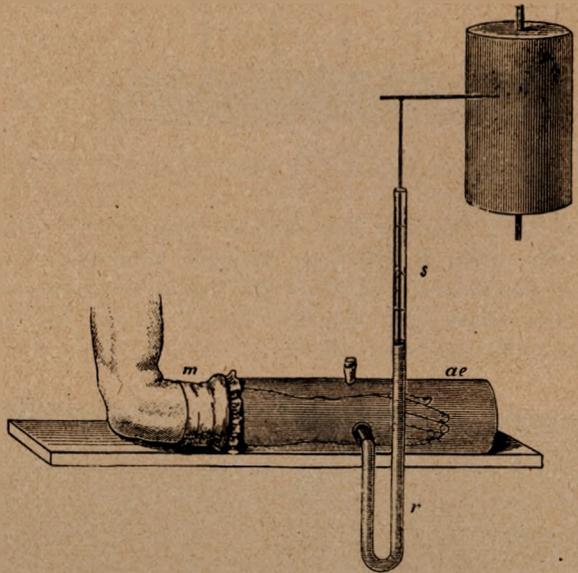


Abb. 79.

Schema des Plethysmographen. ae Glaszylinder, m Arm, r Manometer, s Schwimmer. (Nach Fick.)

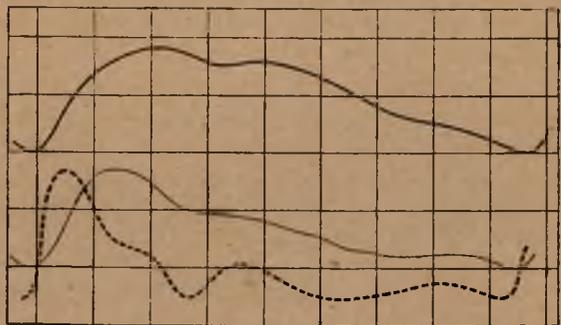


Abb. 80.

Obere Linie: plethysmographische Kurve; mittlere Linie: Pulskurve; punktierte Linie: Geschwindigkeitskurve. (Nach Fick.)

An den Venen ist die Längengeschwindigkeit sehr unregelmäßig. In der Vena femoralis hat man eine Geschwindigkeit von 48—74 mm in der Sekunde gefunden. Da der Querschnitt der Venen an der Mündung in das Herz größer ist als der Aortenquerschnitt, so muß die Geschwindigkeit — beharrliche Strömung vorausgesetzt — im ganzen Venensystem kleiner sein als in der Aorta.

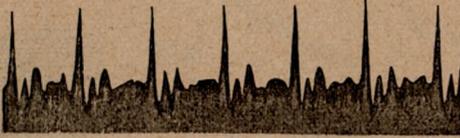


Abb. 81.
Flammentachogramm. (Nach v. Kries.)

Auf Grund von Messungen der Volumengeschwindigkeit kann man die Blutversorgung der einzelnen Organe miteinander vergleichen. Auf 100 g Organsubstanz hat man beim Hunde pro Sekunde gefunden: für die hintere Extremität 5, Skelettmuskeln 10, Kopf 20, Magen und Leber (arteriell) je 25, portale Organe 30,6, Darm 31, Milz 58, Leber (venös) 59, Leber (total) 84, Niere 150, Schilddrüse 560 cm³.

d. Der Widerstand des Gefäßsystemes.

Am anschaulichsten werden die Widerstände des Gefäßsystems mit dem Widerstande einer Röhre verglichen, durch welche bei gleicher Triebkraft in gleicher Zeit ebensoviel Blut fließt wie durch das Gefäßsystem. Der Widerstand der Blutbahn des Menschen würde gleich dem einer Glasröhre vom Querschnitt der Aorta und von 500 m Länge sein.

e. Aktive Kaliberschwankungen der Blutgefäße.

Die Wand der Blutgefäße ist mit glatten Muskeln ausgestattet, deren Kontraktionszustand die Weite des Blutgefäßes wesentlich beeinflussen kann. In besonders hohem Maße ist dies bei den kleinen Arterien und bei den Kapillaren der Fall. Unter normalen Bedingungen richtet sich hier die Weite des Blutgefäßes nach dem Blutbedarf des versorgten Organs. In den Kapillaren gleichen die kontraktiven Gebilde nicht glatten Muskeln, sondern haben eine spezifische Struktur.

Diese muskulösen Mechanismen sind von großer Bedeutung für den Kreislauf, weil die Verengung und Erweiterung der Blutgefäße, welche sie hervorrufen, den Widerstand der Gefäßbahn reguliert. Ist die Strombahn eng, so steigt der Widerstand, ist sie weit, so sinkt er, und entsprechend verhält sich der Blutdruck. Auf diese Wirkung der Gefäßmuskulatur wird auf S. 118 und ff. noch zurückzukommen sein.

f. Vorrichtungen, welche den Kreislauf unterstützen.

Wenn man ein Tier mit Kurare lähmt, dazu die Brusthöhle weit eröffnet, so bleibt dennoch der Kreislauf bestehen. Das ist ein Beweis dafür, daß der Druck, welchen die Herzkammer erzeugt, hinreicht, um das Blut durch das ganze Gefäßsystem bis ins Herz zurückzutreiben. Nichtsdestoweniger gibt es im Kreislaufapparat Einrichtungen, welche den Rückfluß des Blutes zum Herzen befördern. So finden sich in den Venen Klappen, ventilartige Gebilde, welche den Blutstrom lediglich in der Richtung nach dem Herzen passieren lassen. Durch die Bewegung der Muskeln werden vielfach die Venen komprimiert und dadurch in der Richtung nach dem Herzen zu leer gedrückt; somit be-

fördert Muskelbewegung den Blutstrom in den Venen. Auch die Atmung befördert das Zuströmen des Venenblutes zum Herzen (s. S. 140 und 141).

g. Der Lungenkreislauf.

Grundsätzlich gelten für den kleinen Kreislauf dieselben Gesetze wie für den großen. Der mittlere Druck in der Pulmonalarterie ist sechs- bis zehnmal geringer als in der Aorta, beim Hunde beträgt er 20–28 mm Hg, bei der Katze 20 mm, beim Kaninchen 15 mm. Der Unterschied zwischen systolischem und diastolischem Druck kann bei demselben Tier bis zu 21 mm betragen.

Abweichungen vom mittleren Druck pflegen nur sehr gering zu sein, entgegen dem Verhalten des Aortendruckes, der beträchtlich schwanken kann. Dementsprechend ist das Verhältnis von Pulmonaldruck zu Aortendruck sehr schwankend; es bewegt sich zwischen den Grenzen 1 : 2,6 und 1 : 12,8. Wie aus dem Druckwert in der Pulmonalarterie hervorgeht, ist der Widerstand im Lungenkreislauf erheblich geringer, als im Körperkreislauf. Der Grund hierfür liegt einmal in der geringen Länge der Lungengefäße, vor allem aber in



Abb. 82.

Blutdruckkurve einer kurarisierten Katze mit durchschnittenen Vagusnerven bei künstlicher Atmung. Zwischen $\times \times$ ist die künstliche Atmung ausgesetzt. Hier treten Traube-Heringsche Wellen auf. (Nach Hürthle.)

dem größeren Querschnitt der präkapillaren Arterien. In diesen findet die hauptsächlichste Druckabnahme statt; sie ist daher in der Lungenbahn geringer als in der Körperbahn.

Wenn man einen großen Ast der Lungenarterie unterbindet, so zeigt sich keine Druckzunahme im rechten Herzen und auch keine Abnahme des Aortendruckes, offenbar reicht der Rest der Lungenstrombahn für die Aufgabe des rechten Herzens vollkommen aus (*Lichtheimscher Versuch*).

h. Respiratorische Blutdruckschwankungen.

Außer den Druckschwankungen im Rhythmus des Herzschlages treten, dem Rhythmus der Atmung folgend, im Gefäßsystem sowohl der Aorta, als auch der Pulmonalarterie, Blutdruckschwankungen auf, „respiratorische Blutdruckschwankungen“. Die im schnelleren Rhythmus erfolgenden kardialen Blutdruckschwankungen sind den respiratorischen aufgesetzt.

Der Sinn, in welchem die respiratorischen Druckschwankungen erfolgen, ist nicht bei allen Tieren der gleiche. Während der Inspiration steigt der Druck bei Hunden und Schweinen, während er bei Kaninchen, Kälbern, Katzen

und vielen anderen Tieren in dieser Atemphase sinkt. Dieses Resultat kann erzeugt sein durch mechanische Einflüsse (s. S. 141), welche eine Folge der Atembewegung sind, außerdem durch nervöse Einflüsse, welche im Rhythmus der Atmung wirken. Die Wirkung mechanischer Einflüsse zeigt Anfang und Ende der Kurve in Abb. 82. Bei normaler Atmung könnte der arterielle Blutdruck bei der Einatmung infolge der Verminderung des intrathorakalen Druckes (s. S. 141) sinken. Da aber aus dieser Ursache der venöse Zufluß zum Herzen zunimmt, so könnte auch infolge der Vergrößerung des Schlagvolumens in dieser Atemphase der Blutdruck steigen. Beides kommt vor: Der Druck sinkt während der Einatmung bei Kaninchen, Kalb, Schaf, Pferd, Katze; er steigt beim Hunde und beim Schweine. Es sind noch eine ganze Reihe anderer Momente für die Erklärung der respiratorischen Druckschwankungen angeführt worden. Eine völlige Klarheit hat sich bisher nicht gewinnen lassen.

i. Derivatorische Kreislaufeinrichtungen.

Unter derivatorischen oder abgekürzten Kreislaufeinrichtungen versteht man direkte Anastomosen zwischen Arterien und Venen. Sie sind bei Tieren an den Ohren, der Nasenspitze, den Lippen, den Zehen der vorderen und hinteren Extremitäten, an der Schwanzspitze, der Nierenkapsel und den Corpora cavernosa des Genitalapparates gefunden worden, beim Menschen an Fingern und Zehen und an den Corpora cavernosa. Ihre Bedeutung ist nicht sicher erkannt.

2. Der Blutgehalt des Körpers.

Die Blutmenge bestimmt man durch Verblutenlassen. Den im Körper bleibenden Blutrest gewinnt man durch Ausspritzen der Gefäße und Auslaugen des zerstückelten Körpers. Aus dem Hämoglobingehalt dieses Spül- und Auslaugewassers wird der Blutgehalt erschlossen. Dies geschieht durch Verdünnung einer bekannten Blutmenge bis zur Konzentration des Spülwassers. Das Muskelhämoglobin wird darnach in Abzug gebracht. Die Blutmenge des Menschen beträgt 7—12,5% des Körpergewichts. Nach neueren Untersuchungen an lebenden Menschen nur 3,3—6,3%.

Über den Blutgehalt der Organe hat man mit analoger Methodik durch Zergliederung des Körpers in gefrorenem Zustande Aufschluß erhalten. Beim Kaninchen enthalten die Eingeweide 21%, die Muskeln 2½% Blut.

Im Tode erfüllt das Blut hauptsächlich Herz und Venen, während die Arterien leer sind.

3. Innervation der Gefäße.

Die Veränderungen der Gefäßweite stehen unter der Herrschaft des Nervensystems. Aus der täglichen Erfahrung ist dies bekannt in den Erscheinungen des Erblässens, Errötens, der Erektion und analogen Erscheinungen. Die Gefäßmuskulatur wird von zwei Arten von Nerven beeinflusst, gefäßerweiternden (Vasodilatoren) und gefäßverengernden (Vasomotoren, Vasokonstriktoren). Sie wirken beide auf die glatte Muskulatur der Gefäße bzw. auf die kontraktile Elemente der Kapillaren. Durchschneidung der Vasomotoren erzeugt eine Gefäßerweiterung im Versorgungsgebiete, die Innervation hat also tonischen Charakter (Gefäßtonus).

Gefäßverengernde Nervenfasern sind an allen Körperteilen nachgewiesen worden. Sie sind normalerweise tonisch erregt durch Impulse, die von ihrem Zentralorgan kommen. Nach ihrer Durchschneidung verschwindet der Gefäßtonus, was sich in einer Erweiterung des Blutgefäßes zeigt.

Man kennt den Verlauf der Vasomotoren für die Arterien der meisten Organe. Sie stammen aus dem Ursprungsgebiet des Sympathikus im Rückenmark, das zwischen den unteren Hals- und den mittleren Brustwirbeln gelegen ist. Aus dem Rückenmark treten sie durch die vorderen Wurzeln aus, gelangen von hier durch die Rami communicantes aller Dorsal- und der obersten Lumbalnerven in den Grenzstrang und von hier durch Vermittlung der zerebrospinalen Nerven oder sympathischer Geflechte in die Organe.

Die Austrittsorte der Gefäßnerven für die einzelnen Körperteile liegen für den Kopf in der ersten bis fünften Dorsalwurzel vorwiegend in der zweiten und dritten, für die obere Extremität in der vierten bis neunten, für die untere Extremität in der elften oder zwölften Dorsalwurzel und in der dritten oder vierten Lumbalwurzel; für die Lunge in der zweiten bis siebenten Dorsalwurzel; für die Bauchorgane von der fünften Dorsal- bis zur dritten Lumbalwurzel.

Die Kopfvasomotoren verlaufen im Halsympathikus, die Vasomotoren der Baueingeweide stammen aus dem Brustsympathikus und verlaufen auf dem Wege des Splanchnikus. Den einzelnen Organen des Bauches gehen die Splanchnikusfasern durch die betreffenden Plexus zu. Die Vasomotoren des Beckens liegen im N. hypogastricus.

Durch Reizung des Splanchnikus kann $\frac{1}{3}$ der gesamten Blutmenge aus den Bauchgefäßen in den übrigen Körper verdrängt werden, so daß ein starkes Steigen des Blutdruckes erzeugt wird. Entsprechend wirkt seine Durchschneidung stark herabsetzend auf den Blutdruck. Der Splanchnikus ist also der bedeutendste vasomotorische Nerv.

Reizung der Vasomotoren ruft Verengerung des zugehörigen Gefäßsystems hervor, die sich in Blässe, Kühle und Volumabnahme äußert; Durchschneidung bewirkt die entgegengesetzten Erscheinungen.

Die gefäßerweiternden Nerven der Arterien sind in ihrer Wirkung nicht so leicht verständlich wie die verengernden, denn an den Gefäßen sind keinerlei Mechanismen nachweisbar, durch welche ihr Lumen erweitert werden könnte. Man muß deshalb annehmen, daß sie hemmend auf den Tonus der Gefäßmuskeln wirken. Sie selber sind nicht tonisch beeinflusst, denn ihre Durchschneidung macht keinerlei Veränderung der Gefäßweite.

Der Ursprung ist im allgemeinen der gleiche, wie der der Vasokonstriktoren. Das Rückenmark verlassen sie durch die vorderen und hinteren Wurzeln des Rückenmarks. Die Fasern für den Kopf verlaufen: in der Chorda tympani zu der Submaxillardrüse und den vorderen Abschnitten der Zunge, im Trigemminus zur Bindehaut und zur Schleimhaut der Lippen und Wangen. Die Eingeweide werden versorgt: das Herz durch den Sympathikus (seine Vasomotoren verlaufen im Vagus), die Schwellkörper des Penis durch die Nervi erigentes. Zu den Extremitäten verlaufen die Nerven in den großen Nervenstämmen. Sie stammen hier seltsamerweise aus den hinteren Rückenmarkswurzeln.

Die vasomotorische Innervation der Lunge und des Hirnes ist noch ziemlich dunkel.

Über nervöse Beeinflussung der Venen ist nur sehr wenig bekannt. Angegeben wird, daß die Pfortader auf Splanchnikusreizung, die Schenkelvenen auf Ischiadikusreizung sich verengern, die Zungenvenen sich auf Lingualisreizung erweitern.

Die Innervation der Kapillaren ist besonders an der Froschnickhaut beobachtet, deren Haargefäße sich bei Reizung des Sympathikus verengern.

a. Gefäßzentra.

Ein Zentrum für die Vasomotoren liegt im Kopfmark. Zerstörung des letzteren oder Durchschneidung oder starke Abkühlung des Halsmarks haben zur Folge, daß sämtliche Blutgefäße ihren oben bereits erwähnten Tonus verlieren. Hierdurch sinkt der arterielle Druck nahezu auf Null, womit der Kreislauf so gut wie ganz aufhört. Das Zentrum liefert mithin die tonischen Erregungsimpulse.

Reizung des Zentrums erzeugt starke Gefäßverengung aller Körpergefäße und starkes Steigen des Blutdruckes.

Eine Reizung des Gefäßnervenzentrums am intakten Tier kann man durch Erstickung erzeugen. Bei starker Erregung zeigen sich dann Schwankungen des zentralen Tonus im Rhythmus der Respiration (*Traube-Heringsche* Blutdruckschwankungen).

Das Vasomotorenzentrum kann auch auf reflektorischem Wege erregt werden und zwar in zweifachem Sinne: Pressorisch und depressorisch. Der bekannteste depressorische Nerv ist der Nervus depressor. Seine Erregungen stammen aus der Aortenwurzel, der Nerv gesellt sich der Bahn des Nervus vagus zu. Reizung desselben erzeugt Gefäßerweiterung und Sinken des Blutdruckes. Hierüber s. S. 95.

Schmerzhafte Reizung sensibler Nerven bewirkt Verengung im Splanchnikusgebiet, Erweiterung im Gefäßgebiet der Haut und der Muskeln.

Das Gefäßzentrum wird auch durch psychische Einflüsse erregt (Erblassen, Erröten, Erektion).

b. Spinale Gefäßzentra.

Nach Zerstörung des Gefäßnervenzentrums bei Erhaltung des Rückenmarks stellt sich der Tonus der Arterien des Körpers wieder her, verschwindet aber nach Zerstörung des Rückenmarks von neuem. Man nimmt an, daß die Ursprungszellen der Gefäßnerven im Rückenmark einen selbständigen Tonus gewinnen. Diese Zentren sprechen auch auf reflektorische, sowie thermische und dyspnoische Reize an, aber schwieriger als das Kopfmark.

4. Lokale Reaktionen der Gefäße.

Die Gefäßmuskulatur spricht auf Reize jeder Art an. Kälte verengert, Wärme erweitert die Arterien. Mechanische Reize wirken verengernd, ebenso Dehnung des Gefäßes durch Eintreiben von Flüssigkeit. Entlastung des Gefäßes wirkt erweiternd.

Ausgeschnittene Arterien gewinnen ihren Tonus wieder, ebenso wie im Körper belassene nach Durchschneidung der Gefäßnerven.

Arterien können durch Entzündung zur Erweiterung gebracht werden, durch Erstickung zur Verengung.

Viele Gefäßgebiete zeigen selbständige Pulsationen, so die Venen in der Flughaut der Fledermaus, die Ohrarterien des Kaninchens, die Schwimmhautgefäße des Frosches, die Milz. Diese Erscheinungen sind in hohem Maße von der Temperatur abhängig, mit deren Steigen sie zunehmen.

Alle diese Erscheinungen sind unabhängig vom Nervensystem. Durch welche Mechanismen sie ausgelöst werden, ist unbekannt.

5. Beeinflussung der Gefäßweite durch Stoffwechselprodukte.

Es ist lange bekannt, daß die Blutgefäße der Organe sich bei deren Tätigkeit erweitern. Man kann das leicht an der Muskulatur oder an einer Drüse, z. B. der Submaxillaris beobachten. Zunächst nahm man an, daß diese Erweiterung reflektorisch geschehe, fand aber bald, daß sie auch bei Ausschaltung des Nerveneinflusses eintritt. Sie beruht auf der Gegenwart von Stoffwechselprodukten des tätigen Organes. Bei der Submaxillaris der Katze wirken in diesem Sinne Kohlensäure und Milchsäure, sowie eine Base des Eiweißes, das Histamin (s. Biochemie). Die Zweckmäßigkeit dieser Wirkung für die Versorgung des tätigen und sich erholenden Organes leuchtet ein.

Hier sind auch die Wirkungen der Produkte endokriner Drüsen auf die Gefäße zu erwähnen. So wirkt das Adrenalin (s. Biochemie), ein Erzeugnis der Nebenniere, steigernd auf den Geäßtonus. Wie schon erwähnt, erzeugt eine Reizung der N. splanchnicus (S. 119) starke Erhöhung des Blutdruckes. Diese Steigerung verläuft in zwei Phasen, die erste rührt von der vasomotorischen Wirkung der Splanchnikusfasern her, die zweite beruht auf einer Ausgabe von Adrenalin durch die Nebennieren, deren Nerven im Splanchnikus verlaufen. Die zweite Phase fällt nach Ausrottung der Nebennieren weg.

Auch die Schilddrüse liefert einen Stoff, welcher auf die Gefäße wirkt. Nach Injektion von Jodthyreoglobulin (siehe Biochemie) in die Blutbahn wird die Wirkung einer Reizung des Vagus, des Splanchnikus und des Depressor größer.

6. Bedeutung der Regulation der Gefäßweite.

Die Bedeutung der Regulation der Gefäßweite durch die beschriebenen Hilfsmittel leuchtet ohne weiteres ein. Auf diese Weise ist es möglich, daß die Ausgiebigkeit der Blutversorgung eine Funktion des Bedarfes wird. Durch diese regulierenden Mechanismen erklärt sich auch, daß der Einfluß der Schwere auf den Kreislauf nicht störend wirkt. Die Änderungen des hydrostatischen Druckes bei Änderung der Körperlage werden durch vasomotorische Wirkungen kompensiert. In Gefäßgebieten, deren Versorgung durch Lageänderung schlechter werden würde, tritt Dilatation, in begünstigter Konstriktion der Gefäße ein, so daß die Blutversorgung sich nicht ändert. Man vergleiche auch die Abhängigkeit des Vagustonus von der Körperlage (S. 92).

IV. Physiologie der Lymphbewegung.

In allen Lymphgefäßen strömt dauernd die Lymphe. Die treibende Kraft für die Bewegung ist wie bei der Blutbewegung eine Druckdifferenz zwischen den Ursprungsorten der Lymphgefäße und ihren Einmündungen in die Blutbahn.

Der Druck entsteht durch die Spannung der Gewebe. Da dauernd Lymphe gebildet wird, die Gewebselemente andererseits in festem Zusammenhange

miteinander stehen, so muß der Gewebsdruck mit zunehmender Lymphbildung steigen und die Lymphe zu Orten geringeren Druckes in die Lymphgefäße bewegen. Vermehrt wird der Gewebsdruck vielfach bei Bewegungen, indem die Gewebe dadurch Zug oder Druck ausgesetzt werden. Daß mit dem Nachlassen dieser treibenden Kräfte die Lymphe zurückflutet, wird durch Klappen verhindert, welche sich nur nach dem Abflußort öffnen können.

Als weitere unterstützende Kraft für die Lymphbewegung kommt die Saugung des Thorax in Frage (s. S. 140 f.).

Durch Wandmuskelwirkung wird die Lymphe nur an einzelnen Stellen des Lymphgefäßsystems bewegt. So wird aus den Chylusgefäßen der Darmzotten die Flüssigkeit durch Kontraktion der glatten Muskeln ausgetrieben.

In der Cisterna Chyli und im Ductus thoracicus steht die glatte Muskulatur unter der Herrschaft des Nervensystemes. Beide Lymphräume werden durch Reizung der Mesenterialnerven verengert, durch Splanchnikusreizung erweitert. Beim Meerschweinchen zeigen die Gefäße des Chylus in den einzelnen, durch Klappen getrennten Abschnitten rhythmische Kontraktionen, welche gegen den Ductus thoracicus hin fortschreiten.

Bei manchen Fischen, Amphibien und Vögeln finden sich besondere herztartige Apparate, welche der Fortbewegung der Lymphe dienen. Hierher gehören z. B. das Kaudalherz des Aales, die axillären und kokzygealen Lymphherzen des Frosches, das Kaudalherz des Straußes. Sie befördern den Inhalt der Lymphgefäße ins Blut.

E. Mechanik des Verdauungsapparates.

Die mechanischen Vorgänge im Verdauungsapparat bewirken 1. eine Vergrößerung der Oberfläche des zu Verdauenden durch Zerkleinerung der Nahrung, 2. eine Durchmischung durch Hin- und Herbewegung desselben und endlich 3. den Transport der Nahrung durch Weiterbewegung vom Mund zum After.

I. Das Kauen.

Für die Zerkleinerung der Nahrung ist die Bewegung des Kauens mittels der Zähne am wirksamsten. Bei den verschiedenen Tieren ist entsprechend der verschiedenen Ernährung der Kauapparat sehr verschieden gebaut. Dem entsprechend finden wir schneidende, mahlende, nagende Mechanismen in den verschiedenen Gebissen.

Beim Menschen besteht das Beißen in einer Drehung des Unterkiefers um eine frontale Achse, welche durch seine Gelenke geht. Die Bewegung des Anziehens gegen den Oberkiefer bewirken die Muskeln *Masseter*, *Temporalis*, *Pterygoideus internus*. Das Abziehen erzeugen bei fixiertem Zungenbein der *Digastrikus*, *Mylohyoideus* und *Geniohyoideus*. Die mahlende Bewegung des Unterkiefers besteht in einer Hin- und Herbewegung in frontaler und sagittaler Richtung. Vorwärts bewegt sich der Unterkiefer durch gleichzeitige Wirkung der *Pterygoidei ext.*, rückwärts durch die Muskeln *Digastrikus*, *Mylohyoideus*, *Geniohyoideus*. Die Seitwärtsbewegungen erzeugen einseitige Kontraktionen der *Pterygoidei externi*. Der rechte verschiebt den Kiefer nach links, der linke nach rechts (s. Abb. 83).

Das Kiefergelenk wirkt bei kleinen Exkursionen um eine transversale Achse als Scharniergelenk (bei Raubtieren hat es ausschließlich diesen Charakter). Bei weiter Öffnung des Mundes tritt der Gelenkkopf des Unterkiefers aus der Gelenkhöhle nach vorn auf das Tuberculum art. Bei Bewegungen um eine vertikale Achse verschieben sich die Gelenkköpfe in den Gelenkgruben hin und her.

Der Bissen wird im Munde immer aufs Neue zwischen die Zahnreihen geschoben. Dies geschieht teils von außen durch die Muskulatur der Wangen und Lippen besonders den Buccinator, teils durch die Bewegungen der Zunge. Die Zunge ist ein muskulöses Organ, dessen Muskelbau für die Erzeugung von Bewegungen jeder Art geeignet ist: Verschieben nach allen Richtungen, Formänderung jeder Art (s. S. 75).

Alle diese Bewegungen geschehen reflektorisch. Das Zentrum für die Kaubewegungen liegt im Kopfmark, die afferenten Bahnen beginnen in den sensiblen Organen der Zunge, der Mundschleimhaut und der Zähne, sie laufen im zweiten und dritten Aste des Trigemini zum Zentrum. Die efferenten Bahnen verlaufen in den motorischen Nerven für die oben genannten Muskeln (dritter Ast des Trigemini, Fazialis, Hypoglossus). Bei Kaninchen kann man durch

Reizung der ventrolateralen Seite des Stirnhirns Kaubewegungen erzeugen.

II. Das Saugen.

Bei geschlossenem Munde wird der Unterkiefer nebst der Zunge vom Luftdruck gegen den Oberkiefer angedrückt. Die Mundhöhle ist nach allen Seiten luftdicht abgeschlossen, in ihr herrscht ein Druck von — 2 bis — 4 mm Quecksilbersäule.

Dieser negative Druck kann durch Zurück- und Nachuntenziehung der Zunge sowie durch Senkung des Unterkiefers beträchtlich verstärkt werden. Bei einmaliger Saugung bis auf — 70, bei wiederholter bis auf — 700 mm.

Besondere Einrichtungen, welche das Saugen begünstigen, hat der Säugling. Statt der unnachgiebigen Zähne besitzt er am Orte der späteren Eckzähne gefäßreiche Schleimhautvorsprünge, welche durch einen Saum miteinander verbunden sind. Diese Vorrichtungen umgreifen die Wurzel der Brustwarze und hindern sie am Herausgleiten aus dem Munde, die Lippen umschließen luftdicht die Brustwarze.

Das Saugen des Säuglings ist ein Reflexakt (s. S. 152 ff.).

Bei den Beuteltieren wird die Milch erst in einer vorgeschrittenen Periode des Säuglingsalters durch Saugen aufgenommen. Nach der Geburt nimmt das Tier die Brustwarze in den Mund auf. Diese ist am Ende knopfförmig verdickt, sie wird in einer Vertiefung der Zunge und des Gaumens festgehalten.

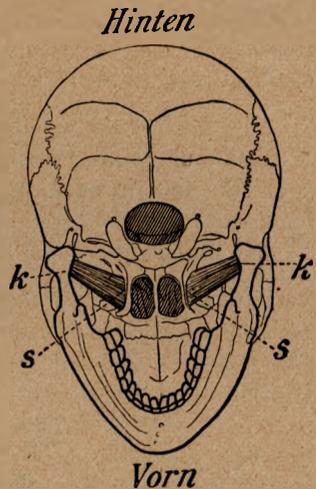


Abb. 83.

Menschenschädel von unten und etwas hinten gesehen. s k Lage der hauptsächlich in Betracht kommenden Teile des Pterygoideus externus. (Nach Hermann.)

Die Mundhöhle verwächst um die Zitze herum, der Kehlkopfingang mündet an den Choanen, seitlich am Kehlkopf vorbei fließt die Milch in die Speiseröhre, offenbar durch Einspritzung getrieben.

Monotremen saugen nicht, eine Zitze fehlt hier.

III. Schlucken.

Der Schluckakt ist der erste Mechanismus, durch welchen die Nahrung im Verdauungskanal weiterbewegt wird. Der Transport des Nährmaterials geschieht überall nach demselben Grundsatz. Der Verdauungskanal wird mundwärts abgeschlossen, afterwärts erweitert.

Im Munde geschieht dies dadurch, daß zunächst der Unterkiefer festgestellt, dann die Zunge von vorn nach hinten fortschreitend durch Aktion

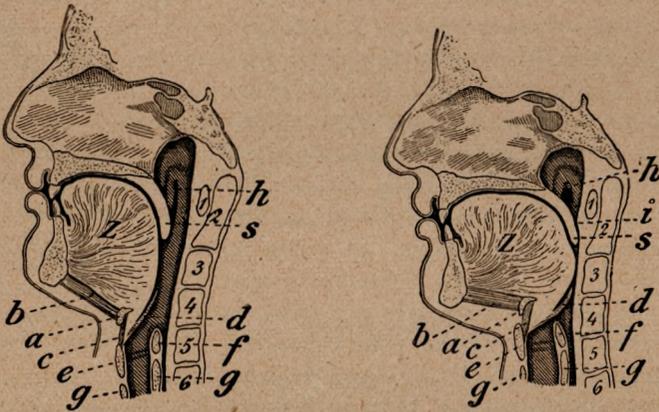


Abb. 84 und 85.

Der Schnitt ist etwas seitlich von der Medianebene. Abb. 84: Ruhestellung: Tiefstand des Kehlkopfes, dieser offen, Ösophagus geschlossen. — Abb. 85. Schluckstellung: Kehlkopf gehoben und geschlossen, Ösophagus offen. 1—6 Halswirbelkörper. a Zungenbein, b Musculus geniohyoideus, c Musc. thyreohyoideus, beide in Abb. 82 verkürzt, z Zunge, s Gaumensegel, d Epiglottis, e Durchschnitt des Schildknorpels, f des Gießbeckenknorpels, gg des Ringknorpels, h Ostium tubae in Abb. 82 geschlossen, in Abb. 82 offen, i *Passavantscher Wulst*.

ihrer Muskeln an den harten Gaumen angedrückt wird. Dies wird ermöglicht durch gleichzeitige Hebung des Zungenbeins und Mundbodens. Bei diesen Bewegungen wirken der Geniohyoideus, Mylohyoideus und der vordere Bauch des Digastrikus. Sobald der Bissen unter dem Antrieb dieser Bewegungen den vorderen Gaumenbogen passiert hat, kontrahieren sich die Palatoglossi und drücken hierdurch die vorderen Gaumenbogen gegen die Zunge fest an (Abb. 85). Zugleich hebt sich das Gaumensegel durch die Mm. levator und circumflexus palati. Hierdurch wird erstens der Bissen von der Mundhöhle abgesperrt, zweitens der Nasenrachenraum gegen den Schlund abgeschlossen und drittens Platz geschaffen für den Bissen. Der Abschluß des Nasenrachenraumes wird verstärkt durch die Mm. pharyngopalatini, welche die hinteren Gaumenbogen einander nähern, und durch den Constrictor pharyngis superior, welcher die hintere Rachenwand gegen den Gaumen vorwölbt (*Passavantscher Wulst*).

Nunmehr wird der Kehlkopf dem Zungenbein genähert durch den *M. thyreo-hyoideus*, beide stark nach vorn und oben gezogen. Dazu wird auch der Pharynx durch den *M. stylopharyngeus* und *salpingopharyngeus* aufwärts gezogen. Infolgedessen biegt sich die Zungenwurzel nach hinten um und verschließt den Kehlkopfeingang, indem sie zugleich den Kehldeckel herabdrückt. Durch diese Bewegung gleitet der Bissen über den nach vorn und oben verlagerten Kehlkopf hinweg. Die Kontraktion der *Constrictores pharyngis* bewegt ihn dann fortschreitend in den Ösophagus, dessen Eingang durch die Vorlagerung des Kehlkopfes erweitert wird.

Im Ösophagus vollzieht sich die Bewegung nach zwei Prinzipien: 1. Passiv für Flüssigkeiten, indem durch die soeben geschilderte Bewegung der Schluck bis an die Kardia gespritzt wird. 2. Aktiv durch peristaltische Bewegung. Diese besteht im Fortschreiten einer Schnürring des Ösophagusrohres vom Schlunde zum Magen. Magenwärts vom Schnürring ist die Muskulatur erschlafft. Auch diese Erschlaffung schreitet magenwärts fort. Man nennt den Prozeß eine peristaltische Welle. Derselbe ist vergleichbar dem Vorgang beim Wurststopfen.

Der Spritzschluck läuft sehr schnell ab in etwa $\frac{1}{10}$ Sekunde, der peristaltische Schluck dauert 6—7 Sekunden. Am langsamsten läuft die Bewegung im glattmuskeligen unteren Teile der Speiseröhre ab. Die Kontraktion der Pharynxmuskulatur erfolgt 2,5 Sek. nach der Mylohyoidenaktion, 0,9 Sek. später beginnt das erste, weitere 1,8 Sek. später das zweite, weitere 3 Sek. später das letzte Drittel der Speiseröhre seine Bewegung.

Die Existenz des Spritzschlucks wird bestritten. Es scheint, daß er nicht allen Tieren zukommt, so findet er sich bei Katzen und Vögeln nicht.

Auf die geschilderten Akte, durch welche der Mundinhalt bis zur Kardia bewegt wird, folgt eine neue Phase der Bewegung, die vom Anfang des Ösophagus beginnt, sich in Form einer peristaltischen Welle bis zur Kardia fortpflanzt und den hier lagernden Inhalt in den Magen befördert.

Der Schluckakt ist ein geordneter Reflex, auf dessen Einleitung der Wille Einfluß haben kann. Im allgemeinen werden die Speisen nach Formung des Bissens ohne Bewußtsein des Aktes verschluckt. Gänzlich dem Willen entzogen ist der Schluckvorgang von der Gegend der Gaumenpfeiler und Tonsillen an.

Man kann jederzeit durch Berührung gewisser Stellen des Mundes und Rachens eine Schluckbewegung auslösen. Diese „Schluckstellen“ liegen beim Menschen vorwiegend an der Zungenwurzel, bei Affen in der Gegend der Tonsillen, bei Hunden und Katzen an der vertebrale Rachenwand, beim Kaninchen an der Mundfläche des Gaumensegels. Außerdem gibt es noch andere Gebiete, deren Reizung Schlucken auslöst: Nebenschluckstellen.

Die afferente Reflexbahn verläuft im Glossopharyngeus, Laryngeus sup. und Trigemini, die efferenten Bahnen für die Zunge im Hypoglossus und Mylohyoideus, für den Schlund im Glossopharyngeus, Vagus und Accessorius, für den Ösophagus im Vagus. Das Zentrum liegt im Kopfmark nahe dem Atemzentrum. Der normale Schluckakt ist eine zentral innervierte koordinierte Erregung, welche auf die Muskeln abfließt, auch wenn diese untereinander keine Verbindung haben. So kontrahieren sich die Abschnitte eines in Ringe zerschnittenen Ösophagus wie in der Norm, wenn nur die Innervation intakt

ist. Wird die Peristaltik durch periphere Reizung der Ösophagusschleimhaut zustande gebracht, so hört die Bewegung an der ersten Schnittstelle auf. Der glattnuskelige Teil der Speiseröhre kann auch nach vollkommener Entnerung peristaltische Bewegungen ausführen.

IV. Bewegung des Magens.

Die alte Anschauung, daß im Magen durch Bewegungen seiner Wandmuskulatur die Speisen durcheinandergemischt würden, hat sich nicht bestätigt. Sie erleiden vielmehr, solange sie in festem Aggregatzustand sind, keine Ortsveränderung. Das zeigt sich deutlich daran, daß die Speisen sich im Magen nicht miteinander vermischen, sondern lange in der Schichtung liegen bleiben, in welcher sie aufgenommen worden sind (s. Abb. 86).

Die Kardia ist dauernd geschlossen, nachdem die Ingesta sie passiert haben, der Pylorus ist ebenfalls geschlossen, er öffnet sich nur beim Übertritt

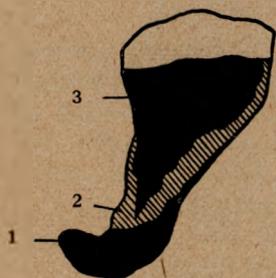


Abb. 86.

Röntgenbilder der Speisenschichtung im Menschenmagen kurz nach der Nahrungsaufnahme.

- 1 Wismuthmilchspeise,
- 2 dasselbe ohne Wismuth,
- 3 Wismuthmilchspeise.

des Mageninhaltes in den Darm. Die im Fundus verflüssigten Teile des Mageninhaltes gelangen in den Pylorus einmal durch den Druck der Fundusmuskulatur, welche tonisch kontrahiert ist und dadurch einen Druck auf den Inhalt ausübt, der gleich dem einer Wassersäule von 60–80 mm ist. Außerdem wird der flüssige Fundusinhalte durch eine peristaltische Bewegung, welche an der Kardia beginnt, gegen den Pylorus bewegt. Diese Welle ist im Fundus sehr schwach, im Pylorus von der Incisura angularis an von erheblicher Stärke. Bei der Untersuchung mittels Röntgenstrahlen sieht man eine tiefe Einschnürung sich über den Pylorus gegen das Duodenum fortpflanzen. Solche Wellen treten in Zeitabständen von $\frac{1}{3}$ Minute auf.

Keineswegs öffnet sich der Pylorus bei jeder an ihm ablaufenden Welle, vielmehr wird der Übertritt von Mageninhalt in das Duodenum vom Nervensystem beherrscht: Pylorusreflexe. Starke Füllung oder Dehnung des Duodenums erzeugt reflektorisch Schluß des Pylorus. Ebenso wirkt stark saure Reaktion des Duodenalinhaltes, während bei neutraler oder alkalischer Reaktion sich der Pylorus öffnet.

Auch von der Magenschleimhaut aus wird die Entleerung des Magens beeinflusst. Leichtverdauliche, weiche Nahrung geht schnell in den Darm über, schwerverdaulicher sowie kühler Mageninhalt bleibt länger im Magen. Flüssigkeiten gelangen sehr schnell in den Darm selbst bei gefülltem Magen. Die Angabe, daß sich beim Trinken auf vollen Magen an der kleinen Kurvatur des Magens eine Rinne bilde, durch welche die Flüssigkeit direkt in das Duodenum fließt, wird bestritten.

Entleerungen des Magens nach außen, Erbrechen, kommen nur dann zustande, wenn die Kardia geöffnet ist und gleichzeitig die Bauchpresse in Tätigkeit tritt. Der Magen spielt dabei keine Rolle; denn das Erbrechen tritt auch ein, wenn er ausgerottet und durch eine Schweinsblase ersetzt ist. Die

Kardia öffnet sich reflektorisch vom Magen aus, wenn der Druck im Magen 250 mm Wasser übersteigt.

Innervation des Magens. Da auch nach Abtrennung der zum Magen gehenden Nerven die Bewegungen desselben ungestört verlaufen, so muß der Magen eigene Apparate dafür besitzen. In der Magenwand findet man zahlreiche Ganglien. Kardia, Fundus, Antrum pylori und Pylorus haben je eigene Ganglien und können in ihrer Bewegung unabhängig voneinander sein. Auf dieses eigene Nervensystem des Magens haben parasymphatische und sympathische Nerven Einfluß, Vagus und Sympathikus. Der N. vagus führt vorwiegend erregende Fasern für den Magen, der N. sympathicus vorwiegend hemmende.

Würgen und Erbrechen sind im allgemeinen Reflexe, welche durch Reizung sensibler Nerven ausgelöst werden z. B. durch Reizung des Zungengrundes. Reizung des Zentralnervensystems durch Erschütterung oder durch Gifte kann ebenfalls Erbrechen erzeugen.

Die Koordination der Brechbewegungen geht vom Kopfmark aus (Gegend des Calamus scriptorius). Die efferenten Fasern verlaufen für Kardia, Magen, Ösophagus im Vagus, für die Bauchmuskeln in den zugehörigen Muskelnerven.

V. Bewegungen des Dünndarmes.

Die Bewegungen des Dünndarmes sind von zweierlei Natur: Mischbewegungen und Förderbewegungen. Die Mischbewegungen treten auf in Form der sogenannten Pendelbewegungen. Die Pendelbewegungen bestehen in einer Kontraktion der Längsmuskulatur, in geringerem Umfange auch der Ringmuskulatur. Hierdurch wird eine Darmschlinge kürzer und danach bei der Erschlaffung wieder länger, daher der Name Pendelbewegungen. Sie spielen sich oft eine Stunde hintereinander an demselben Darmstück in Abständen von $\frac{1}{10}$ bis $\frac{1}{12}$ Minute ab. Jede Bewegung dauert dabei etwa 5 Sekunden. Der Effekt der Bewegung ist ein Hin- und Hertreiben des Darminhaltes, somit eine Durchmischung. Die Pendelbewegungen erfolgen so lange, als Inhalt sich im Darne befindet. In demselben Sinne, nur auf kleinere Strecken wirken die Segmentationsbewegungen. Sie bestehen in dem Auftreten ringförmiger Einschnürungen des Darmes und werden an mehreren Stellen eines Abschnittes gleichzeitig erzeugt. Zwischen zwei Einschnürungen bilden sich neue, alte lösen sich. Auf diese Weise findet ebenfalls eine Durchmischung des Darminhaltes aber auf kleinere Strecken statt. Die Segmentationsbewegungen erfolgen beim Menschen 6—7 mal in einer Minute. Sie können am gleichen Darmstück eine Stunde lang ablaufen. Die Durchmischung des Darminhaltes ist daher sehr gründlich. Sowohl durch die Pendel- als auch durch die Segmentationsbewegungen wird jede Portion etwa 500mal durchgemischt.

Nach genügender Mischung mit den Verdauungssäften wird der Darminhalt durch eine peristaltische Bewegung weiter befördert. Diese Förderbewegungen bestehen wie am Ösophagus in einer Schnürung, die afterwärts fortschreitet. Sie wird erzeugt durch Kontraktion der Ringmuskulatur. Zugleich erschlafft die Muskulatur des Darmes afterwärts von der Schnürung. Hierdurch wird Platz für die sich fortbewegenden Ingesta geschaffen. Die peristaltischen Bewegungen werden ausgelöst durch Reizung des Darmes. Je

mehr feste Stoffe die Nahrung enthält, um so lebhafter sind die peristaltischen Bewegungen. Sie erfolgen stets in dem gleichen Sinne. Wenn man Darmstücke ausschneidet und umgekehrt wieder einnäht, so behält die Peristaltik ihre ursprüngliche Richtung bei. Auf diese Weise hat man den ganzen Dünndarm umgeschaltet, indem sein Dickdarmende mit dem Duodenum, sein Duodenalende mit dem Dickdarm vernäht wurde.

Innervation des Darmes. Die beschriebenen Bewegungen spielen sich auch am isolierten Darne ab. Sie erfolgen unter der Herrschaft eines im Darne selber gelegenen Nervensystemes, dessen Zentrum im Plexus *Auerbachii* liegt. Das wird dadurch bewiesen, daß nach Trennung der Längs- und Ringmuskulatur des Darmes die Spontanbewegungen nur an der plexusfreien Ringmuskulatur aufhören, an der Längsmuskulatur, welche mit dem Plexus verbunden bleibt, aber fortbestehen. Der *Meißnersche* Plexus hat keinen Einfluß auf die Darmbewegungen, denn seine Entfernung bleibt ohne Einfluß.

Auf das Nervensystem des Darmes haben sowohl Vagus als auch Splanchnikus, wenn auch geringen, Einfluß. Fördernd wirkt der Vagus, hemmend der Splanchnikus; doch ist die Wirkung der Reizung nicht konstant, da beide sowohl hemmend als auch fördernd wirkende Fasern enthalten.

Die zentrale Innervation des Darmes ist nicht völlig aufgeklärt.

Die Bedeutung des *Meißnerschen* Plexus submucosus scheint in einer Innervation der Muscularis mucosae zu liegen. Auf Berührungen mit spitzen Gegenständen erschlafft die Muscularis mucosae an der berührten Stelle, während die Nachbarschaft sich kontrahiert. Hierdurch werden spitze Gegenstände an der Spitze festgehalten, so daß bei der Fortbewegung das nicht berührende Ende vorangeht. So erklärt es sich, daß verschluckte Stecknadeln in der Regel mit dem stumpfen Ende voran abgehen.

Die Pendelbewegungen des Darmes hängen, wie bereits ausgeführt, vom Plexus *Auerbachii* ab. Von diesem Plexus müssen daher rhythmische Impulse der Darmmuskulatur zugehen. Diese Impulse werden im Plexus durch Dauerwirkung einer Substanz erzeugt, welche die Plexuselemente erregt: das Cholin. Man muß sich seine Wirkung kontinuierlich vorstellen. Infolge der refraktären Periode (s. S. 7) der Plexuselemente wird der Dauerreiz in rhythmische Erregungen umgewandelt. Das Cholin läßt sich bei einem Darne, der in *Ringerscher* Lösung untersucht wird, in der umgebenden Flüssigkeit nachweisen. Auswaschen des Cholins aus dem Darne hemmt die Pendelbewegungen, Wiederzuführen belebt sie.

VI. Bewegung des Dickdarmes.

Die Bewegungen des Dickdarmes gleichen im wesentlichen den Dünndarmbewegungen. Eine besondere Rolle spielt der M. sphincter ileocolicus. Dieser ist tonisch kontrahiert und hindert den dauernden Eintritt des Dünndarminhaltes in den Dickdarm. Der Rückfluß in umgekehrter Richtung wird durch die Valvula *Bauhini* hintangehalten. Der Übergang des Dünndarminhaltes in den Dickdarm erfolgt vermittels der Öffnung des Sphinkters von Zeit zu Zeit nach Ansammlung einer größeren Menge Speisebreies vor dem Sphinkter. Starke Füllung des Dickdarmes verhindert die Öffnung des Sphinkters. Im proximalen Teile des Dickdarmes sind antiperistaltische Bewegungen beobachtet worden. Diese sollen besonders dann auftreten, wenn der Inhalt hier wasserreich ist.

Die Innervation des Dickdarmes ist analog der des Dünndarmes. Auf ein eigenes Nervensystem wirken Nerven aus dem Lumbal- und Sakralmark. Die ersteren hemmen, die letzteren (in den N. erigentes) fördern die Bewegungen.

VII. Bewegung des Mastdarmes. Kotentleerung.

Durch die Peristaltik des Dickdarmes werden die Reste der Nahrung in die Flexura sigmoidea gefördert, in welcher sie, gestützt von der Darmbeinschaukel, ruhen. Sie treten, wie es scheint, erst kurze Zeit vor der Kotentleerung in den Mastdarm über. Hier werden sie durch tonische Kontraktion der beiden Schließmuskeln des Afters, Sphincter ani internus und externus, zurückgehalten. Der letztere wird durch den Levator ani verstärkt.

Die Kotentleerung geschieht durch einen Reflex, der vom Rektum ausgelöst wird, aber vom Willen unterdrückt werden kann. Die afferente Bahn des Reflexes ist nicht aufgeklärt. Der motorische Vorgang besteht in einer Erschlaffung der Sphinkteren, durch welche die Analöffnung frei wird. Zugleich wird der Inhalt der Bauchhöhle unter Druck gesetzt durch Kontraktion des Zwerchfelles und der Bauchmuskeln: Bauchpresse. Je fester die Kotmassen (Scybala), um so mehr tritt die Bauchpresse in Aktion. Endlich treten — bei flüssigem Kote ausschließlich — die Muskeln des Darmes in Tätigkeit. Im Mastdarm bildet sich eine Kontraktion der Ringmuskulatur aus, distal davon eine Zusammenziehung der Längsmuskulatur; zugleich hebt sich der Beckenboden durch Wirkung der Zusammenziehung der Muskeln des Dammes. Der Enddarm wird somit über die Kotmassen, welche proximal durch die Ringmuskulatur kontraktion festgehalten sind, hinweggezogen. Kontraktionen des ganzen Dickdarmes bis zum Blinddarm fördern neue Kotmassen in das Rektum.

Innervation des Enddarmes. Der afferente Teil des Reflexmechanismus der Defäkation ist nicht aufgeklärt. Die afferenten Nervenfasern verlaufen durch den Plexus hypogastricus, die efferenten im N. pelvius (erigens), welcher fördernd auf die Längsmuskulatur des Rektums und die Sphinkteren, und im N. hypogastricus, welcher fördernd auf die Ringmuskeln und hemmend auf die Sphinkteren wirken soll. Der Tonus der Sphinkteren kann durch lokale Ganglien ausgelöst werden; denn er stellt sich nach nervöser Isolierung der Sphinkteren bald wieder her. Ein übergeordnetes Zentrum, welches die Defäkation beherrscht, liegt im Ende des Lumbalmarkes: Centrum anospinale. Auf dieses hat ein Zentrum im Großhirn Einfluß, welches die willkürliche Innervation der Sphinkteren ermöglicht.

F. Mechanik der Fortpflanzungsorgane.

Die Fähigkeit zur Fortpflanzung tritt beim Manne im Mittel mit $15\frac{1}{3}$, bei der Frau mit $14\frac{1}{3}$ Jahren ein.

Beim Manne zeigt sich dies an der Bildung des Samens, an dem Wachsen der Genitalien und des Kehlkopfes, an der Behaarung gewisser Körperteile und am Erwachen des Geschlechtstriebes.

Beim Weibe löst sich periodisch in Intervallen von etwa 28 Tagen ein reifes Ei aus dem Eierstock. Mit der Eilösung steht eine ebenfalls in 28tägiger Periode erfolgende Blutung aus den Geschlechtsteilen in Beziehung, die Menstruation oder Regel. Das Wesen dieser Blutung ist nicht aufgeklärt.

Sie scheint mittelbar mit der Eilösung in Beziehung zu stehen, denn auch nach Verpflanzung des Ovariums außerhalb des Bereiches der Genitalien bleibt sie bestehen, hört andererseits aber auf, wenn die Eierstöcke entfernt werden. Sie stammt aus der Schleimhaut des Uterus, welche dabei zum großen Teil zugrunde geht. Die entleerten Blutmengen werden zwischen 30 und 300 g angegeben.

Während der Schwangerschaft und der darauffolgenden Säugeperiode hört die Regel auf. Trotzdem kann die Eilösung während der Säugezeit erfolgen, wie Fälle von Schwängerung in dieser Zeit beweisen.

Die Zeugungsfähigkeit erlischt beim Weibe gewöhnlich zwischen dem 45. und 50. Jahre, beim Manne gibt es keine scharfe Grenze, sie ist vielfach bis ins hohe Greisenalter erhalten.

Mechanik der Vereinigung der Zeugungsstoffe.

Die Aufgabe des Zeugungsaktes beim Menschen und den Säugetieren besteht zunächst darin, im Organismus der Mutter das Ei mit den Samenelementen in Berührung zu bringen. Zur Erreichung dieses Zweckes hat die Natur einen ziemlich verwickelten Mechanismus ausgebildet.

Der Same findet sich in den Hoden, das Ei im Ovarium, beide also tief im Innern des Körpers. Die Berührung zwischen Ei und Samen findet in der Ampulle der Tuba Fallopii statt. Bei Tieren ist dies vielfach beobachtet worden, beim Menschen bisher nicht.

Es sind zunächst die Kräfte zu betrachten, welche beide Zeugungsstoffe an diesen Ort transportieren.

Der Same liegt in einzelnen Komponenten fertig gebildet in den Hoden und den accessorischen Geschlechtsdrüsen. Die Samenelemente oder Spermatozoen oder Spermien werden im Hoden gebildet, sie werden bei der Entleerung des Samens in das Sekret der Cowperschen Drüsen, der Samenblasen und der Prostata aufgenommen. Für die Zeugungsfähigkeit scheint die Vermischung der Samenelemente mit diesen Sekreten von Bedeutung zu sein. So werden männliche Ratten durch Ausrottung der Samenblasen und der Prostata trotz erhaltener Begattungsfähigkeit zeugungsunfähig. Die Bedeutung dieser Drüsen-säfte kann nicht etwa darin bestehen, daß sie die Samenelemente befruchtungsfähig machen; denn man kann die Befruchtung im Tier auch erzeugen, wenn man mit Ringerscher Lösung aufgeschwemmte Spermatozoen in den Uterus einspritzt. Das ist an verschiedenen Säugetieren gezeigt worden. Worin die Bedeutung der Sekrete besteht, ist nicht sicher bekannt. Vielleicht dienen sie der Vermehrung des Volumens, um den Samen zum Entleeren geeignet zu machen. Es wird angegeben, daß beim Menschen die Entleerung der Geschlechtsdrüsen in Schüssen zeitlich getrennt ist. Zuerst sollen die Cowperschen Drüsen, dann die Prostata, dann die Hoden, endlich die Samenblasen ihr Sekret zum Ausstoßen bringen.

Bei Nagetieren erstarrt das Sekret der Samenblasen in der Vagina zu einem Pfropf, welcher das Zurückfließen des Samens verhindert.

Die Entleerung des Samens aus dem Hoden geschieht durch peristaltische Kontraktionen des Samenleiters in der Richtung zur Harnröhre hin, die akzessorischen Drüsen entleeren sich durch Zusammenziehung ihrer Wandmuskulatur. So gelangt der Same mit den Sekreten der akzessorischen

Drüsen in den Ductus ejaculatorius, von hier in die Harnröhre, welche gegen die Blase durch den Sphincter vesicae abgeschlossen ist. Die Eintreibung des Samens in die Harnröhre geschieht mit beträchtlicher Kraft, die dem Drucke einer Quecksilbersäule von 34 mm (beim Kaninchen) bis 76 mm (beim Hunde) das Gleichgewicht hält.

Die Harnröhre entledigt sich des Samens durch die Kontraktion des *M. bulbocavernosus* und *ischiocavernosus*. Diese geschieht rhythmisch mit großer Kraft, so daß der Same wie aus einer Spritze aus der Harnröhrenmündung geschleudert wird.

Die Ejakulation des Samens erfolgt im allgemeinen auf der Höhe des Begattungsaktes. Dieser wird eingeleitet durch eine Schwellung und Versteifung des Penis. Die Schwellung des Penis geschieht nach allen Dimensionen. Sie wird bewirkt durch eine starke Blutfüllung der *Corpora cavernosa penis*. Diese ist die Folge einer Erweiterung der zuführenden Arterien. Hierdurch nimmt das Druckgefälle im Gefäßsystem des Schwellkörpers ab, so daß die Kraft größer wird, welche auf die Wände derselben drückt. Zugleich hört der Tonus der glatten Muskulatur auf, was ebenfalls die Erweiterung begünstigt. Es wird auch angegeben, daß die Venen des Penis durch Kontraktion des *M. transversus perinei* komprimiert werden, hierdurch der Blutabfluß aus den Schwellkörpern behindert und dadurch die Schwellung verstärkt werde. Eine wesentliche Rolle scheinen die Venen indessen bei der Erektion nicht zu spielen; denn ihre Kompression bedingt nicht eine Erektion des Penis.

Der erigierte Penis wird in die Vagina eingeführt, hier werden die sensiblen Penisnerven, die im *N. dorsalis penis* verlaufen, durch mechanische Reize erregt. Die Reizung ist eine Folge der Reibung des Penis an der Vaginalwand durch Bewegungen, welche nach Art eines Spritzenstempels erfolgen. Auf der Höhe der geschlechtlichen Erregung erfolgt die Ejakulation, während deren der Penis tief in die Scheide hineingedrückt gehalten wird. Die Samenentleerung erfolgt daher im Niveau des *Orificium uteri externum*.

Sowohl die Erektion als auch die Entleerung des Samens geschehen unter der Herrschaft des Zentralnervensystems. Die Erregungen, welche zu einer Erektion führen, geschehen teils reflektorisch, teils zentral. Zentral wird eine Erektion ausgelöst durch die *Libido sexualis*, welche durch Annäherung oder Wittern des Weibchens oder auch durch Vorstellungen geweckt werden kann. Diese Reize werden durch Vermittlung des *Gyrus sigmoideus posterior* dem untersten Teile des Rückenmarkes zugeleitet zu einem *Centrum genitospinale*. Von diesem treten in den vorderen Wurzeln des ersten bis dritten Sakralnerven vasodilatatorische Nerven zum *Plexus hypogastricus*, von hier in den *Nervi erigentes* zum Penis und zur Prostata. Zerstörung des Erektionszentrums vernichtet die Erektionsfähigkeit des Penis. Reizung der *Nervi erigentes* erhöht das Sekundenvolumen in der *Vena pudenda communis* auf das achtfache.

Durch reflektorische Erregung von der Peripherie kann der Penis ebenfalls zur Erektion gebracht werden, solche Reize können durch Füllung des Hodens, der Blase und des Rektums, sowie durch Reizung der sensiblen Penisnerven ausgelöst werden.

Durch den geschilderten Mechanismus wird der Same sicher bis in das Niveau des *Orificium uteri externum* gefördert. Über die Kräfte, welche die Samenelemente von hier weiter befördern, sind wir viel weniger gut unterrichtet.

Daß sie bis in die Tube, ja bis in die Bauchhöhle gelangen können, geht daraus hervor, daß an beiden Orten die Befruchtung und Weiterentwicklung des Eies eintreten kann. Es ist auch experimentell durch Auffindung der Samenelemente auf den Ovarien und in der Tube bewiesen worden.

Von Kräften, welche die Spermien hierhin bewegen könnten, kommt die Eigenbewegung in Frage, welche durch das negativ rheotropische Verhalten derselben einen Richtungsimpuls gegen den Flimmerzilienschlag erhält. Diese Bewegung erklärt aber nicht genügend die Tatsache, daß man z. B. bei Meer-schweinchen unmittelbar nach dem Begattungsakte Spermien im Uterus findet. Es müssen auch andere Kräfte mitspielen. Experimentell ist hierüber nichts bekannt. Die Angaben über Bewegungen des Uterus bei der Begattung sind durchweg unbestimmt und unklar. Da es sich sowohl bei dem Uterus wie bei der Tube um muskulöse Organe handelt, ist eine Beförderung des Samens durch Muskelkraft durchaus denkbar, sei es durch peristaltische Bewegungen, sei es, daß der Same aus dem Penis direkt in das erschlaffte Organ eingespritzt werde.

Sicher ist, daß während der Begattung die Schwellkörper der Klitoris sich erigieren.

Auch das Ei legt in der Regel einen Weg zurück, ehe es befruchtet wird und nachdem es befruchtet worden ist. Es entstammt einem Follikel des Ovariums und gelangt durch Platzen desselben in den Zwischenraum zwischen Ovarium und Fimbria ovarica. Von hier kann es durch Flimmerbewegung in den Ampullenteil der Tube, wo die Befruchtung stattfindet, und von hier in den Uterus weiter geflimmert werden.

Wenn das Ei befruchtet ist, so entwickelt es sich im Uterus zu einem neuen Lebewesen gleicher Art wie die Erzeuger. Nach einer bestimmten Zeit, beim Menschen im Mittel nach 280 Tagen, wird die Frucht aus dem Uterus ausgetrieben und geboren. Die Austreibung erfolgt durch periodische schmerzhaft Kontraktionen der Uteruswand, die Wehen. Unterstützt werden diese auf der Höhe der Kontraktion durch die Bauchpresse (s. S. 129). Der Druck im Uterus kann dabei auf 100 mm Hg steigen. Näheres über den Geburtsmechanismus kann hier nicht beigebracht werden.

Die Innervation des Uterus ist strittig. Es wird angegeben, daß die Nervi erigentes die Ringmuskeln, die Hypogastrici die Längsmuskeln innervieren; nach anderen versorgen die Lumbalnerven beide Muskelarten. Es werden fördernde und hemmende Fasern angenommen, letztere vorwiegend im Hypogastrikus.

Über die Reize, welche den Geburtsakt einleiten, ist nichts sicheres bekannt.

Auf die Geburt erfolgt die extrauterine Entwicklung des Menschen. Man teilt sie in folgende Zeitabschnitte ein.

Lebensalter	Charakteristik	Dauer
Säuglingsalter	Bis zum Zahndurchbruch. Stärkstes Längenwachstum: 20 cm	Bis zum 7.—9. Monat
Kindesalter	Bis zum Zahnwechsel. Wachstum im 2. Jahre: ca. 10 cm „ 3. Jahre: ca. 7 cm weiter pro Jahr: ca. 5,5 cm	Bis zum 7. Jahre

Lebensalter	Charakteristik	Dauer
Knaben- und Mädchenalter	Bis zur Pubertät	7.—15. Jahr.
Jünglings- und Jungfrauenalter	Bis zum Abschluß des Längenwachstums	15.—22. Jahr.
Alter der Reife	Bis zur beginnenden Rückbildung (Involution beim Weibe)	22.—45. Jahr.
Späteres Mannes- und Greisenalter	Langsame Rückbildung	45. Jahr — Ende.

G. Mechanik der Harnentleerung.

Der Harn fließt durch die Harnkanälchen in die Sammelröhren und an der Oberfläche der Nierenpapillen in die Nierenkelche und das Nierenbecken. Rücktritt des Harnes aus diesem in die Kanäle ist unmöglich, weil die Mündungen derselben durch Erhöhung des Druckes komprimiert würden. Da der Harn dauernd gebildet wird, so sind die genannten Teile stets mit Harn gefüllt.

Aus dem Nierenbecken tritt der Harn in die Ureteren oder Harnleiter, von diesen in die Blase, aus welcher er durch die Harnröhre entleert wird.

I. Bewegung des Ureters.

Jedesmal, wenn sich das Nierenende des Ureters mit Harn gefüllt hat, wird mittels einer peristaltischen Bewegung (s. S. 125) die eingetretene Harnportion in die Blase befördert. Unter normalen Bedingungen läuft beim Menschen jede Minute eine derartige Welle ab. Man kann das direkt beobachten, wenn man das Blasenende des Ureters mittels eines Zystoskopes betrachtet. Bei lebhafterer Harnabsonderung folgen sich die Ureterwellen schneller. Der rechte Ureter soll sich seltener kontrahieren, dafür aber mehr Harn fördern.

Die Fähigkeit der Bewegung muß im Ureter selber liegen, da auch das ausgeschnittene Organ peristaltische Wellen zeigt. Es wird jedoch angegeben, daß Reizung des N. hypogastricus beschleunigend auf die Peristaltik wirke.

II. Harnblase.

Die Harnblase faßt etwa 1,5—1,8 Liter. Der Harn kann aus ihr nicht in die Ureteren zurücktreten, weil diese die Blasenwand schräg durchbohren und deshalb durch den Druck im Innern der Blase verschlossen werden. Nur unter abnormen Verhältnissen ist am Ende einer Ureterentleerung ein Rückströmen des Harnes in den Ureter und die Niere möglich.

Der Harn kann sich somit nur in die Harnröhre entleeren. Auch dieser Weg ist nicht ununterbrochen offen, vielmehr verschließen zwei Muskeln die Harnröhrenmündung der Blase, der Sphincter vesicae internus, ein glatter, und der Sphincter externus, ein quergestreifter Muskel. Der erstere Muskel ist tonisch kontrahiert, er kann, wenn der Druck steigt, durch den Sphincter externus unterstützt werden. Der Tonus des Sphincter internus wird dadurch bewiesen, daß im Leben der Innendruck der Blase erheblich höher sein kann, ohne daß Entleerung erfolgt, als im Tode. Nach neueren Untersuchungen

gewinnt die alte *v. Wittichs*che Meinung wieder an Anhängern, nach der mechanische Momente für den Verschuß der Harnröhre eine wesentliche Rolle spielen. Sie wird der sog. *Uvula vesicae* zugeschrieben, die wie ein Pfropfen in die innere Mündung der Harnröhre hineingedrückt wird. Bewirkt wird dies durch die tonische Kontraktion glatter Muskelfasern, welche vom *Trigonum vesicae* aus halbbogenförmig die innere Harnröhrenmündung umgreifen.

Die Einleitung der Harnentleerung erfolgt beim Erwachsenen willkürlich. Sie wird notwendig zur Beseitigung des Harndranges, einer charakteristischen Empfindung, welche bei gefüllter Blase eintritt.

Welche Sinnesorgane beim Harndrange erregt werden, ist unentschieden; die einen wollen ihn auf die Reizung intramuskulärer sensibler Organe zurückgeführt wissen, welche durch Kontraktionen der Blasenmuskulatur erregt werden sollen. Die Schleimhaut der Blase scheint Empfindungen nicht vermitteln zu können. Andere Forscher nehmen an, daß der Harndrang durch Eintritt von Harn in die *Pars prostatica* der Harnröhre ausgelöst werde. Dieser Eintritt soll durch Blasenkontraktionen erfolgen, welche bei gefüllter Blase in Perioden spontan ablaufen. Eine Entscheidung zwischen diesen beiden Annahmen ist bisher nicht möglich gewesen. Bei künstlicher Füllung der Blase bedarf es eines Druckes von 18—20 cm Wasser, um Harndrang zu erzeugen. Der gewöhnliche Blasendruck soll im Liegen 13—15 cm Wasser betragen, im Stehen höher werden.

Die willkürliche Blasenentleerung wird eingeleitet durch eine Erschlaffung der Sphinkteren. Danach erfolgt eine unwillkürliche Kontraktion der Blasenmuskulatur, des *Detrusor vesicae*. Durch diese Kontraktion wird der Druck im Innern der Blase aufrecht erhalten, bis diese vollkommen entleert ist. Eine Anwendung der Bauchpresse dabei ist unnötig, sie kann aber die Harnentleerung beschleunigen. Die Harnröhre wird schließlich durch einige Kontraktionen des *Bulbo-* und *Ischiocavernosus* von Harnresten befreit. Dabei ist gleichzeitig der *Sphincter vesicae externus* kontrahiert, so daß ein Rückfluß in die Blase nicht erfolgen kann.

III. Innervation der Blase.

Die Einleitung der Harnentleerung steht, wie bereits bemerkt, unter der Herrschaft des Willens. Die Entleerung erfolgt vollkommen unwillkürlich durch einen Reflex. Die nervösen Mechanismen, welche hierfür in Frage kommen, liegen teils in der Blase selber, teils außerhalb.

Die Harnblase enthält in ihrer Wand zahlreiche Nervengeflechte, welche Ganglienzellen führen. Sie liegen zwischen den Einmündungsstellen der Ureteren und den vorderen oberen Partien der Harnblase. Man bezeichnet sie als *Plexus vesicalis*.

Mit dem *Plexus* treten von außen Nerven in Verbindung und zwar sowohl aus dem sakralautonomen System: *N. erigen*s oder *pelvicus* als auch aus dem sympathischen System: *Nervus hypogastricus*. Die parasymphatischen Fasern des *N. pelvicus* entstammen einem Zentrum des unteren Sakralmarkes (*Budgesches* Zentrum). Die präganglionären parasymphatischen Fasern enden im *Plexus vesicalis*. Die sympathischen Fasern entspringen aus einem Zentrum des oberen Lumbalmarkes. Die präganglionären sympathischen Fasern gelangen durch die *Rami comm. albi* zum *Plexus aorticus* und zum Gan-

gion mesentericum inferius. Von hier gelangen sie im Plexus hypogastricus zum Plexus vesicalis.

Der Sphincter vesicae externus wird vom N. pudendus innerviert.

Die anatomischen Beziehungen der Blase zum Großhirn sind nicht vollkommen aufgeklärt.

Die Harnblase trägt die Bedingungen für ihre Entleerung in sich; denn wenn man alle nervösen Verbindungen des Plexus vesicalis unterbricht, so stellt sich einige Zeit nach diesem Eingriff eine periodische, selbstverständlich vom Willen völlig unabhängige Entleerung der Blase ein. Man nimmt an, daß sie unter der Herrschaft des Plexus vesicalis erfolge. Die Blase entleert sich jedoch nicht mehr vollkommen.

Unter normalen Bedingungen steht der Eigenapparat der Blase unter dem Einflusse des Pelvikus und des Hypogastrikus. Diese Nerven sind Antagonisten. Reizung des Pelvikus bewirkt Erschlaffung des Sphincter vesicae und Kontraktion des Detrusor, also Harnentleerung. Dagegen folgt auf Reizung des Hypogastrikus eine Kontraktion des Sphinkter und eine Erschlaffung des Detrusor, also Harnverhaltung.

Der Einfluß der unversehrten Nerven auf die Blase ist tonisch; der Tonus wirkt in demselben Sinne wie die Reizung. Wenn man die Nerven reseziert, so schwindet der Tonus des resezierten Nerven, während der Tonus des intakten Nerven stärker in die Erscheinung tritt. So bewirkt beiderseitige Durchschneidung des Pelvikus eine Zunahme des Sphinktertonus und eine Abnahme des Detrusor-tonus, also Harnverhaltung (Ischurie). Durchschneidung beider Hypogastrici wirkt entgegengesetzt, schwächt also den Sphinktertonus und erhöht den Detrusor-tonus. Die Folge ist also Unvermögen, den Harn zu halten: Incontinentia urinae. Bei Hunden zeigt sich dies bei lebhaften Bewegungen, wie z. B. beim Bellen.

Jeder N. pelvicus wrkt auf beide Blasenhälften, denn bei einseitiger Reizung desselben zieht sich die ganze Blase zusammen. Entsprechend erzeugt einseitige Durchschneidung nur eine vorübergehende Lähmung der zugehörigen Blasenhälfte. Der Hypogastrikus hingegen wirkt einseitig.

Das sakrale Blasenzentrum des Rückenmarkes ist imstande, Reflexe auf die Blase zu vermitteln. So entleeren Hunde mit durchschnittenem Lendenmark auf Reizung des Ischiadikus hin ihren Harn; ebenso verhalten sich Menschen mit analogen Verletzungen bei Abduktion der Beine, beim Abwischen des Penis, bei Reizung der Bauchdecken.

Auch unter der Herrschaft des Rückenmarkes ist die Entleerung der Blase möglich, jedoch ist sie auch unter dieser Bedingung unvollkommen. Eine völlige Ausstoßung des Harnes kommt nur dann zustande, wenn die nervösen Verbindungen bis zu den subkortikalen Ganglien unversehrt sind. Man hat zeigen können, daß im Hypothalamus ein Bezirk vorhanden ist, dessen Reizung Harnentleerung bewirkt und nimmt deshalb an, daß hier ein Zentrum für die Blasenmuskulatur liegt.

Daß die Blase auch zur Hirnrinde Beziehungen haben muß, geht aus der Tatsache hervor, daß jederzeit die gefüllte Blase entleert werden kann. Es ist beobachtet worden, daß beiderseitige Verletzung des Lobus paracentralis beim Menschen bald Harnverhaltung bald Inkontinenz erzeugt. Näheres über ein kortikales Blasenzentrum hat man nicht ermitteln können.

Wie der Anfang der Entleerung willkürlich ist, so kann die im Gange befindliche jederzeit willkürlich unterbrochen werden. Dies geschieht durch die Kontraktion der quergestreiften Muskulatur der Harnröhre. Diese bewirkt auch den willkürlichen Verschuß, wenn der Druck in der Blase sehr stark wird. Der Impuls fließt ihr auf der Bahn des N. pudendus zu. Dieser Kontraktion folgt die der glatten Muskulatur.

Die nervösen Vorgänge, welche die Entleerung des Harnes regulieren, sind, wie man sieht, noch vielfach dunkel. Es scheint beim Erwachsenen nur der Impuls zur Harnentleerung von der Hirnrinde auszugehen, der Akt selber unter der Herrschaft der subkortikalen Zentren und der Rückenmarkszentren abzulaufen. Wie diese Zentren wirken, ist vielfach dunkel.

Ausdrücklich sei bemerkt, daß die obige Darstellung schematisch gegeben ist, zahllose Einzelheiten sind nicht erwähnt worden.

H. Mechanik der Atmung.

I. Transport der Gase.

Atmung oder Respiration nennt man den Gasstoffwechsel eines Tieres. Er besteht in Aufnahme von Sauerstoff aus der Luft in das Tier und in Abgabe von Kohlensäure aus dem Tiere an die Luft.

Der Sauerstoff wird von den Geweben des Tierkörpers während des Lebens verbraucht, die Kohlensäure ebenda gebildet. Es findet also ein dauernder Transport von Sauerstoff aus der Luft zu den Geweben und von Kohlensäure aus den Geweben in die Luft statt. Da die Gewebe mit Flüssigkeit durchtränkt sind, so findet der Sauerstoff durch Vermittlung der Gewebsflüssigkeit seinen Weg zu den Geweben und die Kohlensäure verläßt die Gewebe ebenfalls durch Vermittlung der Gewebsflüssigkeit.

Die treibenden Kräfte für den Transport der beiden Gase bilden die Gasspannungen.

1. Physikalische Vorbemerkungen.

Man nimmt an, daß in jeder abgeschlossenen Gasmasse die Moleküle in beständiger geradliniger Bewegung sich befinden. Sie stoßen infolgedessen gegen die Wände des Behälters, in dem sie sich befinden, und gegeneinander. In beiden Fällen werden sie infolge ihrer vollkommenen Elastizität mit unveränderter Geschwindigkeit zurückgeworfen. So übt also eine Gasmasse auf die Wände des Behälters unter sonst gleichen Bedingungen immer denselben Druck aus: die Gasspannung.

Wird der Raum, den ein Gas einnimmt, vergrößert, so strömt infolge der Gasspannung das Gas so lange in den neuen Raum ein, bis im gesamten Raume die Konzentration des Gases gleich ist. Man bezeichnet diesen Vorgang als Diffusion eines Gases. Die Gasspannung nimmt dabei entsprechend der Vermehrung des Volumens ab. Ist z. B. v_1 das ursprüngliche, v_2 das neue Volumen der Gasmasse, p_1 die Gasspannung des ursprünglichen Volumens v_1 , so ist die Gasspannung p_2 des neuen Volumens v_2

$$p_2 = p_1 \cdot \frac{v_1}{v_2}.$$

Auch wenn der Raum einer Gasmasse dadurch vergrößert wird, daß man ihn mit einem zweiten Raume verbindet, der ein anderes Gas enthält, findet die Diffusion jedes von beiden Gasen in den neuen Raum statt, bis im gesamten Raume die Konzentration jedes der beiden Gase gleich ist.

Die Gasspannung in einem Raume, der von zwei Gasen gleichzeitig erfüllt ist, ist gleich der Summe der Gasspannungen, welche jedes Gas allein in demselben Raume ausüben würde: die Gesamtspannung ist gleich der Summe der Partiarspannungen.

Auch wenn man eine Gasmasse mit einer Flüssigkeitsmasse in Berührung bringt, so diffundiert das Gas in die Flüssigkeit und zwar so lange, bis die Gasspannung der Flüssigkeit, d. h. der Druck, mit welchem das Gas aus der Flüssigkeit entweicht, gleich der des freien Gases ist. Man bezeichnet die Aufnahme eines Gases durch eine Flüssigkeit als Absorption des Gases.

Es hat sich gezeigt, daß ein bestimmtes Flüssigkeitsvolumen bei einer bestimmten Temperatur von einem bestimmten Gase stets das gleiche Volumen absorbiert. Dieses Volumen bezeichnet man als den Absorptionskoeffizienten.

Für die Volumeinheit Wasser ist bei der Temperatur t der Absorptionskoeffizient für

Sauerstoff . .	0,041 — 0,0011 t + 0,00002 t^2
Stickstoff . .	0,020 — 0,0002 t + 0,000002 t^2
Kohlensäure .	1,797 — 0,0776 t + 0,00164 t^2 .

Der Gewichtswert des absorbierten Volumens ist, wie aus dem oben entwickelten Gesetz folgt, um so größer, je höher die Gasspannung ist.

Sind Gemische von Gasen mit einer Flüssigkeit in Berührung, so ist das von jedem Gase absorbierte Volumen durch den Absorptionskoeffizienten gegeben. Der Gewichtswert jedes absorbierten Einzelvolumens hängt dagegen von den Partiarspannungen der einzelnen Gase ab.

An diesem Resultate ändert sich nichts, wenn Flüssigkeit und Gase durch eine poröse Membran getrennt sind. Die Zwischenschaltung einer solchen Membran beschränkt die Berührung von Gas und Flüssigkeit auf die Poren, wirkt also wie eine Verkleinerung der Oberfläche.

Die Größe der gemeinsamen Oberfläche von Gas und Flüssigkeit bestimmt die Geschwindigkeit der Absorption. Diese wächst mit der Größe der gemeinsamen Oberfläche. Mithin verlangsamt die Einschaltung einer Membran die Absorption, der Spannungsausgleich tritt also später ein als bei freier Oberfläche.

2. Anwendung des Absorptionsgesetzes auf die Atmung.

Nichts anderes als ein System aus Gas und Flüssigkeiten, die durch Membranen voneinander getrennt sind, stellt das atmende Tier dar.

Das Gas ist das Luftmeer, auf dessen Boden die Tiere leben. Es besteht, wenn wir von den Edelgasen absehen, aus 20,96 Volumprozenten Sauerstoff, 0,03 Volumprozenten Kohlensäure und 79,01 Volumprozenten Stickstoff. Diese Gase haben zusammen eine Gasspannung von 760 mm Quecksilber, die man als Atmosphärendruck bezeichnet.

Die Partiarspannungen sind dementsprechend für Stickstoff 608 mm, für Sauerstoff 152 mm, für Kohlensäure 0,3 mm. Nur die beiden letzteren kommen für die Atmung der Tiere in Betracht.

Das physikalische System, welches den Gasstoffwechsel eines Tieres zu vermitteln hat, hat zu Endpunkten einerseits die Atmosphäre, andererseits die Gewebe des Tierkörpers. Zwischen beide sind Flüssigkeiten und Membranen eingeschaltet. In der Hauptsache besteht es aus folgenden Komponenten:

1. Atmosphärische Luft,
2. Wand der Alveolen und Lungenkapillaren,
3. Blut,
4. Wand der Blutkapillaren,
5. Gewebsflüssigkeit und Gewebe.

Wenn wir die Richtung kennen lernen wollen, in welcher die Gasmoleküle in diesem System wandern, so müssen wir die Gasspannungen ermitteln. Sie ergeben sich aus der folgenden Tabelle:

Milieu	Gasspannung in mm Hg	
	Sauerstoff	Kohlensäure
Atmosphärische Luft	152	0,3
Venenblut	22	41
Gewebe	0	60

Aus der Tabelle ergibt sich, daß für Sauerstoff ein Spannungsgefälle besteht von der Atmosphäre zu den Geweben, für Kohlensäure in umgekehrter Richtung. Dementsprechend muß der Sauerstoff aus der Atmosphäre in die Gewebe, die Kohlensäure in umgekehrter Richtung wandern. Daß dies in der Tat geschieht, kann man an dem Verhalten des Blutes feststellen, das den Vermittler zwischen Geweben und Atmosphäre ausmacht.

In die Lunge strömt das aus den Geweben kommende venöse Blut. Hier tritt es in Berührung mit der Atmosphäre und verläßt die Lunge als arterielles Blut. Wenn der Gasaustausch in dem geforderten Sinne stattfindet, so muß sich das an den Gasspannungen des venösen und arteriellen Blutes zeigen. Hierüber gibt die folgende Tabelle Aufschluß:

Blut	Gasspannung in mm Hg	
	Sauerstoff	Kohlensäure
Venöses	22	41
Arteriell	120	20

Die Tabelle ergibt, daß in der Tat die Sauerstoffspannung des Blutes in der Lunge vermehrt, die Kohlensäurespannung vermindert wird; d. h. in der Lunge nimmt das Blut Sauerstoff auf und gibt Kohlensäure ab.

Diese auf chemischem Wege zunächst erwiesene Tatsache ergibt sich somit als physikalische Notwendigkeit.

Es ist nun noch zu untersuchen, ob die quantitativen Feststellungen sich aus einem rein nach physikalischen Gesetzen erfolgendem Austausch erklären lassen. Hierüber gibt die folgende Betrachtung Aufschluß:

Nach Bestimmungen des Gaswechsels eines Menschen verbraucht ein Kilogramm Körpersubstanz in einer Stunde 0,322—0,420 Liter Sauerstoff und erzeugt in derselben Zeit 0,271—0,364 Liter Kohlensäure.

Wenn wir annehmen, daß die gesamte Blutplasmamenge den Körper dreimal in der Minute, d. h. 180mal in der Stunde durchströmt, und ferner annehmen, daß jedem Kilogramm $\frac{1}{20}$ Liter Blutplasma entspricht, so würden mithin in einer Stunde 9 Liter Blutplasma durch jedes Kilogramm Körpersubstanz fließen. Diese Menge müßte also die oben genannten Mengen an Sauerstoff und Kohlensäure aufnehmen können.

Der Absorptionskoeffizient des Blutplasmas ist bei 37° C für Sauerstoff 0,022, für Kohlensäure 0,510. Die in Rechnung zu setzenden Partiarspannungen wären bezüglich 120 mm und 20 mm Hg. 9 Liter Plasma könnten demnach 0,031 Liter Sauerstoff und 0,121 Liter Kohlensäure enthalten. Das ist viel weniger, als den oben angeführten wirklichen Mengen entspricht.

Daher müssen die Blutkörper eine erhebliche Rolle beim Transport der Gase spielen. Wenn sie dieselben physikalischen Eigenschaften hätten, wie das Plasma, so würden unter der Annahme, daß in einer Stunde 5,4 Liter Blutkörper jedes Kilogramm Körpersubstanz passieren, noch 0,019 Liter Sauerstoff und 0,072 Liter Kohlensäure absorbiert werden können; die gesamte Absorption würde also 0,050 Liter Sauerstoff und 0,193 Liter Kohlensäure ausmachen. Auch das ist weniger als den oben angegebenen wirklichen Werten entspricht.

Somit ergibt sich der zwingende Schluß, daß beide Gase außer durch physikalische Absorption noch chemisch gebunden sein müssen. Der Sauerstoff wird durch das Hämoglobin der roten Blutkörper gebunden, für die Kohlensäure liegen die Verhältnisse verwickelter. Hier kann jedoch auf diese in der Biochemie abzuhandelnden Fragen nicht näher eingegangen werden.

3. Ort des Austausches zwischen Tier und Atmosphäre.

Bei den Wassertieren findet der Gasaustausch zwischen Blut bzw. Körperflüssigkeit einerseits und Wasser andererseits unmittelbar statt. Bei den niederen Wassertieren geschieht dies überall an der Körperoberfläche, bei den höheren sind hierfür besondere Ausstülpungen der Körperoberfläche vorhanden, die Kiemen. Sie finden sich bei Fischen, Krebsen, Mollusken und den Larven der Batrachier. Hier tritt das sauerstoffreiche, kohlenensäurearme Wasser unmittelbar an die Membran, hinter der das Blut strömt.

Anders bei den Arthropoden, Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugtieren. Bei diesen Tieren kann die Luft das Blut bzw. die Gewebsflüssigkeit erst erreichen, nachdem sie ein Röhrensystem passiert hat: Tracheen der Arthropoden, Luftröhre, Bronchien und Bronchiolen der Wirbeltiere.

Dieses Röhrensystem ist dauernd lufthaltig. Somit ist zwischen Blut und Atmosphäre eine Gasschicht eingeschaltet, die kohlenensäurereicher als die Atmosphäre ist, weil aus dem Blute Kohlensäure abgegeben wird. Da das Blut Sauerstoff aufnimmt, so ist diese Gasschicht sauerstoffärmer als die Luft.

Beides bedeutet eine Erschwerung des Gasaustausches. Denn das Entweichen eines Gases aus einer Flüssigkeit erfolgt um so schneller, je geringer die Partiarspannung desselben Gases über der Flüssigkeit und die Absorption um so schneller, je größer die Partiarspannung eines Gases über der Flüssigkeit ist. Die Bedingungen für Kohlensäureabgabe und Sauerstoffaufnahme in den Alveolen würden also günstiger sein, wenn die Alveolen direkt an die Atmosphäre grenzten.

Daß für alle Ansprüche an den Gasaustausch die vorhandene Einrichtung genügt, hat die Natur durch zwei Mittel erreicht, durch Schaffung einer sehr großen atmenden Oberfläche in den Alveolen und durch rhythmische Vermischung der Luft im Röhrensystem mit atmosphärischer Luft.

Erfahrungsgemäß tritt der Tod durch Erstickung ein, wenn die zur Vermischung dienenden Atembewegungen aufhören. Die bloße Gasdiffusion in die Lungen genügt also nicht für den Gasaustausch, der Mechanismus der Atembewegungen ist vielmehr hierfür unerlässlich. Wir beginnen die Betrachtung mit seiner Beschreibung.

II. Atembewegungen.

Die Erneuerung der Luft in den Lungen geschieht nach demselben mechanischen Prinzip wie die Erneuerung der Luft in einer Spritze. Hin- und Hergang des Spritzenstempels saugt Luft ein und treibt Luft aus. Die treibenden Kräfte sind dabei der Luftdruck, der die Luft in die Spritze hineintreibt und die Muskelkraft, welche die Luft aus der Spritze austreibt.

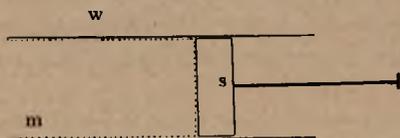


Abb. 87.
Modell des Thorax.

Das Modell wird vollständig, wenn wir die Spritze mit einer elastischen Membran auskleiden, wie es die punktierte Linie der Abb. 87 zeigt. Beim Herausziehen des Stempels *s* dehnt der Luftdruck die Membran *m*, welche

daher dem Stempel folgt, beim Hineintreiben des Stempels zieht sich die Membran wieder zusammen.

Die Wand der Spritze *w* ist vergleichbar der Wand des Brustkastens, die elastische Membran *m* der Lunge. Wenn sich die Wand des Brustkastens ausdehnt, so dehnt der Luftdruck die Lunge aus; verengert sich der Brustkasten, so zieht sich die Lunge zusammen. Den Volumänderungen des Brustkastens gehen mithin Volumänderungen der Lunge parallel. Die Vergrößerung des Lungenvolumens geschieht durch Eintreten von atmosphärischer Luft in die Lunge, die Verkleinerung desselben durch Austreten der Lungenluft in die Atmosphäre. Den ersten Vorgang bezeichnet man als Einatmung, den letzten als Ausatmung.

1. Druck im Brustkasten.

Beim Erwachsenen ist die Lunge in jeder Phase der Atmung gedehnt, mithin der Sitz elastischer Kräfte. Das kann man zeigen, wenn man durch Öffnung des Brustkastens dafür sorgt, daß auf die Alveolenfläche und die Pleurafläche der Lunge der Luftdruck wirken kann. Unter diesen Bedingungen tritt Luft in den Thorax ein (Pneumothorax), und die Lunge zieht sich zusammen. Messungen der Kraft, mit welcher diese Zusammenziehung erfolgt, haben ergeben, daß die Lungenelastizität im Ausatemungszustande einem Drucke von 6 mm, in der Phase der Einatmung von 30 mm Quecksilber das Gleichgewicht hält (*Dondersscher* Druck).

Es ist klar, daß bei geschlossenem Thorax der Druck, welcher zwischen Lunge und Wand des Brustkastens herrscht, um diesen Betrag kleiner sein muß als der atmosphärische Druck. Daher wirkt auf alle Organe, die außer

der Lunge im Thorax liegen, dieser um die elastische Spannung der Lungenwand verminderte Luftdruck. Die Organe, welche aus dem Brustkorb herausragen, werden daher mit einer Kraft in den Thorax gedrückt, welche gleich der elastischen Spannung der Lungenwand ist. Das zeigt sich besonders an verschieblichen Gebilden, wie dem Inhalt der Venen, aber auch an der Trachea. So wird der Blutstrom in diesen Venen besonders bei der Einatmung gefördert, was sich im Kollabieren derselben zeigt, der Kehlkopf brustwärts verschoben. Wird eine Vene eröffnet, deren anatomische Verhältnisse das Kollabieren unmöglich machen, so kann bei der Atmung Luft in das Gefäß und von hier ins Herz eintreten, was die Unterbrechung des Kreislaufes und damit den Tod zur Folge hat. Man bezeichnet die Druckdifferenz zwischen Brustraum und Atmosphäre in der Regel als negativen Druck im Brustraum.

Die Lunge ist nicht während des ganzen Lebens gedehnt. Beim Fötus füllt sie luftleer den Thorax aus, sinkt also bei der Eröffnung des Brustkastens nicht zusammen, ebenso verhält sie sich in den ersten Tagen nach der Geburt. Das Mißverhältnis zwischen Lungenvolumen und Brustraum entwickelt sich also erst mit dem Wachsen des Neugeborenen.

Der Druck im Brustkasten kann größer werden als der Atmosphärendruck, wenn bei geschlossener Stimmritze die Luft in der Lunge durch die Bewegung des Ausatmens komprimiert wird (*Valsalvascher Versuch*). Die Wirkung auf den Kreislauf ist dann umgekehrt. Das Blut der Venen staut sich, was sich durch Schwellung und Rötung besonders des Gesichtes kundgibt. Das zeigt sich z. B. beim Pressen der Kreißenden während einer Wehe, bei anstrengender Defäkation, bei lautem Schreien.

2. Volumänderungen der Lunge beim Atmen.

Die Änderungen des Lungenvolumens, d. i. die Mengen der aufgenommenen und ausgegebenen Atemluft, sind verschieden. Beim ruhigen Einatmen befördert jeder Atemzug ein Luftquantum von 500 cm^3 in die Lunge hinein und bei der Ausatmung aus ihr heraus. Dieses Quantum nennt man Respirationsluft. Dieses bei ruhiger Atmung eingenommene Luftvolumen vermag der Atmende durch Verstärkung der Einatmung noch um 1600 cm^3 zu vermehren (Komplementärluft); andererseits ist es möglich, nach ruhiger Ausatmung noch 1600 cm^3 auszuatmen (Reserveluft). Durch tiefste Einatmung nach tiefster Ausatmung vermag ein Mensch daher $1600 + 500 + 1600 = 3700 \text{ cm}^3$ Luft aufzunehmen. Dieses aus Komplementärluft, Respirationsluft und Reserveluft sich zusammensetzende Luftquantum bezeichnet man als Vitalkapazität. Es ist ungefähr gleich dem siebenten Teile des Rumpfvolumens, wenn dieses gleich dem Inhalte eines Zylinders gesetzt wird, dessen Grundfläche gleich dem Querschnitt des Brustkastens in der Höhe der Brustwarzen, dessen Höhe gleich dem Abstände der Vertebra prominens von der Steißbeinspitze ist.

Nach tiefster Ausatmung ist die Lunge nicht luftleer, vielmehr bleibt in ihr ein ansehnliches Luftquantum, Residualluft genannt. Die Größe derselben wird auf $800\text{--}1200 \text{ cm}^3$ angegeben. Einen Teil dieser Luft kann man austreiben, wenn man den Thorax eröffnet, so daß die Lunge sich zusammenzieht. Das hierbei austretende Luftvolumen wird Kollapsluft genannt. Der Rest, die Minimalluft, bleibt in der Lunge zurück. Hiervon entfallen auf den Raum

von der Nasenöffnung bis zu dem Ende der Bronchien — schädlicher Luft-
raum — etwa 140 cm^3 , so daß in den Alveolen weniger als $660\text{--}1060\text{ cm}^3$ zu-
rückbleiben.

Nehmen wir an, daß dieses Luftquantum nach tiefster Ausatmung in
den Alveolen enthalten ist, so kommen durch eine tiefste Einatmung 3700 cm^3
hinzu. Hiervon sind 140 cm^3 in den großen Luftwegen bereits enthalten,
so daß 3560 cm^3 atmosphärische Luft in die Alveolen gelangen. Das Verhältnis
der in den Alveolen enthaltenen Lungenluft zu der frischen Luft ist daher
etwa 1:3. Bei gewöhnlicher Atmung ist in der Lunge enthalten 2800 cm^3
Luft zu der 500 cm^3 atmosphärische Luft aufgenommen werden. Von diesen
 500 cm^3 werden im „schädlichen Raume“ 140 cm^3 verbleiben, der Rest von
 360 cm^3 aber in die Alveolen gelangen. Das Verhältnis der Lungenluft zu der
frischen Luft in den Alveolen ist also nach einem gewöhnlichen Atemzuge
etwa 8:1.

An Sauerstoff wird bei jeder tiefsten Inspiration, die nach tiefster Ex-
spiration erfolgt, den Alveolen rund 700 cm^3 zugeführt, bei gewöhnlicher
Atmung etwa 70 cm^3 . Nehmen wir an, daß zwölfmal in der Minute geatmet wird,
so würde in einer Stunde rund 50000 bzw. 5000 cm^3 Sauerstoff den Alveolen
zugeführt. Das bedeutet bei einem Körpergewicht von 60 Kilogramm pro
Kilo Körpergewicht und Stunde rund 8000 bzw. 800 cm^3 Sauerstoff. Diese
Menge übertrifft die Grenzwerte des verbrauchten Sauerstoffes 420 bzw.
 322 cm^3 erheblich.

3. Zahl und Tiefe der Atemzüge.

Die Zahl der Atemzüge hängt von Lebensalter und Geschlecht ab. Neu-
geborene atmen bis zu 62—68, im Mittel 44mal in der Minute, Erwachsene
12—24mal. Erwachsene Frauen atmen häufiger als erwachsene Männer.
In den ersten acht Lebensjahren atmen Mädchen weniger häufig als Knaben.
Nach dem achten Jahre kehrt sich das Verhältnis dauernd um.

In der Ruhe beim Liegen ist die Atemfrequenz am geringsten, jede Muskel-
tätigkeit wirkt erhöhend.

Mit körperlicher Arbeit steigt auch die Tiefe der Atemzüge, ebenso bei
Erhöhung der Außentemperatur sowie der Körpertemperatur.

Über den zeitlichen Verlauf des Luftwechsels in den Lungen gibt die
Atemvolumkurve auf S. 146, Abb. 92, Aufschluß.

4. Mechanik der Atembewegungen.

Bei der Einatmung erweitert sich der Brustkasten in allen Dimensionen.
Für den sagittalen und transversalen Durchmesser zeigt dies die Abb. 88. Sie
gibt den Thorax in Exspirationsstellung A und in Inspirationsstellung B.
Außerdem tritt eine Erweiterung bei der Einatmung im vertikalen Durchmesser
ein, die in dieser Abbildung nicht sichtbar ist.

Vorn und hinten ist der Brustkorb durch Knochen begrenzt: die Wirbel-
säule und das Brustbein, seitlich durch die Rippen, welche Wirbelsäule und
Brustbein verbinden. Die obere Öffnung des Brustkorbs wird durch Eingeweide
und Gefäße ausgefüllt, die untere überbrückt eine Muskelhaut, das Zwerch-
fell, welches kuppelförmig in den Brustkorb gewölbt ist.

Die Betrachtung der bewegenden Kräfte und ihre Wirkungen gliedern sich ohne weiteres in zwei Teile: 1. Veränderungen des knöchernen Teiles, 2. des häutigen Teiles der Brustwand.

α. Bewegung der Rippen.

Von den Knochen, welche den Brustkorb begrenzen, ist das Brustbein in sich unbeweglich, die Wirbelsäule lediglich fähig sich zu strecken. Die Rippen sind in sich ebenfalls unbeweglich. Als Ganzes hat dagegen jede Rippe eine gewisse Beweglichkeit. Dies ist durch eine gelenkige Verbindung jeder Rippe mit der Wirbelsäule und durch eine knorpelige Verbindung mit dem Brustbein ermöglicht.

Für die Betrachtung des Effektes der Rippenbewegungen nehmen wir an, daß die Wirbelsäule fest sei. Wie man in Abb. 89 sieht, ist die Neigung gegen die Horizontale, mit welcher die Rippen von der Wirbelsäule zum Brust-

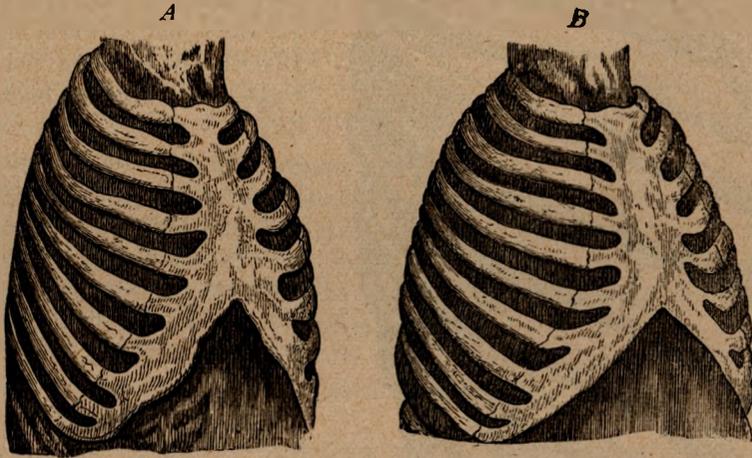


Abb. 88.

Thorax der Leiche, im Zustand der Ruhe A und nach Aufblasung B. (Nach Hutchinson.)

bein ziehen, sehr verschieden, am stärksten bei der ersten Rippe, am schwächsten bei der zweiten. Von hier nimmt sie zu jeder folgenden Rippe hin wieder zu. Jede Rippe ist mit der Wirbelsäule durch zwei Gelenkflächen beweglich verbunden. Die Achse, um welche jede Rippe drehbar ist, liegt in der Verbindungslinie dieser Gelenkflächen. Die Drehungsachsen der ersten zehn Rippenpaare liegen in nahezu horizontalen Ebenen. Wie die Abb. 90 zeigt, ist die Neigung der Drehachsen gegeneinander bei den einzelnen Rippen verschieden. Der Neigungswinkel nimmt von oben nach unten ab, bei dem ersten Paar ist er etwa 80° , bei dem zehnten nur noch etwa 44° .

Drehungen der Rippen um diese Achsen verändern 1. die Entfernung des vorderen Rippenendes von der Wirbelsäule und 2. die Entfernung der Seitenteile jedes Rippenpaares voneinander. Wenn sich die Rippe bei der Drehung hebt, so werden die genannten Entfernungen vergrößert, senkt sich die Rippe, so werden sie verkleinert. Die Veränderung der Entfernung des vorderen Rippenendes von der Wirbelsäule ist um so größer, je größer die Neigung der Rippe gegen die Horizontale; die Veränderung der Entfernung der

Seitenteile eines Rippenpaares voneinander ist um so größer, je kleiner der Kreuzungswinkel der Achsen beider Rippen ist.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß beide Arten von Bewegungen um so ausgiebiger erfolgen, je tiefer die Rippen liegen. Die Vergrößerung des Brustkastens bei der Einatmung und die Verkleinerung bei der Ausatmung nimmt also von oben nach unten zu.

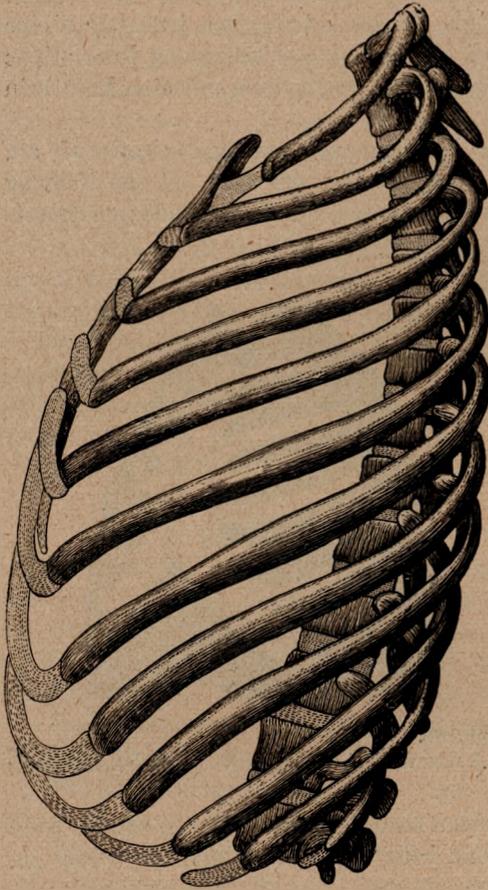


Abb. 89.

Ansicht des Brustkorbes von der Seite.
(Nach Henle.)

Durch die Bewegung der Rippen wird auch das Brustbein bewegt. Da die vorderen Enden der Rippen, mit denen das Brustbein knorpelig verbunden ist, sich bei der Rippenhebung vorwärts und aufwärts bewegen, so muß auch das Brustbein sich vorwärts und aufwärts bewegen. Die Rippen bewegen sich nicht einander parallel, vielmehr sind ihre Bewegungen um so größer, je tiefer die Rippen gelegen; daher ist auch die Vorwärts- und Aufwärtsbewegung des Brustbeines in den tieferen Niveaus desselben größer als in den höheren. Die Brustbeinbewegung geschieht deshalb im wesentlichen so, als ob es um eine horizontale Achse sich drehe, welche durch das Manubrium geht.

Bei diesen Verschiedenheiten der Bewegungsgröße der einzelnen Rippen wäre eine feste Verbindung der Rippen mit dem Brustbeine eine mechanische Unzweckmäßigkeit. Durch die knorpelige Verbindung ist ein Mechanismus geschaffen, der mit der nötigen Starrheit eine ausreichende Beweglichkeit verbindet.

Bei der Einatmung wird die Vergrößerung des Brustkastens durch Muskeln bewirkt, welche die Rippen heben. Für die gewöhnliche Ausatmung ist ein besonderer Aufwand von Muskelkraft nicht nötig, da die Ruhestellung des Brustkastens den Zustand gewöhnlicher Ausatmung darstellt. Es genügen die elastischen Kräfte, welche dem Brustkasten innewohnen, um ihn aus der Einatmungsform in die Ausatmungsform überzuführen.

An Muskeln, welche die Rippen heben, kommen in Frage die Intercostales externi und die interni, soweit sie zwischen den Rippenknorpeln verlaufen. Rippenhebend wirken ferner die Levatores costarum und die Scalenii. Die ersteren

sind an allen Rippen vorhanden, die letzteren nur an der ersten und zweiten Rippe. Bei festgestelltem Kopfe vermag auch der Sternocleidomastoideus, bei festgestelltem Schulterblatt der Pectoralis minor die Rippen zu heben. Bei höchster Atemnot treten noch Serratus anticus; Pectoralis major, Subclavius hinzu.

Der Anteil, den die verschiedenen Atemmuskeln an der Einatmung haben, ist bei verschiedenen Tieren verschieden. Bei ruhiger Einatmung sollen nur die Interkostalmuskeln wirken.

Für die ruhige Ausatmung kommen, wie gesagt, Muskelkräfte nicht in Frage. Bei einer kräftigen Ausatmungsbewegung wirken die Bauchmuskeln, welche am Rippenbogen ansetzen; ferner die Intercostales int. der Rippenknochen, der Serratus posticus inf., der Iliocostalis lumborum, der Quadratus lumborum.

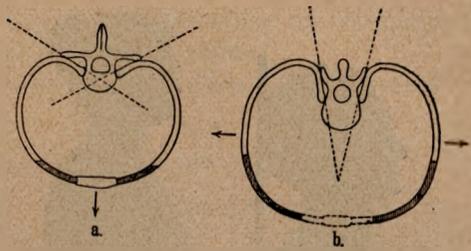


Abb. 90.

Richtung der Drehachsen der oberen (a) und unteren Rippen (b). Die Pfeile geben die Richtung an, in welcher der Brustkorb sich erweitert.

b. Bewegung des Zwerchfells.

Die Vergrößerung des Brustkastens im vertikalen Durchmesser geschieht durch die Kontraktion des Zwerchfelles. Dieser Muskel ist an der unteren Apertur des Thorax angeheftet. Von hier verlaufen die Fasern gegen den sehnigen Mittelteil des Zwerchfelles, das Centrum tendineum, dessen Brustfläche mit dem Herzbeutel verwachsen ist. In der Ruhe ist das Zwerchfell in den Brustraum hineingewölbt, die periphere Fläche liegt dabei der Brustwand an, das Zentrum hat die Gestalt einer Doppelkuppel, in deren Abteilungen Leber und Magen liegen.

Bei starker Einatmung verkürzen sich die Muskelfasern, so daß die gesamte, Brust- und Bauchraum trennende Fläche sich nach abwärts bewegt. Außerdem wickelt sich der Teil, welcher der Brustwand anliegt, von der Brustwand ab. Somit wird die Lunge nach unten ausgedehnt.

Bei ruhiger Einatmung bleibt das Centrum tendineum in seiner Lage und nur die muskulösen Teile des Zwerchfelles bewegen sich abwärts.

Die Abwärtsbewegung des Zwerchfelles bei tiefer Einatmung kann man mit dem Auge unmittelbar wahrnehmen. Solange die peripheren Teile des Zwerchfelles dem Thorax anliegen, ruht auf Zwerchfell und Thorax der Luftdruck. Wenn sich das Zwerchfell von der Brustwand abhebt, so wird der Druck im Raume zwischen beiden, in den nunmehr die Lunge gelangt, geringer als der Luftdruck. Infolgedessen wird die Thoraxwand eingedrückt. Da nun die Ablösung des Zwerchfelles von der Brustwand von oben nach unten fortschreitet, so sieht man bei geeigneter Belichtung während der Einatmung eine Furche sich vom sechsten bis neunten Zwischenrippenraum bewegen, während der Ausatmung in umgekehrter Richtung.

c. Atemtypen.

Bei der gewöhnlichen Atmung wirken Zwerchfell und Rippenheber zusammen. Je nach dem Vorwiegen der einen oder anderen Bewegung oder

gleichmäßigen Beteiligung beider spricht man von einem abdominalen, kostalen oder gemischten Atemtypus. Der erste findet sich vorwiegend beim Manne, der zweite bei der Frau. In der Abb. 91 gibt die Dicke des schwarzen Striches nn' die Größe der Exkursionen der betreffenden Körperwand wieder. Wie man sieht, liegt beim Manne die größte Dicke des Striches am Bauche, bei der Frau an der Brust. Die Ursache der Atemtypen ist unbekannt. Diese Unterschiede finden sich nicht bei allen Menschenrassen.

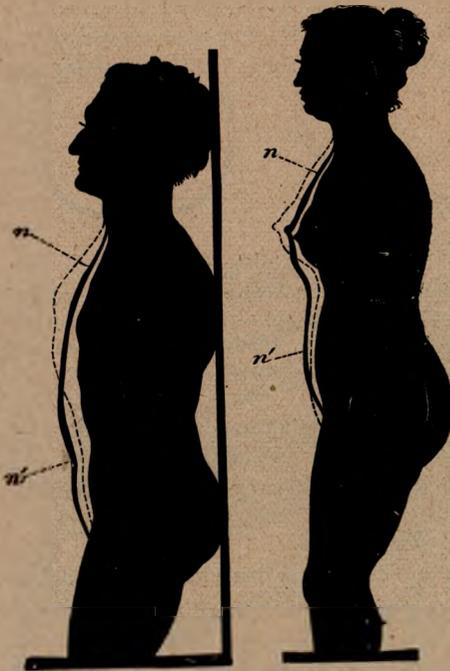


Abb. 91.

Schattenbild eines atmenden Mannes und einer atmenden Frau. Die gestrichelte Linie gibt die Körperkontur bei der Einatmung, die Dicke der ausgezogenen ist proportional der Exkursionsgröße des betreffenden Teiles der Körperwand. (Nach Hutchinson.)

Das Verhältnis der Leistungen des Zwerchfelles und der Rippenbewegung für die Lungenventilation ist etwa 1:2.

5. Zeitlicher Verlauf der Atembewegungen. Druck in den Luftwegen.

Der zeitliche Ablauf der Atembewegungen wird durch die Kurve der Abb. 92 dargestellt, bei der die Ordinaten proportional dem gemessenen Luftvolumen sind, die Abszissen Zeiten bedeuten.

Besonderen zeitlichen Verlauf haben die Atembewegungen beim Husten und Niesen, ersteres ist eine kräftige Ausatmung bei anfangs geschlossener, letzteres bei offener Stimmritze. Das Gähnen ist eine kräftige Einatmung mit nachfolgender kräftiger Ausatmung bei gleichzeitiger krampfhafter Öffnung und Schließung des Mundes und Tränenabsonderung. Auf die psychische Beeinflussung der Atembewegung beim Lachen, Seufzen, Schluchzen sei hier nur hingewiesen.

Um den Druck zu messen, unter dem die Luft bei Einatmung und Ausatmung in der Lunge bewegt wird, hat man ein Manometer luftdicht mit dem Atemapparat verbunden. Bei gewöhnlicher Atmung hat sich für die Einatmung ein Druck von -50 , für die Ausatmung von $+76$ mm Quecksilber ergeben. Bei forcierter Atmung sind die Werte -70 bis -150 und $+108$ bis $+256$ mm Quecksilber.

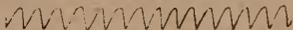


Abb. 92.

Atemvolumkurve. Die Ordinaten bedeuten Luftvolumina, der aufsteigende Teil der Kurve entspricht der Ausatmung, der absteigende der Einatmung.

Um den Druck zu messen, unter dem die Luft bei Einatmung und Ausatmung in der Lunge bewegt wird, hat man ein Manometer luftdicht mit dem Atemapparat verbunden. Bei gewöhnlicher Atmung hat sich für die Einatmung ein Druck von -50 , für die Ausatmung von $+76$ mm Quecksilber ergeben. Bei forcierter Atmung sind die Werte -70 bis -150 und $+108$ bis $+256$ mm Quecksilber.

6. Begleitbewegungen der Atmung.

Die Luft nimmt bei der Atmung ihren Weg durch die Nase. Bei vielen Tieren erweitert sich bei der Einatmung der Naseneingang, beim Menschen

geschieht dies einige Zeit hindurch nach der Geburt und beim Erwachsenen bei Atemnot. Die Erweiterung geschieht durch Kontraktion der Levatores alae nasi.

Bei tiefster Einatmung erweitert sich beim Menschen die Stimmritze, bei gewöhnlicher geschieht dies nur bei $\frac{4}{5}$ der Menschen.

Über die Tätigkeit der glatten Muskeln der Luftröhre und der Bronchien ist wenig sicheres bekannt.

7. Schutzvorrichtungen.

Zur Entfernung grober Partikel von der Schleimhaut der Nase dient die oben erwähnte Expiration in Form des Niesens, von der Schleimhaut des Kehlkopfes die Hustenbewegung.

Die Entfernung feinerer Körper von der Schleimhaut des Atemapparates bewirkt das Flimmerepithel der Schleimhaut, das Staub und Schleim nach außen befördert.

Um den Atemapparat vor Abkühlung zu schützen, wird die Luft in der Nase auf über 30° C erwärmt, zugleich wird sie hier nahezu mit Wasserdampf gesättigt.

Übelriechende Gase werden mit Hilfe des Geruchssinnes erkannt. Reizend wirkende Gase erzeugen reflektorischen Verschuß der Stimmritze.

Alle diese Einrichtungen bilden einen wirksamen Schutz des Atemapparates.

III. Innervation des Atemapparates.

Die Atembewegungen erfolgen gleich dem Herzschlag rhythmisch und unwillkürlich, sie unterscheiden sich vom Herzschlag dadurch, daß sie vom Willen beeinflußt werden können.

1. Atemzentrum.

Das Zentralorgan, von dem die Muskeln angetrieben werden, liegt im Kopfmark. Da es mit zahlreichen zentripetalen Nervenfasern in Verbindung steht, so ergibt sich wie in der Physiologie des Herzens die Hauptfrage: tritt das Zentrum in Tätigkeit durch ihm von außen zufließende Reize oder entstehen die Reize im Zentrum? Mit anderen Worten: Geschieht die Atmung reflektorisch oder automatisch?

Da die Atmung nach Durchschneidung aller zentripetalen Nerven, die mit dem Atemzentrum in Verbindung stehen, rhythmisch weitergeht, so kann sie kein Reflexakt sein, sondern muß automatisch erfolgen.

Die Impulse für die Atembewegungen gehen von dem schon erwähnten Zentrum im Kopfmark aus. Seine Lage im Kopfmark wird dadurch bewiesen, daß die Atmung nicht aufhört, wenn das Hirn vom Kopfmark durch Schnitt abgetrennt wird. Dagegen hört die Atmung auf nach Abtrennung des Halsmarkes vom Kopfmark. Es unterliegt also keinem Zweifel, daß im Kopfmark ein Zentrum liegt, dessen unversehrte Verbindung mit dem Rückenmark für die Atembewegung unerläßlich ist.

Die Zentra für die Atemmuskelnerven liegen in den verschiedenen Niveaus des Rückenmarkes. Für die Rippenbewegungen liegen die Niveauzentra im Brustmark, für die Zwerchfellbewegungen im Halsmark in der Höhe des dritten bis fünften Zervikalnerven, welche dem N. phrenicus den Ursprung geben.

Zwischen dem Atemzentrum des Kopfmarkes und den Niveauzentren des Rückenmarkes bestehen nervöse Verbindungen, welche größtenteils im ventralen Teil der Seitenstränge verlaufen. Die Unterbrechung dieser Verbindungen hebt, wie gesagt, die Koordination der Atembewegungen auf. Eine gewisse Selbständigkeit kommt auch den Niveauzentren des Rückenmarkes zu. Wenn nach Abtrennung des Kopfmarkzentrums durch künstliche Atmung (in Form rhythmischer Lufteinblasungen) das Leben des Tieres stundenlang erhalten ist, so kann man bei einer Reihe von Versuchstieren Wiederauftreten von Atembewegungen beobachten. Diese sind jedoch von kurzer Dauer und umfassen niemals den gesamten Mechanismus der Atembewegungen. Welche Ursache das Aufhören der Atembewegung nach Abtrennung des Kopfmarkes hat, ist strittig. Nach der Mehrzahl der Forscher ist die Unterbrechung der Verbindung zu den Niveauzentren der Grund, nach anderen eine Schädigung derselben durch den Reiz der Durchtrennung (sogenannte Schockwirkung). Gegen die letztere Anschauung spricht, daß reizlose Ausschaltung der Leitung zum Rückenmark durch Abkühlung die Atembewegungen aufhebt, sowie die Tatsache, daß einseitige Durchschneidung der Leitung keinen einseitigen Atemstillstand auf der verletzten Seite macht.

Das Atemzentrum wird durch den Gasgehalt des Blutes beeinflusst. Wird das Blut durch reichliche Lufteinblasungen in die Lunge oder durch tiefe willkürliche Atemzüge möglichst arterialisiert, so kann die Atmung für einige Zeit vollständig aufhören. Man nennt diesen Zustand Apnoe. Wird der Gaswechsel unterbrochen, so werden die Atembewegungen zunehmend tiefer und geschehen unter fortschreitender Heranziehung der akzessorischen inspiratorisch wirkenden Atemmuskeln: Zustand der Dyspnoe.

Wird durch die verstärkten Atembewegungen die Dyspnoe nicht beseitigt, so greift die Erregung, durch die Venosität des Blutes ausgelöst, auch auf andere zentrale Zellen über: es entstehen Krämpfe in den Muskeln, „Erstickungskrämpfe“, erzeugt durch Erregung motorischer Zentra, ferner Gefäßkrampf durch Erregung des Vasomotorenzentrums, Pulsverlangsamung durch Erregung des Vaguszentrums, Pupillenerweiterung durch Reizung des entsprechenden Zentrums im Halsmark. Auf den Zustand der Erregung folgt der Zustand der Lähmung durch Erstickung, Asphyxie oder Suffokation genannt.

Welche Stoffe auf das Atemzentrum erregend wirken, ist vielumstritten, besonders die Frage, ob Kohlensäure oder Mangel an Sauerstoff das erregende Moment sei. Sicher ist, daß Kohlensäureanhäufung im Blute auch bei Sättigung desselben mit Sauerstoff Dyspnoe erzeugt, andererseits wirkt ebenso Verminderung des Sauerstoffgehaltes bei nicht vermehrter Kohlensäure.

Lokale auf das Kopfmark beschränkte Dyspnoe erzeugt dyspnoische Atmung. Das kann man erreichen durch Aufhebung des Kreislaufes infolge von Abklemmung der versorgenden Arterien. Bei künstlicher Perfusion des Kopfmarkes hat man zeigen können, daß Säureionen auf das Atemzentrum erregend wirken, der Kohlensäure kommt dabei eine spezifische Wirkung zu, welche die anderer Säuren weit übertrifft.

Das Eintreten des ersten Atemzuges erklärt man durch die Dyspnoe, die infolge der Unterbrechung des Plazentarkreislaufes eintritt. Dagegen ist die Verstärkung der Atmung bei Muskelanstrengung nicht durch Kohlensäuredyspnoe verursacht, sondern durch ein atemverstärkendes Produkt der Muskeln.

Wärme wirkt stark erregend auf das Atemzentrum — Tachypnoe der Hunde. Diese tritt auch bei lokaler Erwärmung des Kopfmarkes ein, welche man durch Erwärmung des Karotidenblutes erzeugen kann.

2. Einfluß von Nerven auf das Atemzentrum.

Das Atemzentrum steht in Verbindung mit den Großhirnhemisphären und mit den sensiblen Mechanismen des Körpers. Das beweist der Einfluß des Willens und die Wirkung sensibler Reize auf die Atembewegungen.

Die Wirkung sensibler Reize ist verschieden. So erzeugt Abkühlung der Haut eine tiefe Inspiration, Reizung der Nasenschleimhaut expiratorischen Atemstillstand. Die Atembewegungen können durch Reizungen aus allen Sinnesgebieten nach Tiefe und Frequenz beeinflusst werden.

Bei weitem den mächtigsten Einfluß auf die Atembewegungen hat der N. vagus. Seine Bedeutung ist mittels Durchschneidung und Reizung untersucht worden.

Nach Unterbrechung der Leitung im N. vagus durch Kälte oder Kokain (s. Abb. 93) ist die Atmung verlangsamt, die Inspiration vertieft und verlängert. Die Integrität des Vagus bewirkt also, daß die Anstrengung der

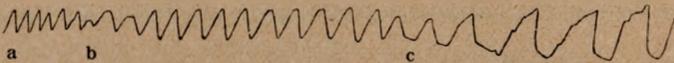


Abb. 93.

Atemvolumkurve eines Kaninchens. a normale Atmung; bei b Durchfrierung des linken Vagus, bei c des rechten.

Atemmuskulatur bei jedem Atemzuge erheblich geringer ist als bei ausgeschaltetem Vagus. Die Funktion des Vagus wirkt also kraftsparend.

Erreicht wird dieser Zweck dadurch, daß bei erhaltenem Vagus der Dehnungszustand der Lunge regulierend auf das Atemzentrum wirkt. Aufblasen der Lunge bewirkt eine Expiration, Aussaugung der Lunge eine Inspiration. Diese Wirkungen fallen nach Ausschaltung der Vagi weg. Beim Aufblähen der Lungen läßt sich am Vagusstumpfe ein Aktionsstrom nachweisen, dasselbe zeigt sich auch bei extremer Aussaugung. Diese Beobachtungen weisen darauf hin, daß der Vagus expiratorisch und inspiratorisch wirkende Nervenfasern enthält.

Die Ergebnisse der Reizung des zentralen Endes des N. vagus sind trotz aller darauf verwendeten Mühe sehr unbefriedigend. Der Erfolg starker Reize ist sehr unbeständig, schwache rhythmische Reize beschleunigen häufig die Atmung.

Nach Durchschneidung beider Vagusnerven gehen die Tiere an einer Lungenentzündung zugrunde. Diese entsteht durch Eindringen von Futter und Speichel in die Lunge infolge der Schlucklähmung und der gleichzeitigen sensiblen und motorischen Kehlkopflähmung, durch welche der Hustenreflex unmöglich wird. Werden die Vagi unmittelbar vor dem Eintritt in die Lunge durchtrennt, so bleibt die Lungenentzündung aus. Es zeigen sich dann nur die beschriebenen und abgebildeten Veränderungen des Atemtypus.

VII. Kapitel.

Physiologie des Zentralnervensystems.

A. Allgemeine Physiologie der nervösen Zentralorgane.

I. Allgemeines.

Die Leistungen der Reizleiter, der afferenten und efferenten Nervenfasern erhalten den Charakter des Planmäßigen durch die Intervention von besonderen Einrichtungen, die man als nervöse Zentralorgane bezeichnet. Anatomisch sind sie charakterisiert durch spezifische Zellen, die Ganglienzellen.

1. Funktionen der Zentralorgane.

Die Zentralorgane sind erstens Vermittler für die bewußten Empfindungen, sie erzeugen Vorstellungen, aus denen die willkürlichen Bewegungsimpulse entstehen. Zweitens sind sie Reflexorgane, d. h. sie vermitteln den ohne Bewußtsein geschehenden Übergang sensorielle Reize auf motorische Bahnen. Drittens gehen von ihnen selbständige Impulse aus, die weder durch den Willen, noch durch sensorielle Reize angeregt werden: automatische Tätigkeit. Viertens endlich sind die Zentralorgane für die anatomische und funktionelle Unversehrtheit der aus ihnen hervorgehenden Gebilde von Bedeutung (s. S. 28, 50, Muskel- und Nervendegeneration), sie haben trophische Funktionen.

2. Bedeutung der weißen und grauen Substanz.

Die Zentralorgane bestehen aus weißer und grauer Substanz. Die weiße Substanz wird aus Nervenfasern gebildet, während die graue aus Ganglienzellen besteht, mit welchen Nervenfasern in Verbindung treten. Daß die zentralen Leistungen der grauen Substanz zukommen, wird dadurch gezeigt, daß sie einen weit lebhafteren Stoffwechsel hat als die weiße. Sie ist reichlicher mit Blutgefäßen versorgt als die weiße, Unterbrechung der Blutzufuhr (z. B. durch Kompression der Aorta: *Stenonscher Versuch*) schädigt sie weit schneller und nachhaltiger als die weiße Substanz, auch das Reduktionsvermögen gegenüber Farbstoffen zeigt, daß die graue Substanz ein ungemein lebhaftes Sauerstoffbedürfnis hat.

3. Neuronen- und Fibrillentheorie.

Welche Elemente der grauen Substanz, ob die Ganglienzellen oder die Neurofibrillen und deren Geflechte, die Träger der zentralen Funktionen sind,

ist zurzeit noch nicht entschieden, Die Ganglienzellenhypothese hat ihre Hauptanhänger bei den Vertretern der sogleich zu erörternden Neuronentheorie. Ob man sich auf den Standpunkt der Ganglienzellen- oder der Fibrillenhypothese stellen mag, jedenfalls ist die Neuronentheorie für die Analyse der Funktionen der Zentralorgane ein so bequemes Hilfsmittel, daß der Lernende sich ihrer bedienen mag.

Die Neuronentheorie zerlegt das Nervensystem in einzelne Bausteine, die Neuronen. Diese sind Komplexe, die aus einer Nervenzelle mit ihren sämtlichen Ausläufern, den Dendriten und den Neuriten (Nerven- oder Achsenzylinderfortsatz, Axon), bestehen. Anatomische Kontinuität zwischen den einzelnen Neuronen wird nicht angenommen, die Erregung geht von Neuron zu Neuron durch Kontakt („Synapse“) über. Die sensible und die motorische Leitung besteht demnach aus mehreren hintereinander geschalteten Neuronen. Man bezeichnet sie als Neuronen erster, zweiter usw. Ordnung (s. Abb. 94).

Die Fibrillentheorie steht in strengem Gegensatz zu dieser Anschauungsweise. Nach ihr stellt das Nervensystem ein Kontinuum dar, dessen anatomische Grundlage die Neurofibrillen (s. S. 11) bilden. Sie treten aus den Nervenfasern in die Ganglienzelle ein, aus dieser heraus in eine neue Ganglienzelle. In der Ganglienzelle und außerhalb derselben bilden die Fibrillen ein Gitter, das die Zellen untereinander und jede Zelle mit Nervenfasern verschiedener Herkunft verbindet (s. Abb. 95). Nach dieser Vorstellung sind die Ganglienzellen nur Durchgangs- und Treffpunkte für die Fibrillen.

Eine Entscheidung zwischen den beiden Theorien ist noch nicht gefallen; man hat zu bedenken, daß die nervöse Natur der Fibrillen noch nicht sicher bewiesen ist. Sollte dieser Nachweis gebracht werden, so müßte man dennoch annehmen, daß die Neurofibrillen in den Zentralorganen andere funktionelle Eigenschaften haben als in den peripheren Nervenfasern.

Wir besprechen nun zuerst die wesentlichen Leistungen, welche allen nervösen Zentralorganen zukommen, ehe spezielle Funktionen betrachtet werden.

II. Psychische Beziehungen der Zentralorgane.

Die Zentralorgane werden vielfach auch als Seelenorgane bezeichnet. Welche Beziehungen etwa zwischen Organ und psychischem Vorgang bestehen könnten, entzieht sich unserer Vorstellung. Sobald Bewußtsein und Wille in Frage kommen, schwindet die Möglichkeit einer mechanischen Analyse.

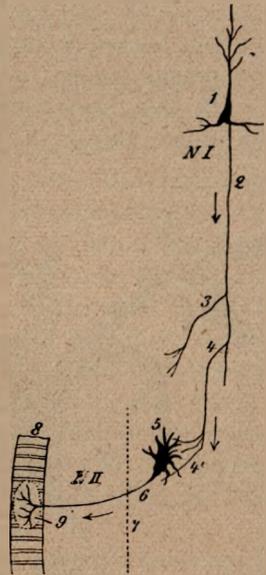


Abb. 94.

NI motorisches Neuron I. Ordnung, NII zweiter Ordnung. 1 Zellkörper des ersteren, 2 sein Neurit, 3 und 4 Kollaterale des Neuriten 2, 5 Zellkörper des Neurons II. Ordnung, 6 sein Neurit, 7 Grenze des Rückenmarkes, 8 gestreifte Muskelfaser, 9 motorische Endplatte.

(Nach Rauber-Kopsch.)

III. Reflexerscheinungen.

1. Begriff des Reflexes.

Reflex nennt man einen Vorgang, bei welchem die Reizung einer afferenten (sensiblen) Nervenfasern unmittelbar ohne Zutun des Willens eine Tätigkeit efferenter (motorischer) Fasern erzeugt. Je nach der Art der auf diese Weise erregten efferenten Fasern spricht man von Reflexbewegung, wenn motorische Nerven erregt werden, von Reflexabsonderung bei Erregung sekretorischer Nerven, von reflektorischer Entladung, wenn die elektrischen Nerven in Tätigkeit versetzt werden; ist das Resultat der Reizung ein Hemmungsvorgang, so bezeichnet man ihn als reflektorische Hemmung.

In den Nervenstämmen geht die Erregung nicht von einer Faser auf die andere über (s. S. 12), der Übergang von der afferenten auf die efferente Faser ist also an ein Mittelglied gebunden, das Reflexzentrum. Der ganze Komplex: afferente Nervenfasern, Reflexzentrum, efferente Fasern wird als Reflexbogen bezeichnet. Seine anatomische Integrität ist die Vorbedingung für das Zustandekommen des Reflexes.

Für die Charakterisierung des Reflexes ist unerlässlich der Nachweis, daß die Bewegung ohne Zutun des Willens entstanden ist. Natürlich kann der auslösende Reiz zum Bewußtsein kommen, ebenso wie die Bewegungsreaktion, doch ist dies nicht erforderlich.

Reflexe können durch alle diejenigen Teile des Zentralnervensystems vermittelt werden, in denen die Möglichkeit gegeben ist, daß die Erregung einer afferenten Faser auf eine efferente übertragen wird, d. h. also lediglich durch die graue Substanz. Nach dem Sitze des Reflexzentrums unterscheidet man daher spinale oder Rückenmark-Reflexe, bulbäre oder Kopf-

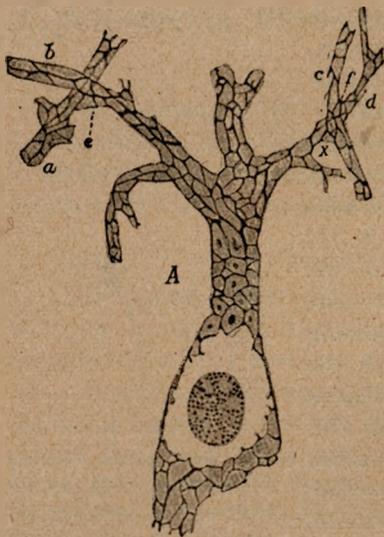


Abb. 95.

Inneres Golginetz. Eine Zelle des Nucleus dentatus vom Hund.
(Nach Bethe.)

mark-Reflexe, subkortikale Reflexe und kortikale oder Hirnrinden-Reflexe.

Man kann Reflexe an Tieren und Menschen beobachten. Besonders gut eignen sich dazu enthirnte Tiere, wie der großhirnlose Frosch. An ihm kann man nahezu alle Reaktionen auf Reiz auslösen, welche das normale Tier zeigt: Anziehen der hinteren Extremität bei Streckung derselben, Sprung bei starker Reizung der Haut, Abwischen eines Säuretropfens (Wischreflex); aber auch das unversehrte Tier zeigt eine Reihe von reflektorischen Bewegungen, so den Umdrehreflex, wenn man den Frosch auf den Rücken legt. Bei Berührung der Kornea wird das Auge zurückgezogen und das Lid geschlossen (Kornealreflex). Dreht man die Unterlage um eine Achse, welche vertikal durch den Frosch hindurchgeht, so dreht das Tier den Kopf gegen die Drehrichtung, bei schneller Rotation dreht sich das ganze Tier um eine vertikale Achse ent-

gegen der Drehrichtung (Kompaßreflex). Der schlafende Mensch, besonders das Kind, ist ebenfalls ein geeignetes Objekt zum Beobachten von Reflexen. Jederzeit leicht herzurichten ist der sogenannte spinale Hund, ein Tier, dem das Rückenmark vom Hirn abgetrennt worden ist.

Zur Veranschaulichung des Reflexbegriffes mögen die folgenden Beispiele von Reflexbewegungen des Menschen dienen: Der Lidschluß bei Berührung des Auges (afferente Bahn: Nn. ciliares trigemini, efferente Bahn: Orbikularisäste des N. facialis); Husten bei Reizung der Kehlkopfschleimhaut (N. laryngeus sup. vagi — Nn. thoracici und lumbales); Niesen bei Reizung der Nasenschleimhaut; Streckung des Beines im Kniegelenk beim Beklopfen der Patellarsehne, (Patellarreflex oder Kniephänomen); Anziehen des Beines und Krümmung der Zehen beim Streicheln der Fußsohle (Plantarreflex). In allen diesen Fällen handelt es sich um Reflexe an quergestreiften Muskeln, die auch vom Willen in Tätigkeit gesetzt werden können. Unwillkürliche Muskeln sind bei folgenden Reflexbewegungen beteiligt: Zusammenziehung der Pupille bei Lichteinfall ins Auge (Reflex vom N. opticus auf den den M. sphincter iridis innervierenden Zweig des N. oculomotorius); Blutdruckerhöhung bei Reizung der Haut (sensible Hautnerven — vasomotorische Nerven); Erektion der Brustwarze beim Streichen der Areola. Zuweilen sind bei einem Reflex willkürliche und dem Willen entzogene Muskeln zugleich beteiligt: Lidschluß und Pupillenverengerung bei starker Belichtung des Auges; Zittern und „Gänsehaut“ (Musc. arrectores pilorum) bei Abkühlung der Haut. Manche aus quergestreiften Fasern bestehende Muskeln, wie der Kremaster und der Tensor tympani, lassen sich reflektorisch, in der Regel aber nicht willkürlich zur Zusammenziehung bringen.

Sekretorische Reflexe sind: Die Tränenabsonderung beim Vorhandensein eines Fremdkörpers im Bindehautsack; die Speichelabsonderung bei chemischer oder mechanischer Reizung der Mundschleimhaut; das Schwitzen bei gewissen Hautreizen u. a. m.

Eine reflektorische Erregung von Hemmungsnerven findet statt bei der Verlangsamung des Herzschlages infolge von Reizung des Darmes (sensible Fasern des Bauchsympathikus — herzhemmende Vagusfasern). Stets erschlafen die Antagonisten derjenigen Muskeln, welche bei einem Reflex in Tätigkeit treten.

Beim Menschen spielen die folgenden Hautreflexe in der Pathologie eine Rolle: der Bauchdeckenreflex und der Kremasterreflex. Ersterer besteht in Kontraktion der Bauchmuskeln beim Streichen der Bauchdecken mit einem stumpfen Instrument. Der Kremasterreflex besteht in einer Hebung der Hoden infolge des Streichens der Innenseite des Oberschenkels.

Ebenfalls für die Pathologie Bedeutung haben die sogenannten „tiefen Reflexe“. Hierunter versteht man Reaktionsbewegungen, welche durch Reizung unter der Haut liegender Gebilde wie Knochen, Sehnen, erzeugt werden. Hierher gehören die Muskelbewegungen, welche auftreten in den zugehörigen Muskeln beim Beklopfen der Patellarsehne, der Achillessehne u. a. Ebenso beobachtet man Muskelbewegungen beim Beklopfen von Knochen wie Kinn, Tibia u. a.

Wie oben bereits angedeutet, lassen sich Reflexe des Rückenmarkes besonders leicht an Tieren mit isoliertem Rückenmarke auslösen. Für den

Menschen trifft das in der Regel nicht zu. Durchtrennungen des Rückenmarkes heben die Reflexerregbarkeit des distalen Rückenmarkstückes stets vorübergehend, häufig aber dauernd auf. Die Ursache für dieses Verhalten ist nicht aufgeklärt. Vielleicht spielen hier Vorgänge eine Rolle, wie sie den als Schock oder Diaschisis bezeichneten Fernwirkungen im Nervensystem zugrunde liegen.

2. Reflexreize.

Die zur Hervorrufung eines Reflexes anzuwendenden Reize sind einmal die adäquaten Reize für die sensiblen Organe. Beim Frosche wendet man für die Reizung der Haut mechanische (Druck, Zug), chemische (Säuren), thermische (Temperaturen über 47° C) und elektrische Reize (Induktionsströme) an. Nur plötzlich wirkende Reize lösen Reflexe aus. Beim Menschen verwendet man vorwiegend mechanische Reize. Für die übrigen sensorischen Organe sind die entsprechenden adäquaten Reize anzuwenden.

Auch durch künstliche Reizung eines afferenten Nerven kann man Reflexe auslösen, doch gelingt die Auslösung von Reflexen nur durch sehr starke Reize. Dagegen können bei periodischer Reizung Reihen von Reizen, deren jeder einzelne unwirksam wäre, eine Reflexbewegung auslösen. Man nimmt an, daß die Ganglienzellen die Reize summieren und erst in Tätigkeit geraten, wenn die Reizsumme einen bestimmten Wert erreicht hat.

Die Leitung im Reflexbogen ist nur in einer Richtung möglich: Irreziprozität der Reflexleitung. Stets fließt der Erregungsvorgang von einer sensorischen Nervenfasern auf eine motorische, niemals in umgekehrter Richtung. Da die Nerven, wie S. 12 ausgeführt ist, ein doppelsinniges Leistungsvermögen haben, muß der Grund für diese Erscheinung in den Zentralorganen liegen, vermutlich in den Ganglienzellen.

Die Erregungen, mit denen das Zentralorgan auf den Reflexreiz antwortet, sind ebenso wie bei den willkürlichen Reizen, nicht einfacher, sondern rhythmischer Natur. Wie S. 41 ausgeführt, besteht die zentrale Rhythmik aus 80 bis 180 Impulsen in der Sekunde.

3. Refraktärzeit.

Wie allen reizbaren Gebilden wird auch den Reflexapparaten eine Refraktärzeit (s. S. 7) zugeschrieben. So ist der reflektorische Lidschlag auf optische Reize hin nur in Intervallen auslösbar, die nicht kürzer als 0,5 bis 1 Sekunde sind. Ähnlich verhält sich der Schluckreflex und manche anderen Reflexe. Erfahrungen bei der Reizung der Ganglienzellen der Hirnrinde, deren Refraktärzeit 0,1 Sekunden beträgt, weisen darauf hin, daß die Refraktärzeit der Reflexe in den Ganglienzellen ihre Ursache hat.

4. Ausbreitung der Reflexbewegung.

Von jeder afferenten Faser aus können sämtliche Bewegungsnerven in Tätigkeit versetzt werden. Das tritt aber unter normalen Bedingungen niemals ein. Durch Vergiftung mit Strychnin kann man es erzeugen. Danach löst jeder sensible Reiz einen Tetanus aller Körpermuskeln aus. Die Ursache dieser Krämpfe liegt im Rückenmark, denn auch das enthirnte Tier zeigt sie. Nach Kokainisierung der Haut oder nach Resektion der sensiblen Rückenmarkswurzeln treten die Krämpfe nicht auf. Es handelt sich also um Reflexkrämpfe.

Für gewöhnlich ist die reflektorische Bewegung auf gewisse Muskelgruppen beschränkt. Wovon der Grad ihrer Ausbreitung abhängt, läßt sich nicht vollkommen übersehen. Sicher spielt dabei die Stärke und Dauer des Reizes eine Rolle. Durch Übung werden gewisse Formen der Reaktion durch „Einschleifen“ gewisser Bahnen bevorzugt. Gesetze für die Ausbreitung der Reflexe lassen sich nicht geben, höchstens einige Gesichtspunkte.

Schwache Reize lösen in der Regel nur in dem gereizten Gliede eine Reaktion aus, bei starken Reizen breitet sie sich in dem gereizten Gliede weiter aus, danach auf andere Glieder der gereizten Körperseite, endlich auf die andere Körperseite. Reizt man z. B. bei einem Frosche nach hoher Rückenmarksdurchschneidung eine Zehe des linken Hinterfußes, so entsteht bei schwachem Druck nur eine Beugung dieser Zehe, bei Verstärkung des Reizes beugen sich auch die anderen Zehen und schließlich der ganze Fuß, weitere Verstärkung erzeugt Beugung des Unterschenkels, schließlich Beugung des Oberschenkels. Zunehmende Verstärkung des Reizes erzeugt Bewegung auch des linken Vorderbeines, dann des rechten Vorderbeines, endlich auch des rechten Hinterbeines. Diese Erscheinungsweise gilt jedoch nicht für alle Tiere, es kommt auch vor (Schildkröte), daß das Hinterbein der anderen Seite vor dem Vorderbein der gleichen in Tätigkeit tritt.

Analog der Verstärkung eines Reizes wirkt Wiederholung des gleichen eben wirksamen, ja sogar eines unterschwelligeren Reizes: Summation der Reflexreize. So führt eine Reihe mechanischer Reizungen des Penis schließlich zu der Kette motorischer Prozesse, welche die Ejakulation des Samens bewirken.

5. Bilateral-symmetrische Reflexe.

Einige Reflexe treten stets auf beiden Körperseiten bei Reizung der einen ein. Hierher gehört beim Menschen Lidschluß bei Berührung und starker Belichtung des Auges, die konsensuelle Verengung der beiden Pupillen bei einseitiger Belichtung (s. S. 386) u. a.

6. Gekreuzte Reflexe.

Es kommt auch vor, daß die reflektorische Bewegung auf der dem Reizort gegenüberliegenden Seite erscheint. So tritt beim Frosche eine Bewegung des rechten Hinterbeines ein, wenn man ihn bei schlaff herabhängenden Hinterbeinen mit dem Nagel über die Gegend des Auges oder Trommelfelles der linken Seite streicht. Bei Traggängern (Hund, Ziege, Triton) ruft sanfte Reizung eines Beines Bewegung in der diagonal gegenüberliegenden Extremität hervor (Trabreflex), bei Tieren, deren Hinterbeine gleichzeitig bewegt werden (Kaninchen, Frosch) dagegen nicht.

7. Fakultative Reflexe.

Vielfach ist die Stellung eines Gliedes für die Art der reflektorischen Bewegung maßgebend. Beim Hunde, dessen Rückenmark in der Gegend des achten oder zwölften Brustwirbels durchschnitten ist, erzeugt Aufwärtsdrücken der Zehen bei gestrecktem Beine Beugung, bei gebeugtem Streckung (Reflexumkehr). Auf dem Ablauf derartiger Reflexbewegungen beruhen die Lokomotionsbewegungen. Ein Beispiel möge dies verständlich machen.

Kräftige Reizung eines Fußes beim spinalen Hunde erzeugt Beugung seines Beines, dagegen Streckung des Beines der anderen Seite (gekreuzter Streckreflex); leichter Druck gegen die Fußsohle erzeugt dagegen Streckung des Beines (direkter Streckreflex) und Beugung des Beines der Gegenseite (gekreuzter Beugereflex). Auf diesem Antagonismus können sich Bewegungskoordinationen aufbauen. So macht der spinale Hund, wenn man ihn an den Vorderbeinen hält, mit den Hinterbeinen alternierende Streck- und Beugebewegungen (*Freusbergsches Phänomen*).

8. Bedingte Reflexe.

Es ist auch möglich, reflektorische Bewegungen neu auszubilden. So tritt beim Hunde Speichelabsonderung ein, wenn ihm Futter ins Maul gegeben wird. Wird jedesmal bei der Fütterung ein Ton von bestimmter Höhe angegeben, so tritt die Speichelsekretion schließlich auch ohne Fütterung lediglich auf den Schallreiz hin ein. Solche Reflexe nennt man bedingte Reflexe. Sie sind nicht von langem Bestand.

Auch die Bewegungen des Gehens und Stehens sind erlernte Reflexe, ja weit komplexere Handlungen werden im Laufe des Lebens aus bewußten Handlungen zu Reflexen.

9. Physiologische Bedeutung der Reflexe.

Die Reflexe dienen der Erhaltung des Individuums. Durch sie werden Schädigungen des Körpers abgewehrt, günstige Einflüsse ausgenützt. Daher ändert sich oft die Reaktion mit der Stärke des Reizes, ferner mit dem Orte des Körpers, der gereizt wird, sowie mit der Reizart, die einen Teil des Körpers trifft. Auch verschiedene Tiere reagieren verschieden, Wassertiere anders als Landtiere.

Man kann folgende Reflexarten unterscheiden: 1. Schutzreflexe, das sind Bewegungen des Körpers oder seiner Teile zur Vermeidung oder Beseitigung von Schädlichkeiten, auch der Hustenreflex, der Lid- und Pupillenreflex gehören hierher, ferner die Tränenabsonderung und die Absonderung giftiger Drüsenäfte. 2. Austreibungs- und Fortbeförderungsreflexe wie Schluckreflex, Peristaltik des Darmes, des Ureters, Kotentleerung und Harnentleerung, Ausstoßung der Frucht aus dem Uterus. 3. Regulatorische Reflexe, wie Blutgefäßreflexe, Atemreflexe. 4. Annäherungsreflexe. Hierher gehört z. B. die Umfassung der Brustwarze durch den Säugling. 5. Sekretorische Reflexe, wie die Absonderung mancher Verdauungssäfte.

Alle diese Reflexe haben den Charakter des Zweckmäßigen, sie sind deshalb als geordnete Reflexe bezeichnet worden im Gegensatz zu ungeordneten Reflexen, zu denen die Reflexkrämpfe gehören (s. S. 154). Bei allen Reflexen wirken stets dieselben Muskelgruppen zusammen wie bei den mit Bewußtsein ausgeführten Bewegungen.

10. Die Reflexzeit.

Als Reflexzeit bezeichnet man das Intervall zwischen Reizmoment und Beginn der Bewegung. Diese Zeit ist erheblich größer als die für die Leistung im sensiblen und motorischen Nerven nötige Zeit. Für die Reaktion auf der gleichen Körperseite ist sie geringer als für die Reaktion auf der gekreuzten.

Die Zahlenangaben sind sehr schwankend. Für den Frosch beträgt die Reflexzeit 0,008—0,015, bei der Schildkröte 0,05—0,08, beim Menschen und Säugtieren 0,02—0,2 Sekunden für Skelettmuskeln. Die Zeiten schwanken am gleichen Muskel sowie mit der Reizart und der Tierart. Der zentrale Vorgang beansprucht den größten Teil der Zeit beim Blinzelreflex von 0,0662 Sekunden etwa 0,0555 Sekunden. Reflexe auf die glatte Muskulatur dauern beträchtlich länger: Pupillenverengung auf Lichteinfall 0,4 Sekunden, vasomotorische Reflexe 3—4 Sekunden.

11. Reflexhemmung.

Diejenigen reflektorischen Bewegungen, welche willkürlich erzeugt werden können, können auch durch den Willen unterdrückt werden. Die Hemmung geht von der Hirnrinde, den subkortikalen Zentren oder dem Rückenmark aus. Nach Abtragung der Hirnrinde treten viele Reflexe, die am normalen Tier vorhanden sein aber auch fehlen können, mit maschinenmäßiger Regelmäßigkeit auf. Hierher gehören z. B. am Frosche der Quakreflex, bei Hunden der Kratzreflex: Kratzen mit der gleichseitigen Hinterpfote beim Krauen der seitlichen Bauchhaut.

Durch Reizung sensibler Nerven können ebenfalls Reflexe gehemmt werden. Diese Wirkung erstreckt sich auch auf solche Reflexe, deren Hemmung willkürlich nicht möglich ist. So hemmt Hautreizung den Erfolg des *Goltzschen* Klopfversuches (s. S. 95).

Die Erklärung dieser Erscheinungen ist zu verschiedenen Zeiten dem Stande der Forschung entsprechend verschieden ausgefallen. Früher hat man besondere Hemmungszentren angenommen, heute neigt man der Meinung zu, daß sensorische Reize reflexhemmend wirken können. Da das Gehirn den Einstrahlungsort zahlreicher Sinneserregungen bildet, so wäre es verständlich, daß von hier aus am ehesten Hemmungen ausgehen. Zur Stütze der Anschauung wird angeführt, daß blinde oder im Dunkeln gehaltene Frösche in ihren Reflexen enthirnten Tieren gleichen. Ein wirkliches Verständnis für die Erscheinung der Reflexhemmung haben wir zurzeit nicht.

12. Bahnung der Reflexe.

Dieselben Reize, welche die Reflexe hemmen, können sie fördern. Wovon die eine oder die andere Wirkung abhängt, läßt sich nicht sagen. Man kann z. B. subminimale Reflexreize durch gleichzeitige Hirnrindenreizung wirksam machen.

13. Antagonistische Innervation.

Stets tritt bei reflektorischer Aktion einer Muskelgruppe gleichzeitig eine Erschlaffung der Antagonisten ein. Die Art der Bewegung ist also hierin analog der willkürlichen. Die Erscheinung der antagonistischen Hemmung zeigt sich auch, wenn der auslösende Reiz an den Agonisten angreift. So erschläfft bei elektrischer Reizung des Bizeps brachii beim Menschen die Streckmuskulatur des Armes. Offenbar liegt der auslösende Reiz in nervösen Elementen, die durch die Bizepskontraktion erregt werden. Solche Reize nennt man nach *Sherrington* propriozeptive Reize.

14. Anatomische Grundlage für die Reflexbewegungen.

In früherer Zeit dachte man sich die Reflexbewegung dadurch entstanden, daß eine sensible Nervenfasern ihre Erregung einer Ganglienzelle zuleitet und

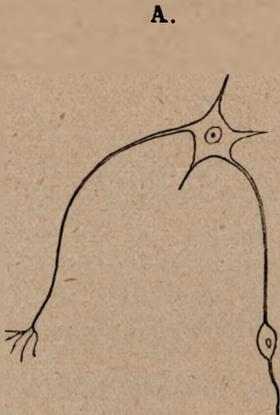


Abb. 96.
Anatomische Deutung der
Reflexe.
Schema von *R. Wagner*.



Abb. 97.
Anatomische Deutung der
Reflexe.
Schema von *Gerlach*.

daß von dieser eine motorische Nervenfasern den Muskel in Aktion setzt (siehe Abb. 96).

Später wurde angenommen, daß die graue Substanz aus einem feinen Netzwerk von Fasern besteht (*Gerlachsches Fasernetz*). Dieses wird gebildet von den efferenten Nerven, die sich in dem Netzwerk auflösen, und den Dendriten der motorischen Ganglienzellen (s. Abb. 97). Nach dieser Vorstellung ist jede afferente Fasern zu allen motorischen Zellen in Beziehung gesetzt. Ähnliche Verbindungsmöglichkeiten gibt auch die Fibrillentheorie (s. o.).

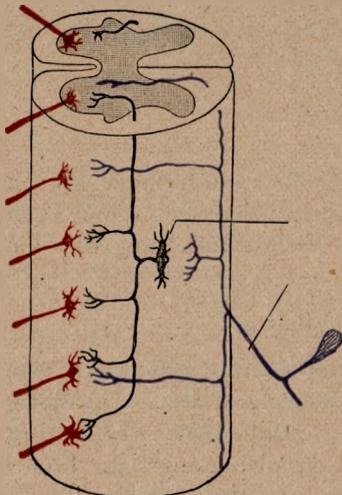


Abb. 98.
Schema des Reflexbogens im
Rückenmark.
(Nach *Henle-Merkel*.)

Aus der Neuronentheorie hat sich das Schema der Abb. 98 entwickelt. Die afferente Fasern (blau) teilt sich im Zentralorgan in einen aufsteigenden und einen absteigenden Ast. Beide entsenden Kollaterale zu den motorischen Vorderhornzellen (rot). Andere Kollaterale treten zu den Schaltzellen (schwarz), von denen ein Neurit ausgeht, der mit zahlreichen Kollateralen zu motorischen Zellen tritt.

Ob die letztere Anschauungsweise zutrifft oder ein Analogon des in Abb. 97 skizzierten, ist nicht entschieden. Jedenfalls spielen sich in der grauen Substanz Prozesse ab, welche

von dem Leitungsvorgang im Nerven zu unterscheiden sind. Im Nerven ist der Leitungsvorgang doppelsinnig (s. S. 112), im Reflexbogen erfolgt die Leitung nur von der afferenten zur efferenten Faser, niemals umgekehrt.

Daß es auch Reflexe gibt, die ohne Einwirkung von Ganglienzellen zustande kommen, hat *Bethe* am Taschenkrebs gezeigt. Hier kann man die Ganglienzellen vom Reflexbogen abtrennen, ohne Schaden für den Reflex.

IV. Automatie.

Automatische Bewegungserscheinungen sind solche, die weder durch psychische Einwirkungen noch durch zentripetale Nerven ausgelöst werden. Sie erfolgen auf Grund innerer Reize. Für die höheren Wirbeltiere kommen allein die Atembewegungen in Betracht. Sie werden durch die automatische Tätigkeit des sogenannten Atemzentrums beherrscht (vgl. S. 147).

V. Trophische Bedeutung der Zentralorgane.

Es ist seit langem bekannt, daß nach Durchschneidung eines Nerven das distale Ende seine Reizbarkeit verliert, das proximale dagegen nicht. Die anatomische Untersuchung des distalen Stumpfes eines durchschnittenen gemischten Nerven zeigt, daß alle Fasern hochgradige Veränderungen durchmachen, die man als Degeneration bezeichnet. Durchschneidet man die Rückenmarkswurzeln, von denen die vorderen motorische, die hinteren sensible Fasern

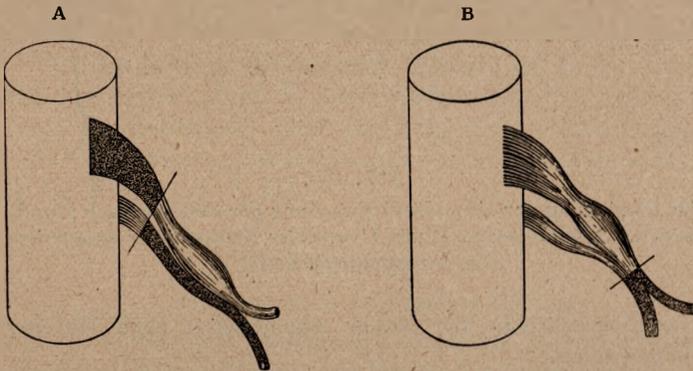


Abb. 99.

Das *Waller'sche* Gesetz. In beiden Bildern ist die Schnittführung ersichtlich. Die degenerierenden Abschnitte der spinalen Wurzeln dunkel punktiert. (Nach *Bernard*.)

enthalten, einmal zentral vom Spinalganglion (Abb. 99, A), ein zweites Mal peripher davon (Abb. 99, B), so degeneriert im letzten Falle der distale Nervenabschnitt, der proximale bleibt intakt: im ersten Falle degeneriert bei der vorderen zentrifugalen Wurzel der distale Teil, bei der hinteren zentripetalen dagegen der proximale. Man bezeichnet diese Erscheinung als das *Waller'sche* Gesetz. Aus den Beobachtungen ist der Schluß gezogen worden, daß das Rückenmark das trophische Zentrum der motorischen, das Spinalganglion das der sensiblen Nervenfasern enthalte. Die trophischen Zentren werden in den Ganglienzellen erblickt, denn Zerstörung dieser wirkt wie die Durch-

schneidung des Nerven. Im Lichte der Neuronenlehre erscheinen die Resultate, wie es Abb. 100 lehrt.

Das Gesetz hat für alle Neurone Gültigkeit, so zeigt sich nach Querdurchschneidung des Rückenmarkes aufsteigend Degeneration der sensiblen, absteigend Degeneration der motorischen Nerven (sekundäre Degeneration). Worin der trophische Einfluß bestehen könnte, weiß man nicht.

Auch die Erfolgsorgane zentrifugaler Nerven sind von der Unversehrtheit des Neurons abhängig. Daher degenerieren Muskeln, Drüsen, elektrische Organe, Lichtorgane, wenn sie außer Zusammenhang mit der zugehörigen Ganglienzelle gebracht werden.

Auch für die zentripetalen Nerven hat man einen analogen Einfluß der Ganglienzelle nachweisen können.

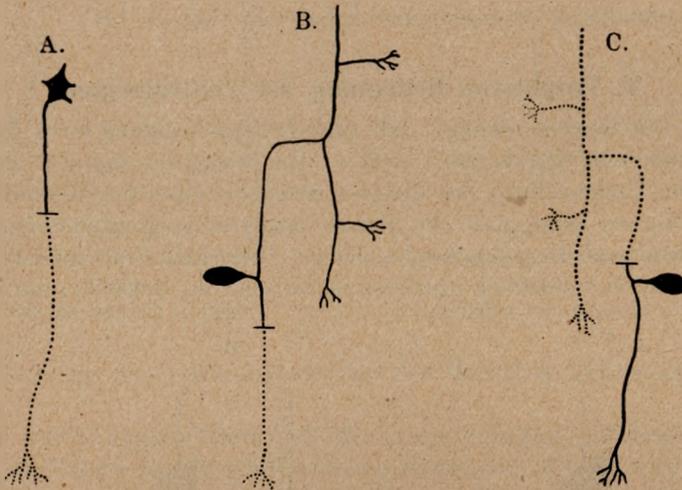


Abb. 100.

Schematische Darstellung der sekundären Entartung der Neurone nach Durchschneidung der Nervenfasern. A motorisches, B und C sensibles Neuron. Der degenerierende Anteil punktiert.

Die Geschmacksorgane der Zunge degenerieren nach Durchschneidung des Glossopharyngeus.

Gänzlich unbeeinflusst bleibt auch die Ganglienzelle mit dem ihr bleibenden Reste des Neuriten nach Durchschneidung ihres Neuriten nicht. Motorische Ganglienzellen gehen teils zugrunde, teils atrophieren sie. Spinalganglienzellen gehen einige Monate nach der Resektion ihres peripheren Neuriten zugrunde. Durchschneidung sensibler Nerven wirkt auch auf Neurone höherer Ordnung ein. So entwickeln sich die Ganglienzellen der *Clarkeschen Säulen* bei jungen Tieren nicht, wenn der N. ischiadicus durchschnitten worden ist. Auch nach Amputation einer Extremität gehen die Nervenfasern und Ganglienzellen, welche dieser Extremität zugehören, schließlich zugrunde. Wir sehen also, daß der gesamte Komplex, Ganglienzelle, Nervenfaser, Endorgan für sein Bestehen in gegenseitiger Abhängigkeit sich befindet, ja daß diese Abhängigkeit auch auf Neurone höherer Ordnungen sich erstreckt, welche in funktionellem Zusammenhang mit dem Neuron erster Ordnung stehen.

Trophische Nerven.

Die Frage, ob Gewebe, welche von sensiblen Nerven versorgt werden, in ihrer Ernährung von der Unversehrtheit dieser Nerven abhängig sind, ist in früherer Zeit bejaht worden. Besonders hat man dies für den N. trigeminus und den N. vagus angenommen. Hierüber siehe S. 166. Ebenso wenig wie für diese Nerven hat sich die Annahme eines trophischen Einflusses des afferenten Nerven auf die Haut nachweisen lassen. Der sogenannte Dekubitus, das Durchliegen, welches häufig bei sensiblen Lähmungen beobachtet wird, hat seinen Grund nicht in dem Wegfall sensibler Nerven, sondern in dem anhaltenden Druck der Körperlast auf dieselbe Hautstelle, durch welchen diese blutleer wird und abstirbt. Unter normalen Bedingungen korrigieren die sensiblen Erregungen die Körperlage, so daß es nicht zu dauernder Druckwirkung kommt. Daß nicht der Nervenausfall die Ursache ist, geht daraus hervor, daß das Dekubitusgeschwür heilt, wenn sein Ort gegen Druck geschützt wird, ferner daraus, daß es nicht entsteht, wenn dieser Schutz von vornherein wirkt.

B. Physiologie des Rückenmarkes und des Kopfmakes.

In der Embryonalanlage ist der Körper und das Zentralnervensystem der Wirbeltiere segmental gebaut; diese Gliederung ist im späteren Leben nur noch an der Segmentierung der Wirbelsäule und dem Ursprung der Nervenwurzeln erkennbar. In funktioneller Beziehung ist jedoch jeder Rückenmarksabschnitt, aus welchem ein Wurzelfaar austritt, ein primäres nervöses Zentrum. Für die motorischen vorderen Wurzeln ist es der Ursprung, für die sensiblen hinteren Wurzeln die erste Endstation. Von jedem derartigen Zentrum wird ein bestimmter Anteil des Körpers motorisch und sensibel innerviert. Dieser Gliederung im Rückenmark entspricht aber keine metamere Gliederung des Körpers (s. S. 162 ff.).

I. Rückenmarksnerven.

1. Magendie-(Bell)sches Gesetz.

Jeder Nerv, welcher dem Rückenmark entstammt, entspringt zwei Wurzeln, einer vorderen und einer hinteren. Die hintere Wurzel tritt durch das Spinal- oder Intervertebralganglion hindurch und vereinigt sich danach mit der vorderen zum Rückenmarksnerven. Von diesen beiden Wurzeln dient die vordere ventrale der motorischen, die hintere dorsale der sensiblen Leitung (Magendie-[Bell)sches Gesetz).

Dieses Gesetz scheint für Warmblüter Gültigkeit zu haben, freilich werden auch hier Ausnahmen angegeben. Für den Frosch dagegen hat man in hinteren Wurzeln motorische Fasern für Ösophagus, Magen, Dünndarm, Rektum und Blase nachweisen können. Das wäre also eine wirkliche Ausnahme.

Eine scheinbare Ausnahme bei Warmblütern bildet die sogenannte rückläufige Sensibilität (*sensibilité recurrente*). Reizung der vorderen Wurzel verursacht Empfindung, bei durchschnittener Wurzel aber nur die Reizung des peripheren Endes. Der sensible Reizeffekt verschwindet nach Durchschneidung der zugehörigen hinteren Wurzel. Er rührt her von sensiblen Fasern, die aus

der hinteren Wurzel in die vordere gelangen und hier eine Strecke weit mit den motorischen Fasern verlaufen.

2. Funktion der Intervertebralganglien.

Über die Bedeutung der Intervertebralganglien ist nicht in allen Punkten Übereinstimmung. Sicher ist, daß sie bei höheren Wirbeltieren der Ursprung der sensiblen Fasern sind. Ihre Nervenzellen besitzen einen Neuriten, der sich in zwei Äste teilt, deren einer in das Rückenmark zieht, während der andere zur Körperperipherie verläuft.

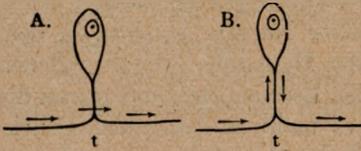


Abb. 101.

Reizleitung im Spinalganglion.

Die Frage, ob die von der Peripherie anlangende Erregung des Nerven auf ihrem Wege zum Rückenmark die Spinalganglienzelle passiert (Abb. 101, B) oder ob sie direkt

aus dem distalen in den proximalen Ast übergeht (Abb. 101, A), wird von der Mehrzahl der Autoren im letzteren Sinne beantwortet.

Sicher ist endlich, daß die Spinalganglien auf beide eben genannten Äste trophischen Einfluß haben. Der vom Ganglion getrennte Faserteil degeneriert (siehe Abb. 100).

II. Segmentierung des Rückenmarkes.

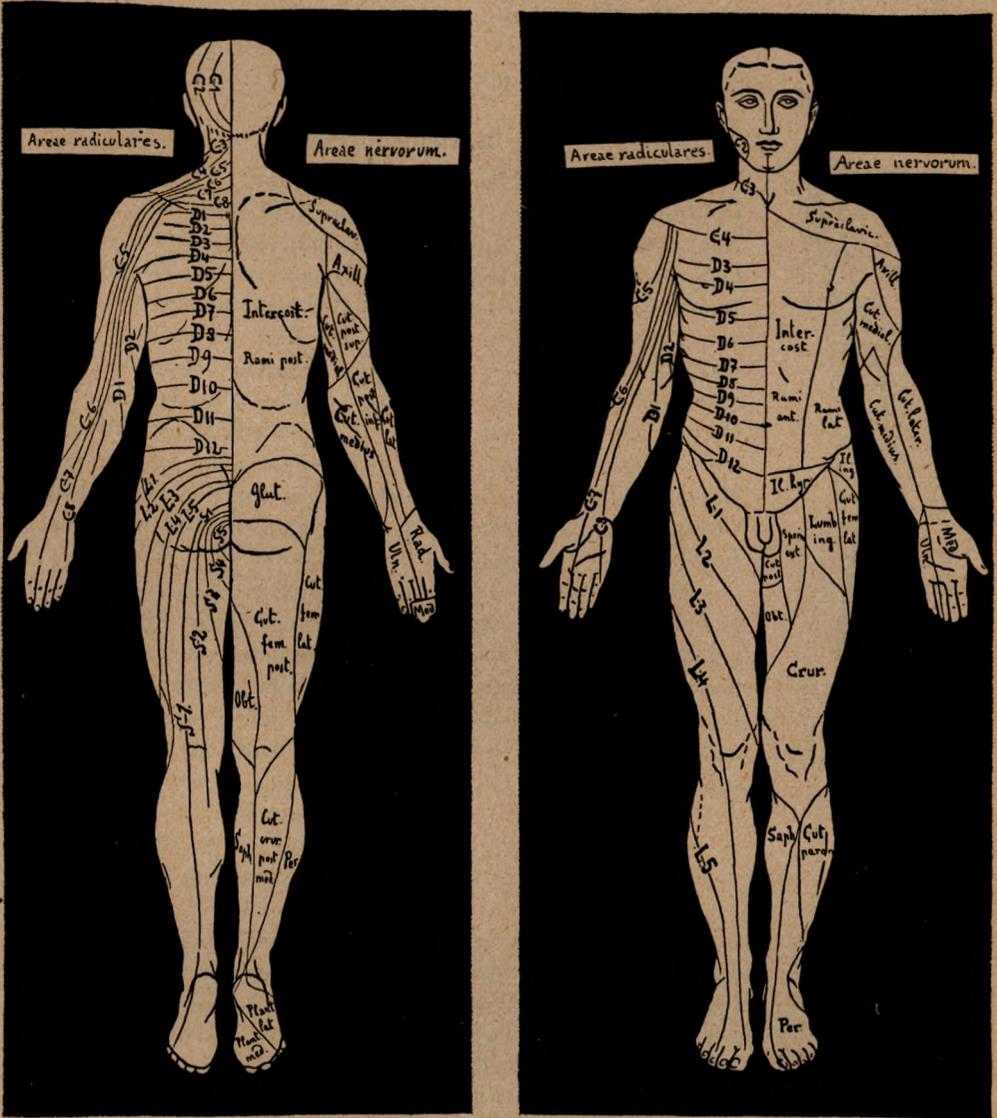
Wie oben S. 161 erwähnt, stellt der Rückenmarksabschnitt, in welchen die sensiblen Wurzeln eintreten und die motorischen austreten, für jedes bilateral symmetrische Wurzelpaar den Ursprung der motorischen und die erste Endstation der sensiblen Fasern dar. So besteht eine Reihe von Rückenmarkssegmenten in physiologischem Sinne.

In Tierversuchen ist gezeigt worden und in pathologischen Beobachtungen am Menschen bestätigt, daß jede sensible Wurzel, so weit sich auch ihre Fasern in den Nervenstämmen voneinander entfernen mögen, ein zusammenhängendes Hautgebiet versorgt (Wurzelzone oder Wurzelareal). Die Versorgungsgebiete der einzelnen Wurzeln überdecken sich dabei vielfach, so daß jeder Hautbezirk doppelt, ja vielfach dreifach versorgt ist. Über diese Versorgungsgebiete gibt Abb. 102 Aufschluß, in welcher auf einer Seite zum Vergleich die Innervationsgebiete der peripheren Nerven dargestellt sind. Die Lage der Segmente zur Wirbelsäule erläutert Abb. 103.

Auch für die Muskulatur gilt dasselbe wie für die sensiblen Organe. Jede vordere Wurzel versorgt ein bestimmtes Muskelgebiet. Ihre Durchschneidung lähmt aber die versorgten Muskeln nicht vollständig. Der Grund liegt darin, daß die betreffenden Muskeln auch von anderen Rückenmarkssegmenten motorische Fasern erhalten. Über die Versorgung der Muskulatur durch die einzelnen Rückenmarkssegmente gibt die umstehende Tabelle Aufschluß.

Man kann diese Tabelle zur Lokalisation der Höhenlage der motorischen Zentren im Rückenmarke benutzen; denn alle Vorderwurzelfasern gelangen ohne Umweg direkt zu ihren Ursprungszellen im Vorderhorn. Ja auch auf dem Rückenmarksquerschnitt ist es vielfach gelungen, die Zentren für die einzelnen Muskeln zu lokalisieren.

Für die Pathologie haben die Tatsachen, welche in diesem Abschnitt entwickelt worden sind, die größte Bedeutung; denn sie ermöglichen die Entschei-



Rückseite.

Vorderseite.

Abb. 102.

Innervation der Haut nach den Rückenmarkssegmenten. (Nach Bing.)

dung, ob eine Lähmung in den peripheren Nerven oder im Bereiche des Rückenmarkes ihren Sitz hat.

Auch eine ganze Reihe segmentaler Reflexzentra hat man im Rückenmark lokalisieren können. So liegt das Zentrum für den Bauchdeckenreflex (s. S. 153) im Bereiche des achten bis zwölften Dorsalsegmentes, für den Kre-

masterreflex im ersten bis zweiten, für das Kniephänomen im zweiten bis vierten Lumbalsegment, für den Achillessehnenreflex im fünften Lumbal- bis zweiten Sakralsegment, für den Plantarreflex im ersten bis zweiten Sakralsegment. Über die Zentra für die Pupillenerweiterung, Centrum ciliospinale, die Zentren für die Darm-, Blasen- und Genitalapparatbewegungen siehe die betreffenden Kapitel.

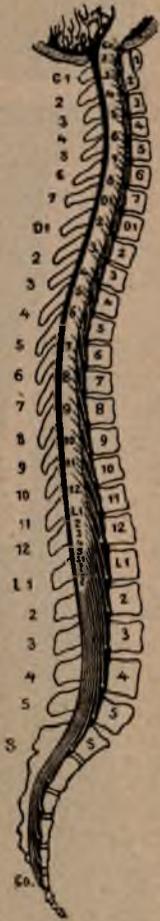


Abb. 103.

Lage der einzelnen Rückenmarksegmente zur Wirbelsäule. (Nach Gowers.)

III. Gehirnnerven.

Die Gehirnnerven entstammen mit Ausnahme des Olfaktorius und des Optikus dem Kopfmarke oder seiner Nachbarschaft. Ihr Ursprung im Kopfmark geschieht ähnlich dem der Rückenmarksnerven. Alle motorischen Fasern sind Neuriten ihrer Nervenkerne; darunter versteht man Gruppen von Ganglienzellen, aus denen der Nerv entspringt. Die sensiblen Fasern stammen aus den Kopfnervenganglien, die also Analoga der Spinalganglien sind. Die motorischen Nerven gleichen daher Vorderwurzeln, die sensiblen Hinterwurzeln des Rückenmarkes. Die Nervenkerne der motorischen Nerven bestehen also aus Ganglienzellen von Neuronen erster Ordnung, die sensiblen Kerne aus Ganglienzellen von Neuronen zweiter Ordnung.

Okulomotorius, Trochlearis, Abduzens, Fazialis, Hypoglossus haben rein motorischen Ursprung, Olfaktorius, Optikus¹⁾, Akustikus rein sensiblen. Trigeminus, Glossopharyngeus, Vago-Akzessorius sind sensibler und motorischer Herkunft und haben dementsprechend je einen sensiblen und motorischen Kern. Der N. intermedius wird vielfach als sensible Fazialiswurzel (Ursprung im Gangl. geniculi) aufgefaßt.

I. N. olfactorius. S. Geruchssinn.

II. N. opticus.¹⁾ S. Gesichtssinn.

III. N. oculomotorius. S. Gesichtssinn.

IV. N. trochlearis. S. Gesichtssinn.

V. N. trigeminus. Die motorischen Fasern versorgen die Kaumuskeln (Temporalis, Masseter, Mylohyoideus, beide Pterygoidei), den Tensor tympani und den Tensor palati molli sowie den vorderen Bauch des Digastrikus. Ferner verlaufen in ihnen vasomotorische Fasern für Konjunktiva und Auge, welche sympathischen Ursprunges sind, sekretorische Fasern für die Schweißdrüsen des Gesichtes, der Tränendrüsen und der Speicheldrüsen.

Seine sensiblen Fasern versorgen den ganzen Kopf mit Ausnahme der vom Vago und Glossopharyngeus innervierten Teile des Schlundes, Gaumens und der Zungenwurzel, der vom R. auricul. vagi versorgten Tuba Eustachii, der Paukenhöhle, eines Teiles des Gehörganges und

¹⁾ Der N. opticus ist ein Gehirnteil. In der Aufzählung sind daher unter Optikus die Anteile der Retina zu verstehen, welche den sensorischen Wurzeln homolog sind.

Cerv. I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.	XII.	Lumb. I.	II.	III.	IV.	V.	Sacr. I.	II.	III.	IV.	V.
Lange u. kurze Muskeln des Nackens, Muskeln der Wirbelsäule. Lange Muskeln der Wirbelsäule																					
Splenius capitis Splenius cervicis																					
Longus capitis Longus colli																					
Alle kleinen Muskeln Scalenus medius																					
Muskeln Scalenus anterior																					
zwischen Scalenus posterior																					
Wirbelsäule . Scalenus minimus																					
Kinn- Pectoralis major.																					
Zungen- Pectoralis minor.																					
bein- Interkostalmuskulatur.																					
muskulatur.																					

Sphinkteren
Damm

Levator scapulae	Kleine Beckenmuskeln
Rhomboidei	Adductores femoris
Subclavius	Musc. pectineus
Supra-infraspinatus	Musc. sartorius
Subscapularis	Musc. vasti fem.
Teres major et minor	Patellar- reflex
Serratus anterior	Musc. rectus femoris.
Deltoides	Obturator
Brachialis	Tensor fasciae
Biceps brachii	Musculi Glutaei
Triceps	Alle Muskeln hinten am Oberschenkel
Coracobrachialis	Wadenmuskulatur
Supinator brevis	Alle Muskeln vorn am Unterschenkel
et longus	Kleine Muskeln des Fußes
Brachio-radialis	
Pronator teres	
Lange	
Strecke und Beuge	
der Hand und der	
Finger	
Flexor carpi ulnaris	
Muskeln des Klein-	
fingerballens	
Lumbricales	
Interossei	

Segmentinnervation der Muskulatur.

Die Reflexe sind in den gleichen Segmenten wie die betreffenden Muskeln lokalisiert.

Extremitäten

der Ohrmuschel, endlich des von den Zervikalnerven versorgten Hinterhauptteiles.

Früher hat man dem Trigeninus trophische Fasern zugeschrieben, weil nach Durchschneidung desselben beim Kaninchen das Auge der entsprechenden Körperseite einer Vereiterung anheimfällt. Später ist gezeigt worden, daß diese Folge der Durchschneidung ihre Ursache in der Lähmung der Sensibilität hat und ausbleibt, wenn das Auge durch eine Schutzbrille oder durch Vorwächen des empfindenden Ohres geschützt wird. Auch tritt diese Entzündung beim Menschen nach Ausrottung des *Gasserschen* Ganglions nicht ein. Die Annahme trophischer Fasern ist also hinfällig.

VI. N. abducens. S. Gesichtssinn.

VII. N. facialis hat seine Hauptbedeutung als mimischer Nerv durch die Innervation der gesamten Gesichtsmuskulatur. Die isolierte Kontraktion einiger Muskeln gibt dem Gesicht durch die entstehenden Faltungen der Haut einen charakteristischen Ausdruck. Ausdruck der Freude: M. zygomaticus maj., der Traurigkeit: M. triangularis menti, des Leidens: M. supra-ciliaris. Kombinierte Aktion vieler Muskeln bewirkt die ganze Mannigfaltigkeit des Mienenspieles. Außerdem enthält der Nerv motorische Fasern für den Stylohyoideus und den hinteren Bauch des Digastrikus sowie für den Stapedius.

Außer den motorischen Fasern enthält der Fazialis in der Chorda tympani verlaufende sekretorische Fasern für die Glandula submaxil-

laris und sublingualis und die Drüsen des weichen Gaumens, gefäßerweiternde für diese Drüsen sowie für den vorderen Zungenteil, Geschmacksfasern und sensible Fasern für dieselbe Gegend, also zentripetale Fasern. Diese Fasern stammen aus dem N. intermedius. In den Verlauf des sekretorischen Nerven sind Ganglien eingeschaltet, die in den Drüsen liegen.

VIII. N. acusticus. Die Funktion des R. cochlearis s. Gehörsinn, des R. vestibularis (s. S. 175ff.).

IX. N. glossopharyngeus. Er enthält motorische Fasern für den Levator palati mollis, Azygos uvulae, Constrictor faucium medius und Stylopharyngeus. Der Nerv führt Absonderungsfasern für die Parotis. Sie gelangen zu dieser Drüse auf dem Wege: N. Jacobsonii, N. petrosus sup. min., Ganglion oticum, N. auriculotemporalis. Alle übrigen Fasern sind zentripetal: Ge-

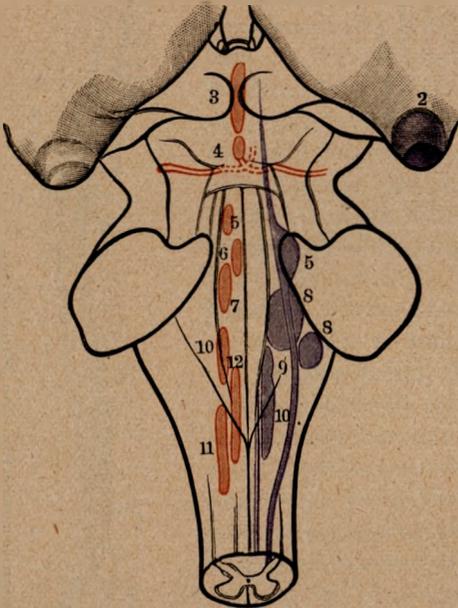


Abb. 104.

Nervkerne des Kopfmarkes; die motorischen rot, die sensiblen blau. Die Zahlen entsprechen der anatomischen Reihenfolge der Hirnnerven. (Nach *Toldt.*)

schmacksfasern, sensible Fasern des hinteren Gaumenbogens, der Pharynxwand, der Paukenhöhle und der Tuba Eustachii.

X. N. vagus, XI. N. accessorius bilden einen Nerven. Der äußere Ast des Akzessorius ist rein motorisch, er versorgt den Sternokleidomastoideus und Kukuljaris. Der Rest des Nerven zerfällt in zwei Bündel, eines vorn oben, der Vagus, und ein mittleres. Im ersteren verlaufen die motorischen Fasern für den Palataglossus, Palatopharyngeus, sowie für die Schnürer des Schlundes und der Speiseröhre, die motorischen Fasern für die Cricothyreidei und für die Cardia. Von sensiblen Fasern finden sich hier die Fasern für die Steuerung der Atmung (s. S. 149), sensible Fasern für den Kehlkopf, für die Brechbewegung (s. S. 127), Depressorfasern (s. S. 95).

Im mittleren Bündel (Akzessorius) finden sich die Hemmungsfasern des Herzens (s. S. 92), die motorischen Fasern für den Levator veli palatini, für die präpylorischen Magenteile, für die Kehlkopfmuskulatur mit Ausnahme der Cricothyreidei.

Der Vagus führt auch Absonderungsfasern für die Drüsen der Magenschleimhaut und des Pankreas. So fällt die Absonderung des sogenannten „Appetitsaftes“ im Magen nach beiderseitiger Vagotomie aus. Der Appetitsaft wird beim Hunde nach jeder Fütterung gebildet, auch wenn das Gefressene nicht in den Magen gelangt. Man kann dies erreichen durch Anlegung einer Ösophagusfistel.

Andere Funktionen siehe in den betreffenden Kapiteln über die Kreislauf-, Atmungs- und Verdauungsorgane.

XII. N. hypoglossus. Er ist der motorische Nerv der Zungenmuskulatur, auch der meisten Muskeln des Zungenbeins. Durch die Ansa hypoglossi erhält er einige sensible Fasern für die Zunge aus dem ersten Zervikalnerven.

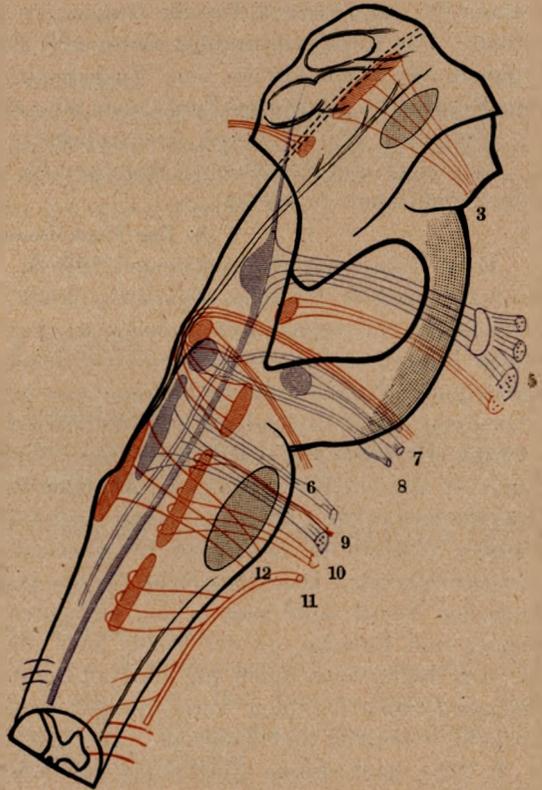


Abb. 105.

Kerne und Wurzeln der Hirnnerven. Seitliche Ansicht des Kopfmarkes. Die motorischen Kerne und Nerven rot, die sensiblen blau. Die Zahlen entsprechen der anatomischen Reihenfolge der Hirnnerven. (Nach Toldt.)

IV. Beziehungen des Rücken- und Kopfmarkes zu einzelnen Organen und Organsystemen.

1. Beziehungen zur Muskulatur.

a. Die Reflexe.

Über die Natur des Rücken- und Kopfmarkes als Reflexorgan ist schon eingehend berichtet worden.

Es geht aus dem oben Gesagten bereits hervor, daß das Rückenmark Zentren (Niveauzentra) für alle Organe des Rumpfes und der Extremitäten enthält. Das Kopfmark verfügt weiter über Zentren für eine große Reihe von Organen, vor allem für die vom Rückenmark nicht versorgten. Unter den vom Kopfmarke geleisteten Funktionen sind die Innervation der Atmung und der Blutgefäße für das Leben unentbehrlich.

Kopfmark und Rückenmark vermögen für sich allein sämtliche vegetativen Körperfunktionen zu leisten.

b. Der Muskeltonus.

Eine Reihe von Beobachtungen beweist, daß das Rückenmark gewisse Muskelgruppen in tonischer Spannung erhält. Am augenfälligsten ist diese Erscheinung im sogenannten *Brondgeestschen* Tonus. Bei einem Frosche, dessen Rückenmark hoch oben durchschnitten ist, zeigt sich nach vertikaler Aufhängung, daß die hinteren Extremitäten gebeugt gehalten werden. Durchschneidung des N. ischiadicus oder der hinteren Wurzeln einer Seite bewirkt schlaffes Herabhängen des Beines dieser Seite. Der hiermit nachgewiesene Tonus ist also ein Reflextonus. Ähnliche Erscheinungen hat man an vielen Muskeln beobachtet. Man hat ferner nachweisen können, daß bei erhaltenen hinteren Wurzeln die elektrische Erregbarkeit der vorderen größer ist als bei durchschnittenen. Den Angriffsort für die sensiblen Erregungen beim *Brondgeestschen* Tonus sieht man in den afferenten Nerven der Muskeln, Sehnen, Faszien und Gelenke, da der Tonus auch am enthäuteten Tier nachweisbar ist. Der Reflextonus spielt für die Haltung des Körpers eine gewaltige Rolle. Die auslösenden nervösen Vorrichtungen haben ihre Lage in der Haut, den Muskeln, Gelenken und Knochen. Von großer Bedeutung ist das Labyrinth (s. S. 228), nach dessen Ausrottung alle Körpermuskeln an Tonus verlieren (Labyrinth-Tonus).

Auf der Wirkung tonischer Reflexe beruht das Stehen sowie die Koordination der Lage der verschiedenen Körperteile zueinander. So hat jede Änderung der Kopfhaltung bei enthirnten Tieren entsprechende Änderungen in der Haltung der Gliedmaßen zur Folge. Sie werden teils von den Labyrinth (s. S. 228) ausgelöst, teils von den sensorischen Organen der Halsmuskulatur.

c. Das Krampfzentrum.

Aus der Tatsache, daß plötzliche Blutleere des Gehirns durch Unterbindung aller Gehirngefäße allgemeine Muskelkrämpfe erzeugt (*Kußmaul-Tennerscher* Versuch), daß die Krämpfe auch nach Abtragung des Großhirns eintreten, Blutleere des Rückenmarkes oder Verblutung der Tiere nach hoher Durchschneidung desselben keine Krämpfe hervorruft, hat man auf das Vorhandensein eines subkortikalen hinter den Sehhügeln gelegenen Zentrums geschlossen, welches die gesamte Körpermuskulatur beherrscht. Dieses Zentrum hat man „Krampfzentrum“ genannt.

2. Beziehungen zur Innervation der Atmung.

Hierüber s. S. 147 ff.

3. Beziehungen zur Blutbewegung.

Über die vasomotorischen Zentren und den Gefäßtonus s. S. 118ff., über die Regulierungszentren des Herzschlages s. S. 93ff.

4. Beziehungen zu den Bewegungen des Verdauungs-, Stimmgebungs- und Urogenitalapparates.

a. Saugen.

Das Saugen der Säuglinge ist ein Reflexakt, welcher eingeleitet wird durch die Berührung der Lippen mit der Brustwarze. Das Zentrum liegt im Ursprungsgebiet des Fazialis, Trigemini und Hypoglossus. Afferenter Nerv ist der Trigemini, efferente die drei eben genannten Nerven.

b. Kauen.

Auch das Kauen (s. S. 122) ist ein Reflexakt. Ebenso das

c. Schlucken.

Hierüber s. S. 124ff.

d. Lautbildung.

Die Lautbildung hängt von der Unversehrtheit der Kerne des Hypoglossus, Vago-Akzessorius und Fazialis ab.

e. Die Zentren für den Mastdarm (s. S. 129), für den Urogenitalapparat (s. S. 131 ff.).

5. Sekretionszentren.

a. Schweißabsonderung.

Die Schweißabsonderung wird von Nerven ausgelöst, welche mit den Vasomotoren aus dem Rückenmark austreten. Ihre Zentren liegen in den verschiedenen Niveaus des Rückenmarkes. Ob es ein höheres Zentrum für Schweißabsonderung im Kopfmark gibt, ist unsicher.

b. Speichelabsonderung.

Die Absonderung der Speicheldrüsen geschieht reflektorisch. Die Speichelzentren des Kopfmarkes fallen mit den Ursprungscentren der Absonderungsnerven zusammen. Die afferente Bahn liegt in den sensiblen Nerven, welche die Mundhöhle versorgen, Trigemini und Glossopharyngeus, die efferente in den Sekretionsnerven der Speicheldrüsen, s. S. 166 unter N. glossopharyngeus und S. 166 unter N. facialis.

c. Tränenabsonderung.

Die Tränenbildung geschieht reflektorisch. Das Zentrum liegt wahrscheinlich in den oberen Teilen des Kopfmarkes, die afferente Bahn sind die Augenäste des Trigemini, die efferente Bahn bildet der N. lacrymalis trigemini.

d. Der Zuckerstich oder die Piqûre.

Wenn man bei einem Kaninchen eine Stelle im Kopfmark verletzt, welche zwischen den Ursprüngen der N. acustici und der N. vagi in der Mittellinie

(siehe Abb. 104) liegt, so wird der Harn danach zuckerhaltig (Glykosurie), sauer und seine Menge ist vermehrt (Polyurie). Polyurie und Glykosurie können je nach der Lage der Verletzung jede allein auftreten. Der Versuch gelingt auch bei Fleischfressern und bei Herbstfröschen. Seine Wirkung dauert bis zu sechs Stunden an. Erneute Verletzung läßt die Erscheinungen wieder aufleben. Es handelt sich also um eine Reizerscheinung. Der Versuch gelingt nicht nach Ausrottung der Leber oder nach Durchschneidung der Splanchnici. Es handelt sich daher um eine nervöse Beeinflussung der Leber infolge des Reizes der Verletzung auf der Bahn der Splanchnici.

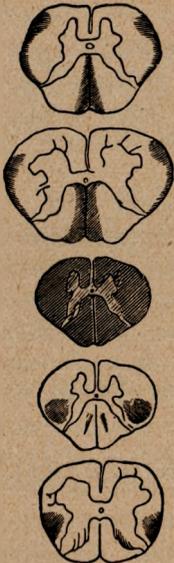


Abb. 106.

Sekundäre auf- und absteigende Degeneration bei einer Querschnitts-erkrankung im oberen Brustmark. Aufwärts sind die Gollischen Stränge und die Kleinhirnbahnen, abwärts die Pyramiden-seitenstrangbahnen entartet. (Nach Strümpell.)

6. Zentren für Lidschluß und Pupillenbewegung.
- a. Lidreflex.
 - b. Pupillenverengung.
 - c. Pupillenerweiterung.

C. Leitungsbahnen des Zentralnervensystemes.

I. Anatomischer Verlauf der Bahnen.

Aus dem Ineinandergreifen der Funktionen aller Teile des Nervensystems folgt notwendig, daß die einzelnen zentralen Teile der Leitungen miteinander verknüpft sein müssen. Von der ungeheuren Mannigfaltigkeit von Leitungen, die notwendigerweise vorhanden sein müssen, ist erst ein Teil sicher bekannt. Von diesem Teile sollen im folgenden nur die für die Physiologie wichtigsten Leitungen hervorgehoben werden.

Man hat Bahnen zu unterscheiden, welche entfernte Niveaus des Zentralnervensystems miteinander verbinden — sogenannte lange Bahnen — und Bahnen, welche benachbarte Niveaus oder zentrale Teile desselben Niveaus miteinander verbinden — kurze Bahnen.

Je nach der Richtung, in welcher die Leitung geschieht, unterscheidet man aufsteigende oder zentripetale Bahnen und absteigende oder zentrifugale Bahnen. Die ersteren leiten von der Körperfläche oder den Organen zum Zentralorgan, die letzteren umgekehrt.

Zur Feststellung des Faserverlaufes im Zentralorgan dienen Methoden der Anatomie und Physiologie. Die älteste *Stillingsche* Methode zerlegt das Zentralnervensystem in Serienschnitte und verfolgt an diesen die Fasern einzeln. Die Methode von *Flechsig* benutzt zum Studium des Faserverlaufes die Tatsache, daß die Umkleidung der Nervenfasern mit Markscheiden im Laufe der Entwicklung gleichzeitig bei solchen Fasern geschieht, welche der gleichen Funktion dienen, während die verschiedenen Aufgaben dienenden Bahnen sich zu verschiedenen Zeiten mit Mark umgeben.

Auch klinische Erfahrungen können der Untersuchung dienen, so das Studium der Ausfallserscheinungen bei Verletzungen oder Erkrankungen des Zentralorgans. Eine der wichtigsten Quellen für die Erkenntnis der Bahnen bieten die Degenerationserscheinungen. Wie S. 159 ff. erörtert, degeneriert der Nervenanteil, welcher nicht mit der ernährenden Ganglienzelle in Verbindung steht. Die Verfolgung dieser Degeneration im Zentralorgan bei Verletzungen oder Erkrankungen hat zahlreiche Ergebnisse zeitigt.

Weiter hat man Bahnen gereizt und den Effekt der Reizung im Aktionsstrom in fernen Niveaus des Zentralorgans erkannt. Auch der Einfluß der Zerstörung eines Nerven auf sein trophisches Neuron, ja auf Neurone höherer Ordnung ist vielfach zur Untersuchung der Leitungsbahnen verwendet worden.

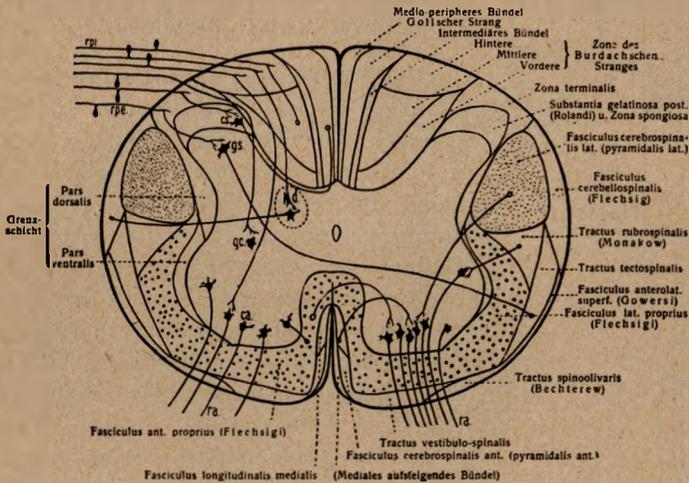


Abb. 107.

Lage und Bezeichnung der Bahnen. (Nach Rauber-Kopsch.)

1. Aufsteigende Bahnen.

a. Aufsteigende Bahnen des Rückenmarkes.

Sie liegen im Rückenmark, in den Hintersträngen und in der Peripherie der Seitenstränge und verlaufen zu den Kernen der Hinterstränge, zum Thalamus, zum Mittelhirn und zum Kleinhirn.

1. Tractus bulbothalamicus.

Wie die Abb. 108 zeigt, teilen sich die zentralen Fortsätze der Spinalganglien in zwei Äste, einen meist langen, der im Rückenmark aufsteigt, und einen kurzen absteigenden. Die langen Fortsätze, welche aus den unteren Extremitäten stammen, verlaufen im Gollischen Strang, die aus den oberen Extremitäten im Burdachsch. Strang, wie die Abb. 107 zeigt. Diese letzteren Fasern sind in Abb. 109 mit 1 bezeichnet. Das erste Neuron dieser Fasern mit der Spinalganglienzelle als Zentrum endet in den Kernen des Gollischen und Burdachsch. Stranges (schwarze Bahn der Abb.). Hier beginnt die sekundäre Bahn, deren Neuron ihr Zentrum in den Ganglienzellen dieser Kerne hat. Sie endet, nachdem sie in der Schleifenkreuzung die Gegenseite erreicht hat, im lateralen Thalamuskern. Hier beginnt die tertiäre Bahn mit den Thalamus-

kernzellen als Zentrum des neuen Neurons. Sie verläuft im Stabkranz zu den Zellen der Hirnrinde des Scheitellappens und der hinteren Zentralwindung. Die Entwicklung der Fasern, die den Gollischen Strang passieren, ist früher beendet als die der anderen Fasern.

Die absteigende wie die aufsteigende Faser geben kollaterale Zweige in verschiedene Rückenmarksniveaus ab, die absteigende erschöpft sich in derartigen Zweigen. Die aufsteigende Bahn liefert außerdem Kollaterale zur *Formatio reticularis*, zum Grau der Brücke, zur *Substantia nigra*, zur Vierhügelgegend, zu den *Corpora mamillaria*, zum Kleinhirn.

Die Degenerationserscheinungen in den einzelnen Neuronen ergeben sich aus der Lage der trophischen Zentren derselben.

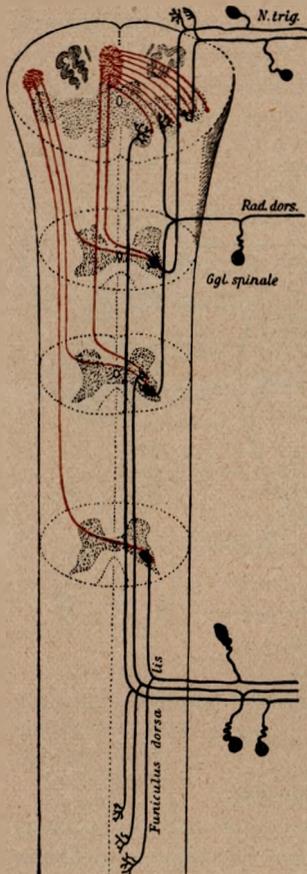


Abb. 108.

Verlauf der primären (schwarz) und der sekundären (rot) sensiblen Bahn. Die schwarzen Linien nach *S. Ramon y Cajal*.

2. Tractus spinothalamicus.

Das primäre Neuron liegt in der Spinalganglienzelle. Von hier tritt der zentrale Ast in die graue Substanz des Hinterhornes in die Nähe von Zellen, welche ventral von der *Substantia gelatinosa Rolandi* liegen. In diesen Zellen beginnt das zweite Neuron, die sekundäre Bahn (in Abb. 108, rot). Sie verläuft durch die vordere weiße Kommissur und gelangt in die Grundbündel des Seiten- und Vorderstranges als *Fasciculus anterolateralis superior*. Die sekundäre Bahn endet im Thalamuskern, dessen Ganglienzellen den Anfang der tertiären Bahn bilden. Dieser Teil verläuft gemeinsam mit dem gleichen des *Tractus bulbothalamicus*.

3. Tractus spino-cerebellares dorsalis et ventralis (Kleinhirnseitenstrangbahnen).

Das primäre Neuron auch dieser Bahnen liegt im Spinalganglion. Es endet teils an den Ganglienzellen der Clarkeschen Säulen, teils an den kleinen Zellen des Hinterhornes und den Zellen des zentralen Rückenmarksgrau. Hier entstehen aus diesen Zellen die Neuriten des sekundären Neurons. Die den Clarkeschen Säulen entstammenden gelangen am dorsalen Teil des Seitenrandes des Rückenmarkes als dorsale Kleinhirnseitenstrangbahn in den Wurm des Kleinhirns (Abb. 109, 3). Die aus dem zentralen Rückenmarksgrau stammenden verlaufen als ventrale Kleinhirnseitenstrangbahn am ventralen Seitenrande des Rückenmarkes im Gowerschen Bündel zu dem Wurm des Kleinhirns.

4. Eigene Bahnen des Rückenmarkes.

1. In der Abbildung 109 folgen die mit 4 bezeichneten Fasern, deren Zentrum in einer Spinalganglienzelle liegt. Das Neuron endet an Zellen der Vorder-

hörner. Hier beginnt das zweite Neuron, welches aus Vorderhornzelle und motorischem Nerven besteht. Wir haben diese beiden Neurone bereits als einfachste Reflexbahn kennengelernt.

2. Analoge Funktion haben die in Abb. 109 mit 5 bezeichneten Fasern. Ihr primäres Neuron liegt in der Spinalganglienzelle, es endigt an den sogenannten Strangzellen des Rückenmarksgrau. Von hier nimmt das zweite Neuron seinen Anfang. Die Neuriten desselben gelangen in die Grundbündel des Seiten- und Vorderstranges, in denen sie auf- und abwärts verlaufende Äste entwickeln, die Kollaterale an die graue Substanz abgeben und in ihr endigen.

Außer dieser Verknüpfung besteht noch eine zweite. Nach dem Eintritt in das Rückenmark geben die Fasern 5 einen auf- und absteigenden Ast in der

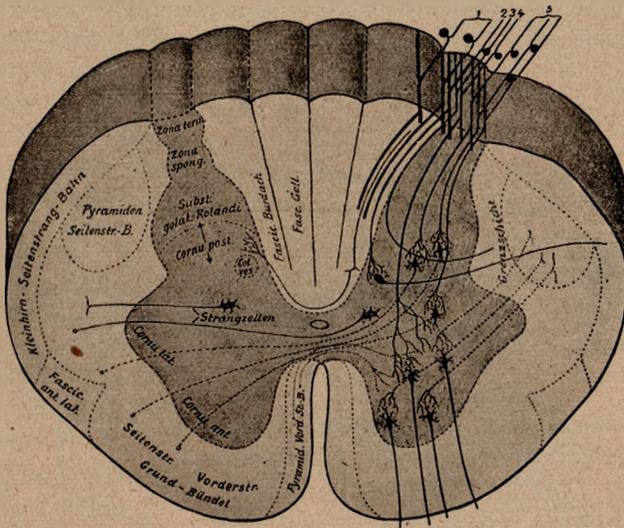


Abb. 109.

Schema eines Rückenmarksquerschnittes, in dem der zentrale Verlauf einiger Wurzelfasern eingezeichnet ist. Bahnen erster Ordnung ausgezogen, zweiter Ordnung punktiert. (Nach Edinger.)

Randzone (Zona terminalis) ab, welche sich in der Zona spongiosa weiter verästeln, die Substantia gelatinosa durchdringen und endlich im Hinterhorn endigen.

3. Weiter finden sich kurze Bahnen im Rückenmarke, die ihren Ursprung in Strangzellen nehmen. Sie verlaufen im Grundbündel des Vorder- und Seitenstranges mit einem auf- und absteigenden Aste und endigen in der grauen Substanz unter Abgabe zahlreicher Kollateralen. Diese Fasern verbinden verschiedene Rückenmarksniveaus miteinander. Man hat sie deshalb als Assoziationsfasern des Rückenmarkes bezeichnet.

4. Endlich hat man als weitere Verbindungsglieder Bahnen nachweisen können, die noch mehr lokale Bedeutung haben. Sie entstammen Zellen, die überall, besonders reichlich aber in der Nähe des Hinterhornes zu finden

sind. Diese Zellen senden Fortsätze aus, die sich gleich bei ihrem Ursprung in feine Zweige auflösen.

b. Aufsteigende Bahnen der sensiblen Hirnnerven.

Die sensiblen Anteile der Hirnnerven sind den sensiblen Spinalnerven analog eingerichtet. Man findet hier ebenfalls ein dem Spinalganglion analoges Gebilde, welches dieselbe trophische Bedeutung besitzt.

1. N. trigeminus.

Das erste Neuron hat sein Zentrum im Ganglion Gasserii. Der zentrale Fortsatz seiner Zellen teilt sich in einen auf- und absteigenden Ast.

Der aufsteigende erreicht den sensiblen Trigeminskern, in welchem das primäre Neuron sein Ende hat. Das sekundäre Neuron beginnt in den Ganglienzellen des Kernes, es endet teils im Nucleus lateralis thalami der Gegenseite, teils in der Rinde des Kleinhirns (vielleicht z. T. in der Substantia reticularis).

Hier beginnt in den Ganglienzellen des Thalamus das tertiäre Ganglion, welches in der hinteren Zentralwindung endet.

Diese Bahn gibt zahlreiche Kollaterale in den Fazialiskern. Sie dienen dem sensomotorischen Reflexbogen für das Antlitz.

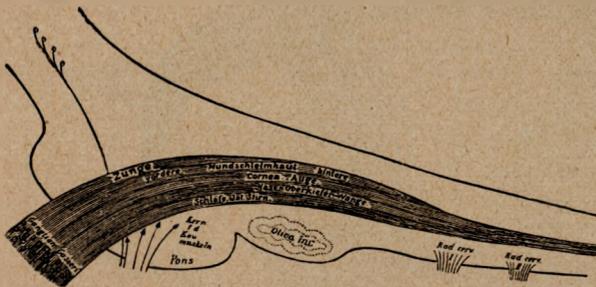
Der oben genannte absteigende Ast endet unter Abgabe massenhafter Kollateralen im Nucleus bulbospinalis trigemini.

In diesem Tractus bulbospinalis des Trigemini hat man auf Grund klinischer Forschungen die Funktionen der einzelnen Abschnitte nachweisen können. Hierüber gibt Abb. 110 Aufschluß. Die sekundäre Bahn dieses Astes beginnt im eben genannten Kern, ihr weiterer Verlauf, wie auch der der tertiären Bahn, gleicht dem des aufsteigenden Zweiges.

Abb. 110.

Idealer Sagittalschnitt durch die Trigeminiwurzeln. Lage und Funktion der einzelnen Bündel eingezeichnet.

(Nach Edinger.)



2. N. glossopharyngeus.

Das primäre Neuron hat sein Zentrum im Ganglion jugulare sup., vielleicht auch im Ggl. petrosum. Der zentrale Ast teilt sich in einen auf- und absteigenden (Tractus solitarius) Zweig. Beide enden an Ganglienzellen der Substantia gelatinosa oder ihrer Nachbarschaft. Hier beginnt die Bahn des sekundären Neurons. Sie verläuft in den sensiblen Kern des Nucleus ventralis thalami der Gegenseite. Seine Zellen geben dem tertiären Neuron den Ursprung, welches im Operculum endet.

Der Bahn des Glossopharyngeus schließen sich die Fasern des N. intermedius Wisbergi an und ebenso einige Fasern aus dem Trigemini (s. Abb. 111). Die ersteren entstammen wahrscheinlich der Chorda tympani und haben ihr primäres Neuron im Ganglion geniculi des Fazialis, die Trigemini Fasern

stammen gleich den Chordafasern aus der Zungenspitze, das Zentrum ihres Neurons liegt im Gasserschen Ganglion. Der weitere Verlauf der Bahnen dieser Anteile gleicht der Glossopharyngeusbahn.

Die eben beschriebenen Leitungen dienen den Geschmackseindrücken.

3. N. vagus.

Das Zentrum des primären Neurons liegt im Ganglion jugulare und nodosum. Der zentrale Neurit teilt sich in einen kurzen auf- und einen längeren absteigenden (Fasc. solitarius) Ast. Beide gehen zum viscerosensorischen Vagus Kern der Substantia gelatinosa. Hier beginnt die sekundäre Bahn. Sie gelangt zum ventralen Thalamuskern der Gegenseite. Dessen Zellen geben dem tertiären Neuron den Ursprung, welches in der Rinde des Operculum endigt. Auch in die Rinde des Kleinhirns gelangen Fasern.

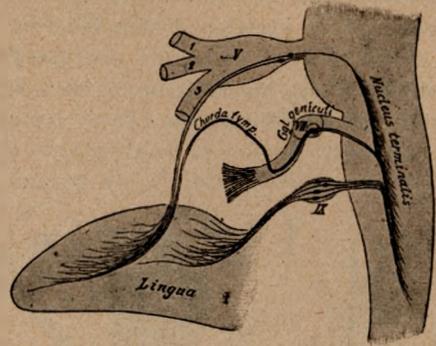


Abb. 111.
Die zentralen Endigungen der Geschmacksnerven. (Nach Edinger.)

4. u. 5. N. acusticus. 4. N. cochlearis.

Das primäre Neuron hat sein Zentrum im Ganglion spirale. Die von diesem Ganglion ins Gehirn tretenden Fasern gelangen teils in den Nucleus ventralis n. cochlearis, teils in den Nucl. dors. oder das Tuberculum acusticum. In diesen Kernen endet das primäre und beginnt die Bahn des sekundären Neurons. Sie ist für jeden Kern von verschiedenem Verlauf.

Besser als viele Worte erläutert den Verlauf der Gehörsbahn zum Temporalappen die Abb. 112. Man sieht, daß die sekundäre Bahn aus den beiden Kernen teils direkt, teils indirekt unter Einschaltung neuer Neurone zu den hinteren Vierhügeln geht. Ein anderer geringerer Teil endet im Kern der lateralen Schleife und im Corpus geniculatum laterale. Die subkortikale Bahn geht zur Hörsphäre im Temporalappen.

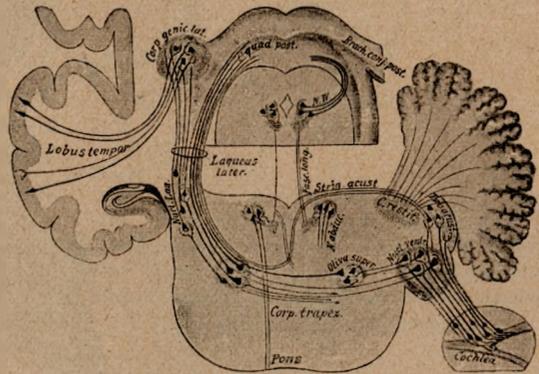


Abb. 112.
Schema des Cochlearisverlaufes. Möglichst vereinfacht, nur das Wichtigste aufgenommen. Bei doppelläufigen Bahnen z. B. nur eine Faserkategorie angegeben. (Nach Edinger.)

Aus der Hörbahn gehen Kollaterale zu den oberen Vierhügeln, zum Fazialisgebiet, zur oberen Olive, zum Abduzenskern, zum Wurm des Kleinhirns und zum hinteren Längsbündel.

5. N. vestibularis.

Das primäre Neuron liegt im Ganglion vestibulare. Die peripheren Zweige des Ganglions gehen zum Sinnesorgan der Maculae und Cristae acusticae, die zentralen verlaufen im Gehirn teils aufsteigend zum Nucleus n. vestibularis superior, teils absteigend zum Nucleus n. vestib. lat. oder Deitersschen Kern. In diesen Kernen endet die primäre Bahn und beginnt die sekundäre Bahn. Vom Nucl. sup. verläuft sie zu den Kleinhirnkernen: Nucl. globosus und N. fastigii. Vom Deitersschen Kern aus (Abb. 113) gehen Bahnen zu den Dachkernen des Kleinhirns, ferner verläuft eine Bahn zum Rückenmark, der Tractus vestibulospinalis. Ihr Ende ist unbekannt. Eine weitere Bahn verläuft aus dem Deitersschen Kerne als sogenannter Fasciculus longitudinalis dorsalis, dorsales Längsbündel, zu den Kernen des Abduzens, Trochlearis und Okulomotorius, sowie in einem absteigenden Aste zu Zellgruppen des Zervikalmarkes.

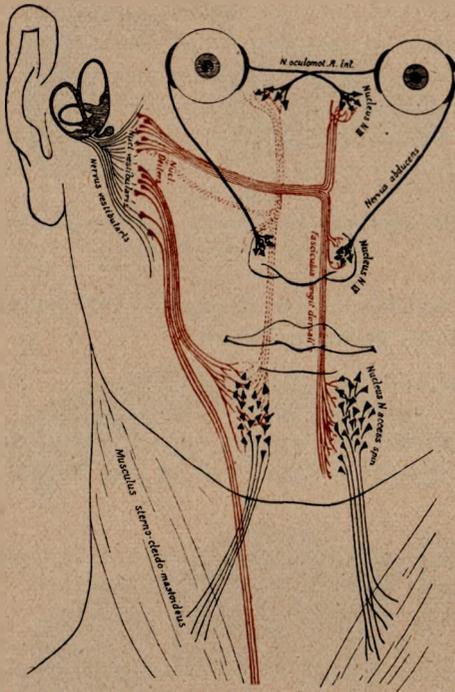


Abb. 113.

Schema der aus dem Deiterschen Kern entspringenden Fasern. Der Kern ist in die Vestibulariskerne eingelagert und sendet die meisten seiner Achsenglieder in das dorsale Längsbündel. (Nach Edinger.)

6. N. opticus.

Das primäre Neuron haben wir in den Sehzellen der Netzhaut zu suchen, deren Fortsätze in dem Sehepithel enden. Das sekundäre Neuron bilden die Bipolarzellen mit ihren Fortsätzen, das tertiäre die Ganglienzellen der Netzhaut, deren Neuriten die Hauptmasse der Optikusfasern ausmachen. Diese Fasern kreuzen sich zum Teil im Chiasma, der gekreuzte Teil ist bei Tieren mit gemeinschaftlichem Gesichtsfeld geringer als bei Tieren mit getrennten Gesichtsfeldern. Die Kreuzung ist bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln total, ebenso bei niederen Säugetieren wie Maus, Meerschweinchen. Aus dem Chiasma gelangen die Fasern in die Tractus optici. Die Traktusfasern endigen in den primären Optikuszentren im Corpus geniculatum laterale, im Pulvinar thalami und in den vorderen Vierhügeln. Ein Teil der Fasern geht zum Nucleus tract. pedunc. transv. und zum Tuber cinereum in den Nucl. opticus basalis. Vom Pulvinar, Corpus geniculatum lat. und vorderen Vierhügel gehen als sogenannte Gratioletsche Sehstrahlung Bahnen in die Rinde des Kuneus und der zweiten und dritten Okzipitalwindung (Abb. 114).

7. N. olfactorius.

Die Olfaktoriusfasern treten in den Bulbus olfactorius ein. Hier verflechten sich ihre Fortsätze mit den Dendriten im Bulbus liegender Zellen zu kugeligen

Gebilden, den sogenannten Glomeruli olfactorii. Vom Bulbus geht die sekundäre Bahn als Tractus oder Striae olfactoriae zur Rinde des Lobus olfactorius. Näheres kann hier nicht angegeben werden.

2. Absteigende Bahnen.

a. Pyramidenbahn.

Die Pyramidenbahn (primäres Neuron) entsteht in den motorischen Rindenzonen, der vorderen Zentralwindung sowie in der ersten und zweiten Stirnwindung. Sie gelangt schließlich in zwei Strängen zu den motorischen Ganglienzellen der Vorderhörner des Rückenmarkes als Pyramidenseitenstrangbahn

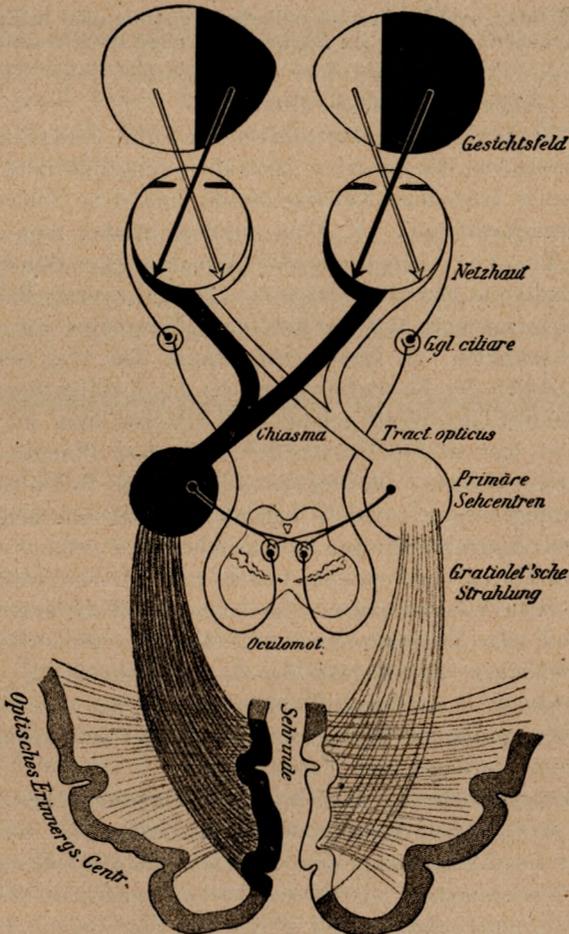


Abb. 114.

Verlauf der Sehbahnen beim Menschen. (Nach Bing.)

und als Pyramidenvorderstrangbahn. Die Fasern der ersteren kreuzen sich im Kopfmark, die der letzteren erst im Rückenmark. Das sekundäre Neuron besteht aus den Vorderhornzellen mit ihren motorischen Nerven.

Die Bahn entsendet kollaterale Fasern zu den Kernen der Brücke, der Substantia nigra und zu den Vorderhörnern des Rückenmarkes.

Zu jenen Fasern, welche aus der Hirnrinde im Stabkranz abwärts ziehen und schließlich die Pyramidenbahnen bilden, gesellen sich die Fasern der motorischen Hirnnerven, die zu ihren Kernen ziehen: *N. accessorius*. Ursprung im hinteren Teil der ersten Stirnwindung. — *N. facialis*. Ursprung in den unteren Gebieten der vorderen Stirnwindung. — *N. trigeminus* Ursprung abwärts vom *Facialis*. — Augenmuskelnerven: *N. abducens*. *N. oculomotorius*. *N. trochlearis*. Ursprung hinterer Abschnitt der zweiten Stirnwindung. — *N. hypoglossus*. Ursprung hinterer Abschnitt der vorderen Zentralwindung. — *N. glossopharyngeus* und *N. vagus*. Ursprung unterste Felder der vorderen Zentralwindung (vgl. S. 166f.).

b. Absteigende Bahnen, welche in subkortikalen Ganglien oder in Kernen des Hirnstammes unterbrochen sind und im Rückenmark oder Hirnnervenkernen endigen.

Diese Bahnen verlaufen teils über den Thalamus, teils über die vorderen Vierhügel oder andere subkortikale Zentren.

Die zum Thalamus verlaufenden Bahnen stammen aus den motorischen Rindenfeldern der vorderen Zentralwindung und dem Orte zwischen dem linken *Ramus ascendens Fissurae Sylvii* und dem *Sulcus praecentralis* (motorisches Sprachzentrum). 1. Eine verläuft weiter zum *Nucleus ruber* und gelangt als *Tractus rubrospinalis* (Monakowsches Bündel) ins Rückenmark. Seine Endigung hier ist unbekannt. 2. Eine weitere Bahn gelangt zum *Nucleus reticularis tegmenti* und von hier in den *Fasciculus ant. et lat. proprius* zu den Vorderhornzellen. 3. Eine dritte nimmt den Weg ebendahin wahrscheinlich über Zellen der *Formatio reticularis* des Kopfmakes. 4. Die Bahn vom motorischen Sprachzentrum gelangt zum *Nucleus lemn. lat.*, zum *Nucleus ant. superior*, von hier zu den Kernen des *Vagus* und *Phrenikus*.

Die zu den oberen Vierhügeln ziehenden Bahnen stammen aus den Zentralwindungen oder aus den Gegenden der sensorischen Rindenfelder. 1. Eine von den Zentralwindungen kommende Bahn gelangt wahrscheinlich zu den Zellen der *Formatio reticularis*, von hier in den medioventralen Vorderstrangfeldern zu den Vorderhörnern. Sie entsendet Kollaterale zum hinteren Längsbündel und zum *Trigeminuskern*. 2. Aus dem Scheitellappen gelangt eine Bahn schließlich zu den Kernen der drei Augenmuskeln. 3. Ebendahin gelangt eine Bahn aus dem Okzipitallappen sowie 4. aus dem Schläfenlappen.

Aus dem Temporallappen gelangt eine Bahn über das *Corpus geniculatum med.*, den unteren Vierhügel zum *Fazialiskern*.

Von den Zentralwindungen besteht eine Verbindung über die *Substantia nigra* mit den motorischen Kernen des *Glossopharyngeus* und *Trigeminus*.

Vom *Gyrus fornicatus* steigt eine mehrfach unterbrochene Bahn in das Vorderhorn des Rückenmarkes, ebenso von der hinteren Partie des Stirnlappens.

Das Okzipito-temporalgebiet der Rinde ist über die lateralen Brückenkerne mit dem Kleinhirn verbunden.

c. Absteigende Bahnen aus dem Kleinhirn.

1. Tractus cerebellospinalis.

Er stammt aus den Kernen des Kleinhirns und begibt sich zu großen Zellen des Kopfmakes, des Thalamus und des oberen Halsmarkes. Die von hier entspringenden Fasern lassen sich bis in das Halsmark verfolgen: *Tractus cerebello-mentales*.

2. Tractus vestibulo-spinalis.

Er entspringt im zentralen Kleinhirngebiet, gelangt über den Deiterschen Kern als Tract. vestibulospinalis zu den Vorderhörnern des Rückenmarkes.

Weiter besteht eine Verbindung des Vermis superior mit dem Nucleus fastigii. Von hier geht ein Faserzug über die gleichseitige Olive zum Abduzenskern.

Absteigende Bahnen aus dem Kleinhirn sind ferner das intermediäre Kleinhirnbündel, das schließlich zu den Vorderhornzellen Beziehung gewinnt; ferner die Fibrae cerebello-olivares, die vom Kleinhirn über die Olive, von hier als Fibrae olivospinales zum motorischen Apparat des Rückenmarkes gelangen.

Weiter sind nachgewiesen Verbindungen des Kleinhirns mit der Brücke und der *Formatio reticularis*.

4. Absteigende Fasern hat man auch in vielen sensiblen Nerven nachgewiesen, so in den Bulbi olfactorii, den Optici, der Gehörleitung, den spinalen Hinterwurzeln.

3. Kurze Bahnen.

Überall finden sich kurze Bahnen, welche benachbarte Teile des Zentralnervensystems miteinander in Verbindung bringen. Man nennt sie Kommissurenfasern, wenn sie rechte und linke Hälfte des Zentralorgans verbinden, Assoziationsfasern, wenn sie die Zentren derselben Seite verbinden.

II. Experimentelle Erfahrungen über die Leitung im Rückenmark.

1. Motorische Sphäre.

Durchschneidung einer Rückenmarkshälfte hat eine Lähmung der Muskulatur der operierten Seite zur Folge. Mit der Zeit gleicht sich dieser Defekt vollkommen aus oder wenigstens bleiben nur geringfügige Störungen zurück.

Die Intensität der Störung hängt von dem Orte des Sitzes der Verletzung ab. Eine Hemisektion des Halsmarkes bewirkt eine stärkere Bewegungsstörung an der Vorderpfote eines Tieres als an der Hinterpfote. In je tieferem Niveau die einseitige Durchschneidung des Rückenmarkes ausgeführt wird, desto größer ist die Bewegungsstörung an der Hinterpfote. Das zeigt sich am Nachlassen der Bewegungsstörungen nach der Operation. Es geschieht um so vollkommener, je höher der Schnitt liegt.

Macht man nach dem Ausgleich der Störungen distal von der Schnittstelle einen einseitigen Halbschnitt auf der gegenüberliegenden Seite, so lebt die zurückgebildete Störung auf der zuerst operierten Stelle wieder auf.

Analoge Erfahrungen sind am Menschen gemacht worden.

Wenn man dagegen die Seitenstränge auf einer Seite des Rückenmarkes intakt läßt, graue Substanz, Vorderstränge und Hinterstränge aber durchschneidet, so zeigen sich keine Muskellähmungen.

Man hat aus diesen Beobachtungen geschlossen, daß im Rückenmarke die motorische Leitung im wesentlichen ungekreuzt verläuft und nur zum kleinen Teile eine Kreuzung erfährt. Daß dies letztere der Fall sein muß, geht aus den zuletzt erwähnten Versuchen hervor.

Vergleicht man die physiologischen Erfahrungen mit den oben ausgeführten anatomischen Daten; so ist kein Zweifel, daß die motorische Bahn in den Py-

ramiden-Seitensträngen und im Tractus rubrospinalis, der im Rückenmark sich kreuzende Teil aber in den Pyramiden-Vordersträngen verläuft.

Die Seitenstränge mit der Pyramidenbahn und dem Tractus rubrospinalis sind die wichtigsten motorischen Bahnen, ihre Erhaltung genügt, um die willkürliche Bewegung der Muskeln vollkommen zu erhalten. Andererseits genügt ihre Durchschneidung nicht, um die Beweglichkeit vollkommen zu zerstören.

Für die Atembewegungen verlaufen die Fasern im Rückenmark, und zwar im Vorderseitenstrang für das Zwerchfell, im lateralen Teil des Vorderstranges für die Thoraxmuskeln.

Die Innervation der Blutgefäße geschieht vorwiegend durch gleichseitige aber auch durch sich kreuzende Bahnen.

Jede Rückenmarksseite enthält Fasern für den ganzen Mastdarm und die ganze Harnblase. Die Pupillenfasern liegen auf der Seite des Auges, dem sie angehören.

2. Sensible Sphären.

Da die sensiblen Endorgane der afferenten Nerven des Rückenmarkes getrennte Lokalisation für die verschiedenen Modalitäten zeigen, so sind im Rückenmark die Leitungen für diese Modalitäten getrennt zu verfolgen. Wir gliedern die Betrachtung nach Leitungen für 1. den Schmerzsinne, 2. den Temperatursinne, 3. den Tastsinne, 4. den Muskelsinne.

1. Die Schmerzleitung liegt in den Seitensträngen, für jede Körperhälfte im Seitenstrange der Gegenseite. Zwischen dem Seitenstrange und den Hinterwurzelfasern der Gegenseite bilden Ganglienzellen der grauen Rückenmarkssubstanz des Hinterhornes die Verbindung. Nach Durchschneidung der Seitenstränge hat man also eine Schmerzempfindungslähmung der Gegenseite zu erwarten, was in der Tat eintritt. Diese Lähmung ist aber nicht dauernd, vielmehr bleibt nach dem Eingriff noch etwas Schmerzempfindung bestehen oder sie stellt sich wieder her. Der Weg, auf welchem diese Impulse geleitet werden könnten, liegt in der grauen Substanz. Es ist gezeigt worden, daß alternierende Rückenmarkshalbdurchschneidungen in verschiedenen Niveaus die Schmerzleitung nicht völlig aufheben. Mithin muß jede Brücke grauer Substanz die Schmerzempfindung leiten können. Die mannigfachen, in dem Kapitel Leitungsbahnen erörterten Verbindungen derselben lassen das durchaus begreiflich erscheinen. Unter den vielen Verknüpfungen hat die gewöhnlich benutzte offenbar den geringsten Widerstand.

2. Für die Temperaturleitung gilt dasselbe wie für die Schmerzleitung. Kälte- und Wärmeleitung lassen sich nicht trennen.

3. Die Tastempfindungen passieren das Rückenmark in zwei Bahnen, teils in den Hintersträngen. Dieser Weg erfährt keine Kreuzung im Rückenmark, die Fasern bilden eine unmittelbare Fortsetzung der Hinterwurzelfasern. Die zweite Bahn verläuft gekreuzt. Sie passiert die graue Substanz und gelangt in das *Gowers'sche* Bündel der Gegenseite. Eine der beiden Bahnen kann zerstört werden, ohne daß Störungen des Tastsinnes eintreten.

4. Die Leitung für den Muskelsinne verläuft ohne Kreuzung im Rückenmark. Sie liegt in den Hintersträngen, sowie im *Gowers'schen* Bündel und

der Kleinhirnseitenstrangbahn. Eine der beiden Leitungen kann ohne nachweisbare Ausfallserscheinungen zerstört werden.

Die im vorhergehenden skizzierten Leitungsverhältnisse sind die Hauptergebnisse aus zahlreichen Untersuchungen. Im einzelnen weichen die Angaben der Beobachter vielfach erheblich voneinander ab.

3. Die zentralen Abschnitte der motorischen Leitung.

Die Pyramidenbahn ist, wie aus den oben angeführten Versuchen hervorgeht, nicht die einzige motorische Bahn zwischen Hirn und Rückenmark. Dem Reichtum an Verbindungen der Rinde mit dem Rückenmark durch die Pyramide, den Linsenkern, den roten Kern der Haube, die *Formatio reticularis*, das Vierhügelgrau, das Brückengrau entspricht der Tatsache, daß Resektion beider Pyramiden den motorischen Effekt der Hirnrindenreizung nicht aufhebt und keine Lähmung für willkürliche Bewegungen erzeugt. Ein Teil der nach dieser Operation die Leitung vermittelnden Bahnen kreuzt sich vor dem Eintritt ins Rückenmark. Das zeigt sich daran, daß Reizung der Hirnrinde nach Durchtrennung der Pyramidenbahn und nach gleichseitiger Durchschneidung des Kopfmarkes noch bilaterale Bewegungen ergibt. Der Effekt auf der Gegenseite fällt nach Durchtrennung des ventrolateralen Vorderseitenstrangrestes weg. Er scheint durch den *Tractus rubrospinalis* bedingt zu sein. Der Effekt auf der gleichen Seite bleibt bestehen. Er wird durch rückkreuzende Bahnen der *Formatio reticularis* bedingt.

Bei Affen schwinden die motorischen Effekte bei Reizung der Hirnrinde vollkommen nach Durchtrennung der Pyramidenbahn und des *Tractus rubrospinalis*, spontane Bewegungen sind bei dem Tiere aber möglich. Auch hieraus erhellt, daß diese beiden Bahnen nicht die einzigen motorischen Bahnen sind. Vielmehr existieren noch Haubenbahnen, welche beim Affen künstlicher Reizung von der Rinde nicht zugänglich sind.

Die motorische Bahn in der inneren Kapsel ist mehrfach durch Reizung untersucht worden. Am *Macacus* und *Orang-Utang* hat man die Anordnung daselbst aufeinanderfolgend im Knie und inneren Schenkel (hinteren Schenkel) folgendermaßen gefunden: Augenbewegung und Lidöffnung und zwar zuvorderst Augenbewegung nach der Gegenseite, dann nach der Reizseite; es folgen die Reizstellen des *Mundfacialis*, der Zungenmuskeln, der Schulter-, Ellbogen-, Hand-, Finger-, Rumpf-, Hüft-, Knie-, Zehenmuskulatur. Die Bewegungen von Zunge und Rumpf waren nur gekreuzt, ebenso überwiegend die im Gebiete des Augen- und *Mundfacialis*, nur das Aufwerfen der Lippen, das Kauen und Schlucken erfolgte bilateral. Analoge Erfahrungen hat man aus Beobachtungen am Menschen bei partieller Zerstörung der inneren Kapsel durch krankhafte Prozesse gewonnen z. B. durch Blutungen, die im Volksmund als Schlaganfälle bezeichnet werden.

4. Die zentralen Abschnitte der sensiblen Leitung.

Die Kenntnisse von der Funktion der sensiblen Bahnen ist sehr unvollkommen, so sicher die anatomischen Kenntnisse des Verlaufes der Bahnen erscheinen. Bestimmten Bahnen die Leitung bestimmter Empfindungsreize zuzuschreiben, ist bis jetzt nicht gelungen.

D. Das Kleinhirn.

Für das physiologische Verständnis der Kleinhirnfunktion ist die Kenntnis seines anatomischen Baues von der größten Bedeutung. Das Kleinhirn besteht aus zwei Teilen (Abb. 115), dem phylogenetisch alten Paläocerebellum, das Wurm und Flocke bildet, und dem erst in der Säugetierreihe auftretenden Neocerebellum, den Hemisphären.

Bei allen Wirbeltieren erhält das Paläocerebellum afferente Nervenleitungen aus den Endkernen der sensiblen Nerven durch die Tractus spinocerebellares (S. 172), durch die Akustikuswurzeln, sowie durch die Tractus tectocerebellares aus dem Vierhügeldach. Das Neencephalon nimmt Bahnen auf aus den Oliven und aus dem Großhirn: Tractus pontocerebellares. Alle diese Fasern enden in der Rinde. Ihren Verlauf erläutert Abb. 116. Wahrscheinlich liegt die Endigung in den Purkinjeschen Zellen, deren Achsenzylinderfortsätze vermutlich zu den Kleinhirnkernen gehen. Mit dem Stirnhirn ist das Kleinhirn durch die Stirnhirn-Brücken-Kleinhirnbahn verbunden.

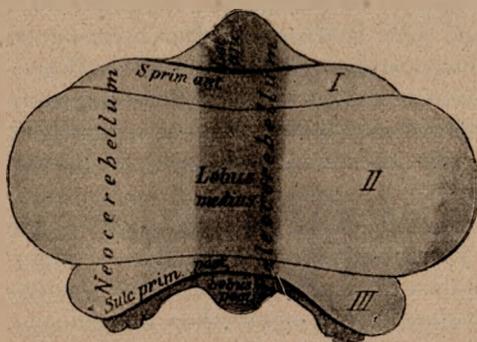


Abb. 115.

Schema der Neueinteilung des Kleinhirnes.
(Nach Edinger.)

Aus den Kernen stammen die efferenten Fasern des Kleinhirns (Abb. 117). Sie treten als Tractus cerebello-tegmentales sämtlich in die Haube und hier wahrscheinlich in Beziehung zu Zellen der *Formatio reticularis*. Die Züge verlaufen im wesentlichen in den vorderen Armen, in denen Fasern zum roten Kern der Haube, zum Thalamus, zum Nucleus reticularis pontis, zur Haube des Kopfmарkes und bis in das

Rückenmark hinein verlaufen. Außerdem zieht ein Faserzug zum Deitersschen Kern. Hierdurch sind Verbindungen zu den Kernen der Augenmuskeln und Zellgruppen des Zervikalmarkes mittels des dorsalen Längsbündels (S. 176) gegeben. Kleinhirnsystem und Vestibularissystem, dessen Bedeutung immer mehr in den Vordergrund tritt, ja der gesamte motorische Apparat sind also durch diese Tractus cerebello-tegmentales miteinander verbunden.

Zur Untersuchung der Funktion des Kleinhirns hat man den Effekt der Reizung und der Ausrottung desselben beobachtet.

Reizung des oberen Wurmes und des hinteren oberen Teiles der Hemisphären erzeugt eine Bewegung der Augen nach der Reizseite mit Pupillenverengerung. Auch Wendung des Kopfes nach der Reizseite und Bewegungen gleichzeitiger Extremitäten sind beobachtet worden, ferner Konkavkrümmung der Wirbelsäule nach der Gegenseite. Analoge Erscheinungen sieht man nach Reizung eines Bindearmes. Reizung beider Bindearme erzeugt Opisthotonus.

Lokale Effekte bei Reizung des Kleinhirnes in der vorderen Wurmhälfte ließen sich beobachten. Wenn die Reizung von vorn nach hinten fortschritt, so wurden festgestellt: Bewegungen der Augen, der vorderen Extremitäten,

der hinteren Extremitäten auf der Reizseite. Der Reizeffekt wird vermittelt durch die Großhirnhemisphäre der Gegenseite, nach deren Ausrottung fällt er aus.

Durch Reizung der Kleinhirnrinde kann man die tonische Kontraktion der Skelettmuskeln nach Enthirnung (*decerebrate rigidity*) beseitigen.

Ob die Effekte der Reizungen von der Rinde oder von den Kernen des Kleinhirns vermittelt werden, ist unsicher. Die Kerne reagieren leichter auf Reizung. Reizung des Nucleus dentatus im oberen Teil erzeugt Augen- und Kopfbewegungen, im unteren Teil Beugung des gleichseitigen Ellenbogens.

Ausrottung des ganzen Kleinhirns erzeugt zwar anfangs sehr schwere Symptome, hat aber keinerlei Lähmung weder der Motilität noch der Sensibilität zur Folge.

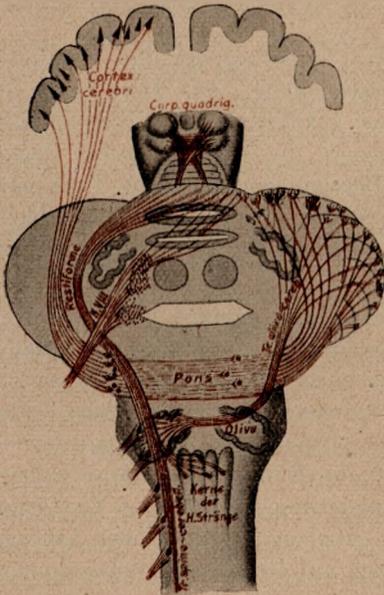


Abb. 116.

Schema der afferenten Faserung im Kleinhirn. (Nach *Edinger*.)

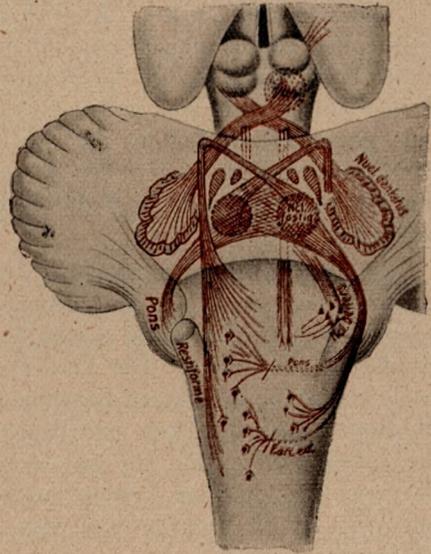


Abb. 117.

Schema der efferenten Faserzüge des Kleinhirnes. (Nach *Edinger*.)

Bei Säugetieren bewirkt die Exstirpation spastische Zwangshaltung des Körperstammes und der Glieder. Es besteht häufig Opisthotonus, Streckung und Abduktion der Glieder. Zeitweilig zeigen sich tonische und klonische Krämpfe. Nystagmus, Schielen, Erbrechen werden beobachtet.

Allmählich lassen die Erscheinungen nach. Lokomotion erfolgt unter Schwanken und Zittern bei jeder intendierten Bewegung. Die Kraft der Muskeln ist verringert (*Asthenie*). Der zuerst vermehrte Muskeltonus verringert sich gegen die Norm (*Atonie*). Die Muskelleistungen, welche dauernd wirken, wie die Aktion der Nackenmuskeln zur Aufrechterhaltung des Kopfes, lassen zeitweilig nach. Alle Bewegungen tragen den Charakter des Unzweckmäßigen. Es fehlt an dem zweckmäßigen Ineinandergreifen der Impulse und der dadurch bedingten Fusion der Bewegungen (*Ataxie*).

Von diesen Erscheinungen bleiben dauernd bestehen ein leichtes Zittern bei intendierten Bewegungen, Ungeschicklichkeit und leichte Ermüdbarkeit. Sensorische Störungen bestehen nicht, nur Stumpfheit der Hautempfindungen wird angegeben.

Bei Vögeln sind die Anfangssymptome schwerer als bei Säugern. Die Rückbildung erfolgt aber auch hier. Bei niederen Wirbeltieren ist die Folge gering; bei Fischen minimales Schwanken, beim Frosche leidet die Abmessung des Sprunges und die gewöhnliche Haltung des Körpers wird nicht so präzise angenommen.

Durchschneidung des Kleinhirns in der Medianlinie bewirkt vorübergehende Störungen der motorischen Koordination beim Hunde. Der Ausfall der gekreuzten Bahnen macht sich aber bereits einige Wochen nach der Operation nicht mehr bemerklich.

Ausrottung einer Kleinhirnhemisphäre erzeugt die erwähnten spastischen Erscheinungen nur auf der Operationsseite. Die Tiere liegen auf dieser Seite, nach ihr ist der Körper konkav gekrümmt. Die Extremitäten der operierten Seite sind gestreckt und abduziert, die Augen nach der Gegenseite gewendet, Nystagmus tritt auf. Bei Bewegungen fallen die Tiere nach der Operationsseite, ja sie rollen sich nach derselben. Im geringen Grade bleibt die Ataxie bestehen, bedingt durch die Unsicherheit der Bewegungen auf der operierten Seite.

Ausrottung von Teilen des Kleinhirns erzeugt bei Hunden je nach der Lage derselben verschiedene Erscheinungen. Resektion des Lobulus simplex (vordere Lamellen) macht Störungen in den Halsmuskeln, die sich in Kopfschütteln äußern. Die Vorderbeinbewegungen der gleichen Seite leiden nach Abtragung der kurzen Lamellen des Crus primum des Lobulus ansiformis, die Bewegungen der Dreh- und Beugemuskeln des Rumpfes nach Ausschaltung der Lobuli paramediani, die gleichseitige Hinterbeinmuskulatur bei Zerstörung des Crus secundum des Lobulus ansiformis. Analoge Lokalisationen hat man am Affen durch Versuche und beim Menschen auf Grund von Erkrankungen nachweisen können.

Die Läsionen müssen in allen Versuchen sehr tief in das Organ eindringen. Ob man berechtigt ist, in der Kleinhirnrinde Zentren für die entsprechenden Muskeln anzunehmen oder ob die Kerne des Kleinhirns hierfür in Frage kommen, bleibt daher zunächst noch zu entscheiden. Jedenfalls strahlen die afferenten Fasern in die gesamte Kleinhirnrinde des Wurmes ein, auch kann man bei Reizung peripherer Nerven von allen Teilen des Wurmes Aktionsströme ableiten. Das sind Erfahrungen, die nicht für eine Lokalisation in der Rinde sprechen.

Resektion der Kleinhirnschenkel macht motorische Störungen, die denen nach Kleinhirnausrottung analog sind. Die Operationen in diesen Gebieten sind sehr schwierig und schwer ohne Nebenverletzungen auszuführen. Die Versuche sind deshalb vorsichtig zu bewerten. Die Störungen nach Resektion bestanden in Zwangsbewegungen, wie Reitbahnbewegung, Rollbewegung (Rotation um die Längsachse), Uhrzeigerbewegung (Rotation um eine vertikale Körperachse), die Augen sind aus ihrer normalen Lage abgelenkt und weisen Nystagmus auf.

Reizung der Brückenarme erzeugt Bewegungen der Gesichtsmuskulatur und der Muskulatur des Rumpfes am stärksten auf der Reizseite und konjugierte Ablenkung der Augen.

Über die Ausschaltung einzelner Bahnen des Kleinhirnes liegen nur wenig Erfahrungen vor. Am Hunde bewirkt Resektion der beiden Kleinhirn-Seitenstrangbahnen in der Höhe des zweiten Zervikalsegmentes abnorme Haltung und Bewegung (Ataxie), sowie Verringerung des Tonus der Schulter und Beckenmuskeln. Diese Störungen in der Bewegung der Extremitäten bilden sich im Laufe von einigen Wochen zurück.

Zu den experimentellen Erfahrungen kommt eine große Zahl von Beobachtungen an erkrankten Menschen. So hat man eine Reihe von Ausfallsymptomen bei Schädigung des Kleinhirnes kennen gelernt. Bei Erkrankungen des Wurmes tritt die sogenannte zerebellare Ataxie in ihrer größten Intensität auf. Sie besteht in Taumeln und Fallen des Körpers beim Stehen und Gehen, die Erscheinungen gleichen denen bei hohen Graden des Betrunkenseins. Im Gegensatz zu der vestibulären Ataxie (s. S. 232) ist die Fallrichtung bei der zerebellaren unabhängig von der Richtung eines etwa bestehenden Nystagmus sowie von der Stellung des Kopfes.

Wenn die Hemisphären des Kleinhirnes erkrankt sind, treten die Störungen des Stehens und Gehens in den Hintergrund. Dagegen zeigen sich Störungen im Ausmaß der Bewegungen. Sie beruhen vielfach darauf, daß das normale Spiel der Antagonisten gestört ist. Das zeigt sich z. B. in dem Unvermögen, Pronation und Supination des Unterarmes schnell hintereinander auszuführen: *Adiadochokinesis*. Das Gehen nach der Seite (Flankengang) ist bei geschlossenen Augen nach der Seite der Erkrankung hin unmöglich oder erschwert.

Auch die Ausführung intendierter Bewegungen ist bei geschlossenen Augen erheblich gestört. Wird z. B. einem Normalen die Aufgabe gestellt, bei geschlossenen Augen mit dem Zeigefinger des ausgestreckten rechten Armes einen Punkt wiederzufinden, den er zuvor unter denselben Bedingungen berührt hatte, so trifft er diesen Punkt mit großer Sicherheit wieder, auch wenn er inzwischen den Arm gestreckt zum Knie herab bewegt hatte: *Zeigerversuch*. Hierbei wird die Bewegung im Schultergelenk ausgeführt. Man kann analoge Versuche mit demselben Resultat anstellen, wenn die Bewegungen lediglich im Ellbogengelenk, im Handgelenk oder auch in beliebigen anderen Gelenken des Körpers ausgeführt werden. Am eingehendsten untersucht sind die Bewegungen in den Gelenken des Armes: Schulter, Ellenbogen, Handgelenk.

Es scheint gelungen zu sein, im Kleinhirn Orte aufzufinden, welche mit den motorischen Apparaten der einzelnen Gelenke in besonders naher Beziehung stehen. Jede Kleinhirnhemisphäre steht mit den Muskeln der gleichen Körperseite in Verbindung. Für den Arm nimmt man folgende Lokalisationen an: Im Lobus biventer med. inf. ein Zentrum für das Ausmaß der Adduktionsbewegung („Einwärtstonus“) im Schultergelenk. Ebenfalls im Lobus biventer (vorn) ein Zentrum für den „Einwärtstonus“ des Handgelenkes, im Lobus semilunaris sup. et inf. (hinterer Pol) ein Zentrum für den „Abwärtstonus“ des Armes; unbekannt ist die Lage des Zentrums für den „Aufwärtstonus“ des Armes.

Tabelle zur Kleinhirnfunktion

Zentrum	Funktion	Reizung beim Normalen
lob. semilunaris sup. et inf. dexter (Außenseite oben).	Auswärtstonus des rechten Armes.	Experimenteller Nystagmus nach links (Kaltspülung ¹⁾ rechts)
		Vorbeizeigen beider Arme nach rechts.
lob. biventer (medius inf.) (Außenseite unten).	Einwärtstonus des rechten Armes.	Exp. Nystagmus nach rechts.
		Vorbeizeigen beider Arme nach links.
lob. biventer (vorderster Teil).	Einwärtstonus des rechten Handgelenkes.	Exp. Nystagmus nach rechts.
		Vorbeizeigen beider Handgelenke nach links.
lob. semilunaris sup. et inf. (hinterer Pol).	Abwärtstonus des rechten Armes.	Exp. Nystagmus nach oben: (L. Drehung bei Kopfneigung nach rechts) oder rotat. Nyst. nach hinten: (Kaltspülung links bei Kopfdrehung rechts).
		Vorbeizeigen beider Arme nach abwärts.
Unbekannt.	Abwärtstonus des rechten Armes.	Exp. Nystagmus nach unten: (Rechtsdrehung b. Kopfneigung nach rechts) oder rotat. Nyst. nach vorne; (Kaltspülung links bei Kopfdrehung links).
		Vorbeizeigen beider Arme nach aufwärts.

¹⁾ d. h. bei Ausspülung des rechten Ohres mit kaltem Wasser, s. S. 232.

(Rechte Hemisphäre).

Lähmung	Reizung bei Lähmung	Auf kranker Seite Fehlen der
R. Arm: Spontanes Vorbeizeigen nach innen links). L. Arm: normal.	Exp. Nystagmus nach l.	Außenreaktion.
	R. Arm: richtig oder nach innen (links) vorbei. L. Arm: nach innen (rechts) vorbei).	
R. Arm: Spontanes Vorbeizeigen nach außen (rechts). L. Arm: normal.	Exp. Nystagmus nach rechts.	Innenreaktion.
	R. Arm: richtig oder nach außen (rechts) vorbei. L. Arm: nach außen (links) vorbei.	
R. Handgelenk: Spontanes Vorbeizeigen nach außen (rechts). L. Handgelenk: normal.	Exp. Nystagmus nach rechts.	Innenreaktion.
	R. Handgelenk: richtig oder nach außen (rechts) vorbei. L. Handgelenk: nach außen (links) vorbei.	
R. Arm: Spontanes Vorbeizeigen nach aufwärts. L. Arm: normal.	Exp. Nystagmus nach oben: (Linksdrehung bei Kopfneigung rechts) oder Kaltspülung links, bei Kopfdrehung rechts.	Abwärts-reaktion.
	R. Arm: richtig oder aufwärts vorbei. L. Arm: abwärts vorbei.	
R. Arm: Spontanes Vorbeizeigen nach abwärts. L. Arm: normal.	Exp. Nystagmus nach unten: (Rechtsdrehung bei Kopfneigung nach rechts) oder Kaltspülung links bei Kopfdrehung links.	Aufwärts-reaktion.
	R. Arm: richtig oder abwärts vorbei. L. Arm: aufwärts vorbei.	

(Aus dem Lehrbuch und Atlas der Ohrenheilkunde. Herausgegeben von Prof. Dr. G. Brühl. 3. verb. Auflage.)

Wenn eines der genannten Zentren auf einer Seite z. B. rechts gelähmt ist, so ergibt der Zeigeversuch charakteristische Abweichungen vom normalen Verhalten, aber nur auf der Seite der Lähmung. Ist z. B. das Zentrum für den „Einwärtstonus“ des Armes rechts gelähmt, so zeigt der Kranke mit dem rechten Arme nach links („innen“) vorbei, mit dem linken Arme zeigt er richtig. Entsprechende Fehler treten bei Lähmung der übrigen Zentren auf.

Man kann sich zwei antagonistische Zentren z. B. die für den „Auswärts- und Einwärtstonus“ des rechten Armes wie zwei Zügel wirkend denken, welche die Bewegung des Armes, die vom Großhirn intendiert sind, lenken. Wenn der eine erschläft (durch eine Lähmung), so überwiegt die Wirkung des anderen (Vorbeizeigen).

Man kann die genannten Zentren des Kleinhirns durch vestibuläre Reize in Erregung versetzen. Wie bei einem normalen Menschen vestibuläre Reize gesetzmäßige Reaktionsbewegungen der Augen (Nystagmus) erzeugen (s. S. 231, 232), so zeigt auch bei Reizung des Vestibularapparates der Zeigeversuch gesetzmäßige Abweichungen vom Normalen. Diese Abweichungen haben ihre Ursache in der Erregung der Kleinhirnzentren durch den Vestibularapparat. Sie fließen durch die Tractus vestibulo-cerebellares zum Kleinhirn.

Wird durch Vestibularisreizung Nystagmus nach links erzeugt, so werden in beiden Kleinhirnhemisphären Zentren erregt, in der rechten das Zentrum für den „Auswärtstonus“ des rechten Armes, in der linken das Zentrum für den „Einwärtstonus“ des linken Armes. Beim Zeigeversuch wird also mit beiden Armen vorbeigezeigt. Die Resultate der vestibulären Reizung bei einseitiger Lähmung der Zentren lassen sich nach dem Gesagten voraussagen. Übersichtlich zusammengestellt sind alle besprochenen Erscheinungen in der Tabelle auf S. 186 und 187.

Ob die Deutung, welche die beschriebenen Erscheinungen erfahren haben, richtig ist, bleibe dahingestellt. Sicher ist jedenfalls, daß die reinen Reflexe, welche vom Labyrinth ausgelöst werden, mit dem Kleinhirn nichts zu tun haben. Sie bleiben nach vollständiger Ausrottung des Kleinhirns erhalten.

Fassen wir die Resultate zusammen, so folgt: Das Kleinhirn vermittelt das zweckmäßige Zusammenwirken verschiedener Muskelgruppen (Synergie) und sorgt für die richtige Abmessung der Innervationsgröße, welche den Muskeln zufließt (Eumetrie), so wirkt es koordinierend und dosierend. Vor allem wird auf diese Weise erreicht, daß der Schwerpunkt des Körpers beim Stehen stabilisiert wird, und daß bei der Lokomotion der Schwerpunkt um eine mittlere Lage schwankt, der Körper also äquilibriert bleibt.

Aus den beschriebenen Beobachtungen folgt, daß das Kleinhirn nicht mit Funktionen behaftet ist, welche für die Erhaltung des Lebens unbedingt nötig sind. Es bildet keinen integrierenden Bestandteil in der Verkettung des Großhirnes und des Rücken- und Kopfmarkes, sondern ist diesen Organen nur beigeordnet, indem es mit ihnen Verbindungen eingeht. Diese Verbindungen führen dem Kleinhirn Erregungen zu (zentripetale Bahnen) und lassen Erregungen von dem Organ abfließen (zentrifugale Bahnen). Die Umwertung der afferenten Impulse in efferente geschieht ohne Mitwirkung des Bewußtseins. Sie bewirkt eine Regulierung der Körperbewegungen. Darauf weisen sowohl die Erscheinungen beim Ausfall der Funktion als auch die Folgen der Kleinhirnreizung hin.

Auf die vom Kleinhirn abgehenden Impulse könnte das Großhirn auf dem Wege der Stirnhirn-Brücken-Kleinhirnbahn einwirken.

E. Die subkortikalen Ganglien.

I. Die Brücke.

Die Brücke ist teils Leitungsorgan, teils Zentralorgan. Durch sie hindurch ziehen die afferenten und efferenten Faserbahnen, welche die tieferen Niveaus des Zentralnervensystems mit den höheren verbinden. Über die Bedeutung der grauen Substanz der Brücke mit Ausnahme der hier liegenden Kerne für den Trigeminus, Fazialis und Abduzens ist wenig Experimentelles bekannt. Daß die experimentellen Daten über die Brücke so gering sind, hat seinen Grund darin, daß eindeutige Resultate hier durch Eingriffe nur schwer zu gewinnen sind wegen unvermeidlicher gleichzeitiger Verletzung vieler dicht gedrängt liegender Apparate.

II. Die Vierhügel.

Die vorderen Vierhügel sind einerseits mit dem Optikus durch gleichseitige und gekreuzte Fasern, andererseits mit der Hirnrinde und den Okulomotoriuskernen in Verbindung. Das spricht dafür, daß sie im optischen Apparat eine Funktion haben. Da ihre Zerstörung für das Sehen ohne Bedeutung ist, wohl aber Störungen in der Koordination der beiden Augen erzeugt, da ferner bei Reizung am Affen Bewegungen der Augen erzeugt werden, so kann man annehmen, daß sie einen Reflexherd zwischen Retina und Augenmuskeln darstellen. Hierfür kommen nur die vorderen Vierhügel in Betracht (Abb. 118).

Die Effekte der Reizung der vorderen Vierhügel bestehen in konjugierten Bewegungen beider Augen. Beim Affen bewegen sich bei Reizung eines Vierhügels auf der rechten Seite beide Augen nach links, bei Reizung auf der linken Seite nach rechts. Reizung in der Mitte vorn erzeugt Hebung, in der Mitte hinten Senkung beider Augen, bei parallelen Sehachsen. Mediane Durchschneidung der Vierhügelgegend beschränkt den Reizeffekt auf die gleiche Seite. Die Reizeffekte sind häufig von synergischen Lidbewegungen begleitet.

Auch über Wirkung der Reizung auf die Pupille wird berichtet, die Angaben bestehen in Verengerung der gegenseitigen oder beider Pupillen. Die

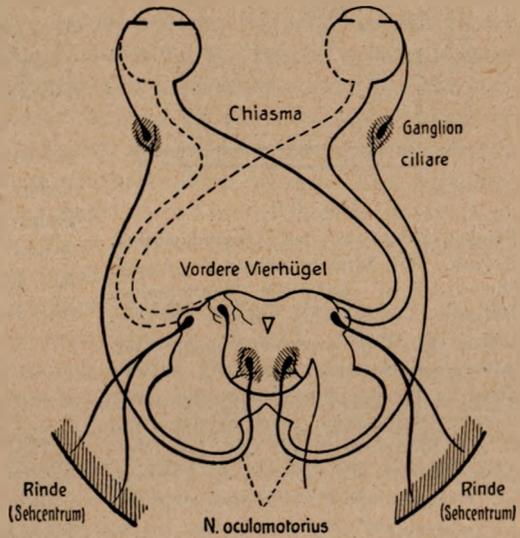


Abb. 118.
Schematische Darstellung der Pupillarreflexbahn.
(Nach Villiger.)

Verengung soll durch Mitreizung des Tractus opticus bewirkt werden. Auch eine Erweiterung der Pupillen ist als Folge der Reizung beobachtet worden.

Die reflektorische Verengung der Pupillen auf Belichtung der Augen wird in folgender Weise durch die Vierhügel vermittelt. Von der Retina gelangt die Erregung zu den primären Optikuszentren (im Sehhügel, Corpus geniculatum laterale, vordere Vierhügel; von den vorderen Vierhügeln verlaufen Fasern zu den *Eddinger-Westphalschen* kleinzelligen Lateralkernen des Okulomotorius, von hier ziehen Verbindungen zu den Sphinkteren der Iris.) Die *Eddinger-Westphalschen* Kerne sind auch untereinander verbunden. So erklärt sich leicht die konsensuelle Pupillenreaktion (s. S. 262).

Die Vierhügel sind über die Olive und die Brücke mit dem Kleinhirn, durch den Tractus tectospinalis mit dem Rückenmark verbunden. Diese Verbindungen können der Übertragung von optischen Eindrücken auf Kleinhirn und Rückenmark dienen.

Erinnert sei ferner an die Beziehungen der aufsteigenden Hörleitung zu den Vierhügeln, besonders zu den hinteren (s. S. 175), der Hauptschleife zum hinteren und des ventrolateralen Vorderseitenstrangrestes zum vorderen Paare. Aus dem Großhirn erhalten die vorderen Vierhügel absteigende Bahnen aus dem präzentralen, okzipitalen und temporalen Blickzentrum.

Man sieht aus dieser Art der Einschaltung, daß die Vierhügel Beziehungen haben zur motorischen und sensiblen Sphäre des Gesichts- und Gehörorgans sowie zu den motorischen Apparaten des Kopfes, besonders auch der Augen, und des Körpers.

III. Großhirnschenkel.

Die Großhirnschenkel sind vorwiegend Leitungsorgan, zentrale Funktionen kommen der grauen Substanz zu, welche den Aquaeductus Sylvii umgibt. Hier liegen die Kerne des Okulomotorius und des Trochlearis.

Reizung der Gegend des Okulomotoriuskernes erzeugt Bewegungen des Auges und der Pupillen- und Akkommodationsmuskulatur. Die Lage der Zentren für die einzelnen Muskeln im Okulomotoriuskern gibt die beistehende Abb. 119. Die Kerne der glatten Muskulatur des Auges und die Kerne der synergisch tätigen Augenmuskeln sind miteinander verbunden. Durchschneidung in der Mediane hebt diesen Synergismus auf.

Durchschneidung der motorischen Bahn des Hirnschenkelfußes beim Affen erzeugt zunächst Lähmungen auf der gekreuzten Seite, die aber bald zurückgehen.

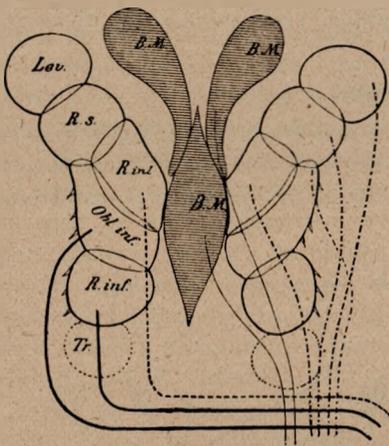


Abb. 119.

Flächenprojektion des Okulomotoriuskernes. B.M. Binnenmuskeln des Auges. Die paarigen mit B.M. bezeichneten *Eddinger-Westphalschen* Kerne beherrschen die Pupillenverengungsmuskulatur, der unpaarige Kern B.M. ist das Zentrum für den Musculus ciliaris. Lev. Levator palp. sup., R. s. Rectus sup., R. int. Rectus medialis, Obl. inf. Obliquus inferior, R. inf. Rectus inferior, Tr. Trochleariskern, Obliquus superior. (Nach Bernheimer.)

Die Verbindung des Blickzentrums mit dem Okulomotoriuskern ist nicht aufgeklärt.

IV. Thalamus opticus und Corpus subthalamicum.

Der Sehhügel und das Pulvinar bilden, wie aus der Zusammenstellung der Leitungsbahnen erhellt, eine Schaltstation für alle afferenten Leitungen. Am besten bekannt von den zentralen Verbindungen sind die mit den Zentralwindungen.

Absteigende Bahnen von der Rinde zum Thalamus gehen ebenfalls aus den Zentralwindungen hervor.

Von absteigenden Bahnen aus dem Thalamus sind nur kurze Systeme bekannt, so zum Nucleus ruber, zur *Formatio reticularis*, zum Fazialiskern, zu den vorderen Vierhügeln.

Nach Zerstörung des Thalamus zeigt sich eine Reihe von sensiblen Störungen: Minderung oder Verlust der Sensibilität auf der gekreuzten Seite. Wenn das Pulvinar mit betroffen ist: Ausfall der gekreuzten Gesichtsfeldhälften. Auch im Bereiche des Muskelsinnes zeigen sich Störungen: Belassen der Extremitäten in abnormaler Haltung, ferner mimische Störungen. Sie beruhen vielleicht auf Schädigungen der kortico-thalamischen Verbindungen.

Zahlreiche Beziehungen zur motorischen Körpersphäre sowie Beziehungen zur Wärmeproduktion und Temperaturregulierung werden angegeben. Diese Befunde sind zu wenig geklärt, um hier wiedergegeben zu werden.

Das *Corpus subthalamicum* beherbergt ein Zentrum, welches durch Vermittlung des *Centrum ciliospinale* Erweiterung der Pupille erzeugt, diesem also übergeordnet ist. Reizung des *Corpus subthalamicum* wirkt bei erhaltenem Sympathikus pupillenerweiternd. Die Reizung ist auch wirksam, wenn die von der Großhirnrinde kommenden Fasern degeneriert sind, muß also durch ein autochthones Zentrum im *Corpus subthalamicum* wirken. Die wirksame Stelle liegt an der Zwischenhirnbasis unter dem *Tractus opticus lateral* vom *Infundibulum*. Isolierte Zerstörung dieser Gegend bewirkt, daß bei Schmerzreizen die Pupillen sich nicht mehr erweitern.

Im vorderen medialen Teile des Zwischenhirnes liegt das Zentrum für die Regulierung der Körpertemperatur (s. S. 297). Reizung dieser Stelle durch grobe mechanische Läsionen, durch Elektrizität oder chemische Stoffe erzeugt bei Hunden und Kaninchen eine Steigerung der Körpertemperatur um 2°, die bis zu zwei Tagen anhalten kann, wenn der Eingriff in Verletzung durch Stich besteht. Abkühlung der Gegend bewirkt Steigerung, Erwärmung bewirkt Sinken der Körpertemperatur. Näheres siehe S. 294 ff..

Alterationen am Boden des Ventrikels haben vasomotorische Störungen in Form von Minderung des Gefäßtonus zur Folge. Es scheint daher die Annahme berechtigt, daß im Zwischenhirn ein Zentralapparat des Sympathikus gelegen ist.

V. Corpus striatum.

Das *Corpus striatum* wird durch die innere Kapsel (s. S. 181) in zwei Teile geteilt, die als *Nucleus caudatus*, Schweifkern, und *Nucleus lentiformis*, Linsenkern, bezeichnet werden. Der Linsenkern läßt einen lateralen Teil, das Putamen, und einen medialen, den *Globus pallidus*, erkennen, welche durch weiße Faserzüge, die *Laminae medullares*, getrennt sind.

Sowohl Schweif- als auch Linsenkern haben Verbindungen mit der Hirnrinde: Stabkranzfasern. Ferner sind der Schweifkern und das Putamen des Linsenkernes mit dem Thalamus verbunden; die Fasern nehmen ihren Weg dahin über den Globus pallidus: Radiatio strio-thalamica. An der Basis des Linsenkernes als Ansa lenticularis verlaufen Fasern, die aus den Laminae medullares und dem Globus pallidus stammen, medialwärts zur Regio subthalamica: Radiatio strio-subthalamica. Sie treten in Verbindung teils mit dem ventralen Teile des Thalamus, teils mit dem Corpus subthalamicum, teils mit dem Nucleus ruber. Einige Fasern gehen noch tiefer ins Mittelhirn zu den hinteren Vierhügeln und zur Substantia nigra.

Die bei Reizung des Streifenhügels beobachteten Effekte auf Blutdruck, Pulsfrequenz, Atmung und Körpermuskulatur werden hier übergangen, weil sie vermutlich auf Mitreizung der inneren Kapsel beruhen. Von einer Reihe von Autoren konnten sie nicht beobachtet werden. Auch nach Zerstörung des Corpus striatum lassen sich bei Tieren charakteristische Dauersymptome nicht beobachten.

Neuerdings hat man bei Erkrankungen des Corpus striatum charakteristische Symptome beobachtet, die unter dem Begriff der amyostatischen Erscheinungen zusammengefaßt werden. Man versteht darunter Bewegungsstörungen, welche teils in Reizerscheinungen wie in allgemeiner Spannung der Körpermuskulatur einschließlich der mimischen bestehen. Weiter zeigen sie sich in gröberen Zitterbewegungen besonders bei willkürlichen Muskelaktionen. Die Reizerscheinungen können bis zu epileptiformen Krämpfen anschwellen. Anderenteils zeigen sich vorübergehende Lähmungen der Muskulatur. Der Pathologie sind diese Erscheinungen in den Krankheitsbildern der Chorea, Athetosis, Paralysis agitans und der *Wilson'schen* Krankheit bekannt. Als anatomische Grundlage hat man, besonders charakteristisch für die *Wilson'sche* Krankheit, Veränderungen im Linsenkern gefunden. Eine vollkommen befriedigende Erklärung dieser Erscheinungen zu geben, ist zur Zeit unmöglich. Man versucht sie unter dem gemeinsamen Gesichtspunkte der Störungen des Muskeltonus zusammenzufassen und nimmt an, daß vom Corpus striatum aus Hemmungsimpulse für den Tonus aller Muskeln abgehen, vielleicht über den Nucleus ruber und die rubrospinale Bahn. Das wäre ein Weg zu dem System der Pyramidenbahn. Während nun vom Kleinhirn aus das Muskelsystem im Ausmaß der Bewegungen beherrscht werden soll, denkt man sich vom Striatum aus den zeitlichen Ablauf regulierend beeinflusst. Vor allem soll dieser Einfluß in der Erhaltung des Spieles der synchronen Kontraktion der Agonisten und Erschlaffung der Antagonisten beruhen (s. S. 157). Es wird auch versucht, die einzelnen Muskelgebiete im Corpus striatum zu lokalisieren. Die Kenntnisse sind indessen hierüber gering, man weiß nur, daß Totalerkrankungen die gesamte Muskulatur beeinflussen, Lokalerkrankungen einzelne Muskelgebiete. Völlige Klarheit besteht aber auch in dieser Hinsicht nicht.

F. Das Großhirn.

Die Funktionen des Großhirns hat man teils durch Ausrottung desselben, teils durch Reizung festzustellen versucht. Auf diese Weise ist man in der Lage, die Ausfallserscheinungen mit den Reizeffekten zu vergleichen. Ein voll-

kommenes Bild geben beide Methoden nicht, denn Eingriffe in das Zentralnervensystem haben vielfach eine schädigende Wirkung nicht nur auf die direkt betroffenen, sondern auch auf fern davon liegende Teile. Man hat diese Erscheinung als Schock oder als Diaschisis bezeichnet. Die Wirkung klingt in der Regel bald ab, so daß nach operativen Eingriffen ein klares Bild der Folgen, z. B. einer Exstirpation nicht unmittelbar nach der Operation zu erlangen ist. Andererseits hat die Natur, wie überall, im Organismus so reichlich vorgesorgt, daß für ausgefallene Teile des Zentralorganes andere die Funktion übernehmen können. Ich erinnere an den Reichtum an motorischen und sensorischen Wegen vom und zum Zentralorgan. Auch durch die letztere Möglichkeit kann das Bild getrübt werden, indem Funktionen, die vorübergehend ausgefallen waren, sich wiederherstellen. Es ist klar, daß es schwierig sein kann, festzustellen, was Wirkung der Diaschisis und was vikariierende Funktion ist.

I. Folgen der Entfernung des Großhirnes.

Die Ausrottungen des Großhirns sind in großer Zahl an einer Reihe verschiedener Formen des Wirbeltierreiches vorgenommen worden von den niedersten Stufen der Wirbeltiere an bis zum *Macacus rhesus* hinauf, ja auch am Menschen liegen Beobachtungen vor von vollkommenem Mangel des Großhirns.

Bei *Amphioxus* lauten die Angaben über die Folgen der Hirnausschaltung verschieden. Nach einem Autor kann man das Tier in eine Reihe von hintereinanderliegenden Stücken teilen, deren jedes bei mechanischer Reizung Ortsbewegungen ausführt. Danach bestände also das Tier aus gleichwertigen Segmenten. Ein anderer Autor hat gefunden, daß der vordere Teil des Zentralnervensystems eine dominierende Rolle spielt. Nach seiner Ausrottung hören die spontanen Bewegungen auf, das Tier bewegt sich nur noch auf Reize.

Bei den Knochenfischen, z. B. bei *Squalius cephalus*, welche allerdings des Hirnmantels entbehren, hat die Ausrottung des Großhirns keine merklichen Folgen. Die Tiere unterscheiden danach Regenwürmer von Bindfadenstücken bei der Nahrungsaufnahme, bevorzugen Insekten als Nahrung vor Regenwürmern, rote Oblaten vor weißen. Köder nehmen sie nicht aus der Hand, wohl aber von der Angel. Liebeswerben ist erhalten.

Abtragung der Decke des Mittelhirnes macht das Tier blind, Resektion des ganzen Vorder-, Zwischen- und Mittelhirns zerstört die Äquilibration — das Tier liegt bewegungslos auf dem Rücken — und hebt die Spontanbewegungen auf. Bewegungen auf Reizung sind erhalten.

Die Haifische, *Scyllium canicula*, verfallen nach Abtragung des Großhirns in Bewegungslosigkeit. Bei künstlicher Reizung machen sie normale Bewegungen. Die Nahrungsaufnahme hört auf. Sie ist von der Erhaltung der *Lobi olfactorii* abhängig, nach deren Ausrottung sie ebenfalls aufhört. Die Entfernung des Zwischen- und Mittelhirns wirkt wie bei den Knochenfischen.

Beim Frosche bewirkt die Wegnahme des Großhirns keine dauernde Störung. Wird auch das Zwischenhirn reseziert, so tritt Ausfall der spontanen Ortsbewegungen und der Nahrungsaufnahme ein. Alle übrigen Funktionen sind intakt. Das Tier atmet normal, kehrt sich aus Rückenlage um, bei Neigung seiner Unterlage nach dem Kopfende reagiert es durch Kopfbeugen, nach dem Hinterende durch Emporklettern. Bei Drehung um seine Vertikal-

achse macht es kompensatorische Bewegungen entgegen dem Sinne der Drehung, nach Aufhören in entgegengesetztem Sinne. Der Frosch macht Abwehrbewegungen bei Reizen, wie Anziehen der Beine bei Druck auf die Zehen, Abwischen von Säuretropfen; er flieht bei starken Reizen und vermeidet Hindernisse auf der Flucht.

Reptilien zeigen nach Großhirnwegnahme keine spontane Nahrungsaufnahme mehr. Die willkürlichen Bewegungen sind entweder beschränkt, wie bei der Schildkröte, oder aufgehoben, wie bei der Eidechse. Wird Großhirn, Zwischen- und Mittelhirn bei Schildkröten exstirpiert, so tritt eine Ruhelosigkeit ein, die sich in dauernder Bewegung äußert. Die Bewegungen tragen dabei den Charakter des Schwankenden.

An Vögeln liegen vielfache Beobachtungen bei Tauben vor. Nach der Wegnahme beider Hemisphären verfallen die Tiere in einen schlafartigen Zustand. Sie sitzen mit gesträubtem Gefieder, geschlossenen Augen und angezogenem Kopfe regungslos da. Flugreflex, Gehreflex nach Kotentleerung (einige Schritte vorwärts) sowie Abwehrreflex sind erhalten. Nach drei bis vier Tagen zeigen die Tiere Erregungszustände, welche sich in dauerndem Wandern bald im Geh-, bald im Laufschrift äußern. Danach kommen Schlafperioden. Nachts schläft das Tier. Die Bewegungen werden durch Gesichtseindrücke ausgelöst, wie man daran erkennt, daß das Tier Hindernisse vermeidet. Beim erzwungenen Fliegen setzt sich die Taube unter richtiger Distanzbemessung auf eine Stange, ja es gelingt, das Tier von einer Platte auf eine mehrere Meter entfernte Stange spontan fliegen zu lassen.

Im übrigen fehlt dem Tiere jedes Urteil über die Natur der es umgebenden Dinge. Alle Hindernisse werden gleich bewertet, ob sie aus toten Körpern, aus Tieren gleicher Art oder gar aus feindlichen Tieren bestehen, sie werden umgangen oder überstiegen. Geschlechtliche Erregungserscheinungen zeigen sich, niemals aber Erkennung des Weibchens oder gar Begattung. Auch die Pflege der Brut wird nicht mehr ausgeübt.

Nach einigen Wochen gehen die Tiere an Abmagerung zugrunde. Die Kohlensäureabgabe ist dabei nicht erhöht, wohl aber die Stickstoffausscheidung auf fast das dreifache.

Bei Eulen und Falken sind die motorischen Störungen nach Großhirnausrottung erheblicher, besonders an den Füßen, die zum Greifen der Beute dienen. Die Tiere können aber noch Mäuse fangen, verzehren sie jedoch nicht.

Bei Säugetieren liegen Erfahrungen über die Folgen der Entfernung des Großhirns an Kaninchen, Meerschweinchen, Hunden und Affen vor. Bei allendiesen Tieren tritt nach dieser Operation oder nach Durchschneidung der Hirnschenkel langdauernde spastische Kontraktion ganz bestimmter Muskelgruppen ein (decerebrate rigidity). Es wird davon vorwiegend die Streckmuskulatur befallen, so daß Opisthotonus, Zurückbeugung des Nackens, Extension der Glieder sich zeigt. Die Erscheinungen sind an den hinteren Extremitäten geringer als an den vorderen. Die Reflexe tragen in dieser Phase tonischen Charakter. So erfolgt nach Eintauchen eines Fußes in heißes Wasser tonische Kontraktion der Beugemuskeln. Dieser Zustand verschwindet nach einiger Zeit.

In dieser neuen Phase zeigen Kaninchen normale Haltung, Lokomotion auf Reize, Putzen der Schnauze. Die Reflexerregbarkeit steigt. Abtragung auch der Sehhügel hebt die Koordination der Bewegungen auf; werden auch

die Corpora quadrigemina reseziert, so tritt eine starke Erhöhung der Reflex-erregbarkeit ein. Die Tiere überleben die Operation nicht über 12 Stunden.

An drei Hunden ist es gelungen, das Großhirn schichtweise abzutragen. In dem gelungensten Falle war es vollkommen entfernt bis auf Teile beider Streifen- und Sehhügel sowie des Unkus beider Temporallappen, deren Reste atrophisch, braun verfärbt und erweicht waren. Das Tier ist 18 Monate nach dem Eingriff getötet worden. Außer dem Großhirn war das Zwischenhirn und links die Vierhügel zerstört.

Dieser Hund bewegte sich tagsüber rastlos mit ziemlicher Sicherheit, so vermochte er eine schiefe Ebene von 20° Neigung emporzusteigen. Auf glattem Boden glitt er leicht aus, richtete sich aber wieder auf. Nachts schlief er und erwachte auf Reize. Auf Druckreize reagierte das Tier durch Strampeln, Knurren, Beißen, doch schnappte es gewöhnlich vorbei. Die Verdauung war vollkommen normal. Einige Monate nach der Operation stellten sich Ernährungsstörungen ein. Besonders der Hinterkörper magerte stark ab. Dadurch wurden die Bewegungen unsicherer, immerhin konnte das Tier noch kurz vor seinem Tode sich auf den Hinterbeinen aufrichten. Die Ursache der Ernährungsstörung konnte nicht sicher ermittelt werden (Verkürzung der Schlafdauer, Störung der Wärmeregulation?). Der Stoffwechsel des Tieres ist nicht untersucht worden.

Der Tastsinn war herabgesetzt, gegen Anblasen war das Tier unempfindlich; stärkere Tastreize erregten es bis zum Knurren und Beißen. Der Geschmackssinn reichte noch hin, um mit Chinin oder Koloquinthen durchtränkte Nahrung auszuspeien. Geruchsreaktionen ließen sich selbstverständlich nicht auslösen. Vom Sehapparat war nur die Reaktion der Pupillen auf Licht sowie der Lid-schluß bei intensiver Beleuchtung zu erhalten.

Anfangs mußte das Tier künstlich ernährt werden. Nach 6 Wochen traten infolge längeren Hungern spontan Leck- und Kaubewegungen ein: Vorgehaltene Milch leckte der Hund aus, Fleisch, das seine Schnauze berührte, ergriff und kaute er. Die Fähigkeit des Aufsuchens der Nahrung blieb verloren.

Die Intelligenz war gleich Null. Gegen Streicheln, Locken, Erschrecken war das Tier völlig apathisch. Kein Ausdruck der Freude, keine Äußerungen, aus denen man auf Gedächtnis oder Überlegung schließen könnte, wie Erkennen von Personen, methodisches Ablecken seines Körpers, Benutzen der Vorderpfoten zum Festhalten der Nahrung. Noch nach 18 Monaten zeigte der Hund dieselbe Unlust, wenn er zur Fütterung aus dem Käfig geholt wurde wie kurz nach der Operation.

Bezüglich der Nahrungsaufnahme hat man an Rindern mit zerstörtem Hirn analoge Beobachtungen gemacht wie am Hunde, auch sie fraßen spontan Gras.

An Affen sind einige Ausrottungen des Großhirns bei *Macacus rhesus* vorgenommen worden. Die beiden Hemisphären wurden mit einem Zeitintervall von 10 Tagen bis zu 1 Jahr entfernt bis auf geringe Reste. In allen Fällen hatten Nucleus caudatus, lentiformis und Thalamus sekundär gelitten.

Nach Exstirpation nur einer Hemisphäre sind unmittelbar nach dem Erwachen aus der Narkose die Erscheinungen nur gering. Der Affe sitzt aufrecht im Käfig, ernährt sich spontan, klettert, ja verscheucht mit der Hand Fliegen vom Kopfe. Dann kommt eine Zeit, in welcher der Affe einen schlaf-

süchtigen Eindruck macht, indem er mit vornübergeneigtem Kopfe sitzt oder auf dem Bauch liegt. Nach einem Monat hat sich das Tier soweit erholt, daß es sich bei oberflächlicher Betrachtung kaum von einem normalen unterscheidet. Bei genauer Beobachtung zeigen sich die gekreuzten Extremitäten paretisch, die vorderen stärker als die hinteren. Auch im Gebiete des Mundfazialis zeigen sich Paresen. Die Lokomotion ist kaum gestört, wohl aber die Einzelbewegungen besonders der Hand und der Finger. Willkürbewegungen sind möglich, besonders wenn die gesunden Glieder Bewegungsbeschränkungen erfahren. Die Reflexe sind normal. Die taktilen Empfindungen sind auf der gekreuzten Seite herabgesetzt. Schmerz- und Temperaturempfindungen sind erhalten. Lichtreflex der Pupillen und Augenbewegungen sind normal, es besteht dauernde Hemianopsie. Hörstörungen ließen sich nicht nachweisen. Das psychische Verhalten war normal. Unterschiede zwischen rechter und linker Hemisphäre ließen sich nicht beobachten.

Ausrottung beider Hemisphären erzeugte dagegen schwere Störungen. Alle Tiere gingen danach bald zugrunde in 1—26 Tagen. Das Tier, welches am längsten aushielt, erlag heftigen Durchfällen. Die Bewegungen des Kopfes und der Augen waren ungehindert, die der Extremitäten geschädigt. Vielfach wurde dieselbe Bewegung mehr als hundertmal hintereinander gemacht. Aufrechtsitzen, Greifen mit den Armen war möglich. Taktile und Schallreize lösten motorische Aktionen der Skelettmuskeln aus, Lichtreize nur Pupillenverengung. Spontaner Nystagmus. Schreien bei Schmerzreizen zeigte sich, aber kein Mienenspiel. Der Schluckakt war erhalten. Deutlich war ein Wechsel zwischen schlafendem und wachendem Zustande.

Auch am Menschen hat man Beobachtungen bei Mangel des Großhirns gemacht. Bei einem vierjährigen Kinde fehlten die Hemisphären vollkommen, der Thalamus war bis auf das Ganglion habenulae atrophiert. Ferner fehlten die Faserzüge zum Nucleus ruber, zu den Corpora quadrigemina, zum Stratum intermedium pedunculi, die Bahnen des Pes pedunculi, endlich die Züge, welche an den Brückenganglien enden.

Das Kind ernährte sich durch Saugen aus einer Flasche, unternahm aber niemals eine Bewegung zum Ergreifen der Flasche, zeigte auch keine Spur von Hunger. Spontanbewegungen fehlten, das Kind änderte seine Lage nicht, auch nicht, wenn es sich beschmutzt hatte. An Reizerscheinungen von seiten der motorischen Sphären wurden Opisthotonus und andauerndes Schreien beobachtet. Letzteres konnte durch Reiben des Kopfes oder durch Anpressen des Kindes an die Mutter aufgehoben werden. Bei Geräuschen schreckte es zusammen. Bei starker Belichtung wurden die Lider geschlossen. Keine Zeichen von Sehfähigkeit zeigten sich. Seelische Tätigkeiten fehlten vollkommen.

Wie man sieht, nehmen die Ausfallserscheinungen nach Hirnverlust in der Wirbeltierreihe mit der Vervollkommnung der Organisation zu, doch reicht der Rest des Zentralnervensystems aus, um den Organismus am Leben zu erhalten. Die Folgen der Ausrottung bestehen also darin, daß die willkürlichen Handlungen erlöschen, das Individuum wird danach zur Maschine, der jede Willkür zu fehlen scheint. Deshalb hat man das Großhirn auch als Seelenorgan bezeichnet.

II. Die motorischen und sensiblen Rindenfelder des Großhirnes.

Es hat sich zeigen lassen, daß gewisse Teile der Großhirnrinde zu der Muskulatur und zu den sensorischen Organen des Körpers in besonders naher Beziehung stehen, andere Teile der Hirnrinde dagegen nicht. Von den ersteren hat man Bahnen ausgehen oder in ihnen enden sehen, welche mit den motorischen oder sensorischen Bahnen der distalen Teile des Zentralnervensystems in nahem Zusammenhang stehen, man nennt diese Gebiete deshalb Projektionsfelder oder Stabkranzgebiete. Die übrigen Teile aber Binnenfelder oder Assoziationsgebiete, weil sie die Verknüpfungen der Rindenteile untereinander vermitteln. Auf diesen Unterschied in den Funktionen der Rindengebiete weist auch die zeitliche Verschiedenheit in der Entwicklung der Markscheiden hin, welche den Nervenverbindungen dieser Gebiete umgelagert sind.

1. Die Projektionsfelder.

a. Die motorischen Rindenfelder.

1. Einfluß auf die quergestreiften Muskeln.

Die nahen Beziehungen gewisser Rindengebiete zur Muskulatur des Körpers zeigt sich darin, daß gewisse Teile der Hirnoberfläche, durch Reize erregt, Bewegungen in der Muskulatur des Körpers auslösen, andere ebenso bestimmt abgrenzbare Gebiete dagegen nicht. Man hat zeigen können, daß die Ganglienzellen der Rinde gereizt werden und nicht die von ihnen ausgehenden Neuriten; denn die Latenzzeit der Muskelzuckung ist größer, wenn die graue Substanz erhalten ist, als wenn nach Abtragung derselben die darunterliegende weiße Substanz gereizt wird. Die auf Reiz Körperbewegungen erzeugenden Rindenteile nennt man motorische Rindenfelder. Unter normalen Verhältnissen fließen diesen Gebieten die natürlichen Reize durch afferente Fasern zu, welche aus der Körperfühlsphäre der hinteren Zentralwindung stammen. Man kann deshalb auch von der hinteren Zentralwindung aus durch Reize motorische Effekte erzeugen.

Bei Reizung eines motorischen Rindenfeldes tritt die Muskelbewegung vorwiegend auf der gekreuzten Seite des Körpers ein. Das hat sich bei allen daraufhin untersuchten Wirbeltieren nachweisen lassen. Es ist nach dem Verlauf der Bahnen auch zu erwarten. Je höher organisiert das Wirbeltier ist, um so differenzierter ist der Effekt der Reizung verschiedener Punkte der motorischen Zone. Während beim Hunde große Gruppen von Muskeln bei Reizung eines Punktes in Aktion geraten, ist die Folge beim Menschen und beim Affen auf wesentlich geringere Gebiete beschränkt. Niemals kann man jedoch Kontraktion einzelner Muskeln beobachten, sondern stets sind es Bewegungen von Muskelgruppen, wie sie beim natürlichen Gebrauch der Muskeln vorkommen. Wie hierbei niemals eine gleichzeitige Zusammenziehung wahrer Antagonisten vorkommt, so auch bei den Muskelzuckungen infolge von Hirnreizung. Ja man beobachtet Erschlaffung der Antagonisten! Das ist besonders deutlich an den Augenmuskeln, bei Innenwendung erschlafft der Außenwender und umgekehrt; aber auch andere Muskeln verhalten sich so.

Die motorischen Rindenfelder liegen bei allen Säugetieren im vorderen Abschnitte der Rinde. Beim Orang-Utang, Gorilla und Schimpansen ist man in der Lokalisation im wesentlichen zu demselben Resultat gekommen wie

paracentralis. In diesem Bereiche liegen die Reizorte für die seitlichen Bewegungen des Kopfes und der Augen im hinteren Teil der zweiten Frontalwindung, für die Gesichtsmuskulatur im unteren Teil der vorderen Zentralwindung, für die Muskeln der oberen Extremität im mittleren, der unteren Extremität im oberen Teil dieser Windung. Zwischen dem Feld für untere und obere Extremität liegt das für die Muskulatur des Rumpfes. Der Lobulus paracentralis scheint oberer und unterer Extremität zugeordnet zu sein. In diesen Feldern sind die Reizpunkte für die einzelnen Muskelgruppen durch unerregbare Gebiete getrennt, während sie schon bei niederen Affen sich vielfach überlagern. Das Gesagte erläutert Abb. 120.

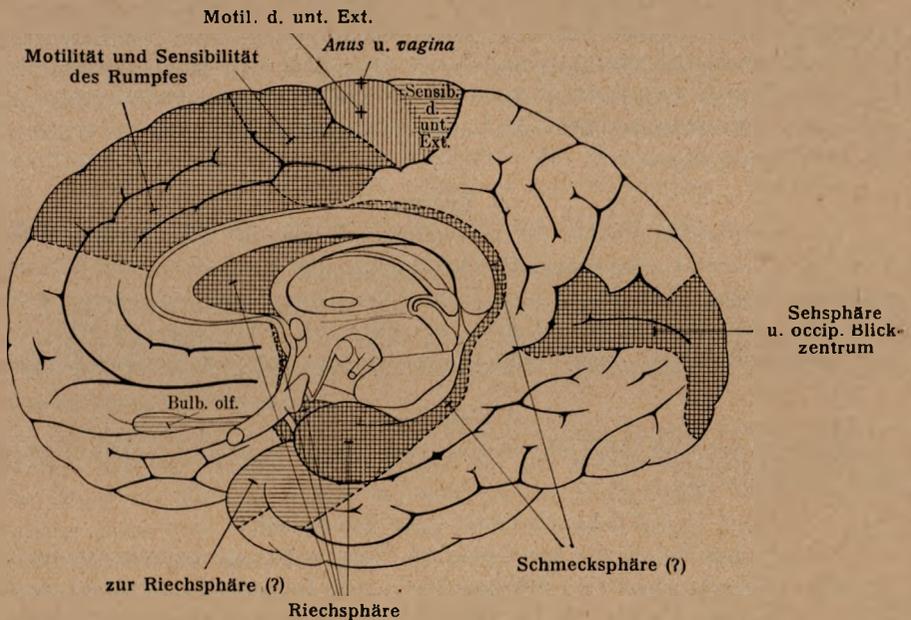


Abb. 120 b.

Lokalisation in der Großhirnrinde des Menschen.
(Umriß nach *Flechsig*.)

Lokalisation der Foci in der vorderen Zentralwindung wesentlich nach *F. Krause*.
(Innenfläche.)

Außer von den genannten motorischen Rindenfeldern lassen sich von den sensorischen motorische Reizeffekte erzielen. So ruft Reizung der Temporalwindungen Bewegungen des Ohres der Gegenseite hervor; Reizung der Rinde hinter dem Gyrus angularis erzeugt beim Affen Augenwendung nach der Gegenseite, je nach der Lage des Reizpunktes sind die Blicklinien dabei in Primärlage erhoben oder gesenkt; ferner lassen sich von hier Bewegungen der Augenlider und der Pupille sowie des Kopfes auslösen. Beim Menschenaffen (Schimpanse) ist derselbe Effekt von den beiden Lippen der Fissura calcarina zu erreichen.

Außer diesem okzipitalen Blickzentrum gibt es noch ein prae-centrales, welches im Frontalhirn liegt. Seine Reizung erzeugt Bewegung der Augen nach der Gegenseite und Erweiterung der Pupille.

2. Einfluß auf vegetative Funktionen.

a. Glatte Muskeln.

Bei Reizung der Umgebung des Sulcus cruciatus beim Hunde sind Bewegungen des Darmes, der Blase und des Uterus sowie Hemmung der Magenbewegung beobachtet. Für den Detrusor vesicae liegt der Focus in der medialen Partie der hinteren Zentralwindung, für den Sphincter mehr lateral. Nahe dabei sind Foci für Erektion und Ejakulation. Vom oberen Rande der vorderen Zentralwindung und vom Lobus paracentralis hat man beim Affen Kontraktion und Erschlaffung des Sphincter ani und der Vagina erhalten.

β. Drüsenabsonderung.

Als Effekt der Rindenreizung ist wiederholt Speichelabsonderung beschrieben. Die Angaben über den Reizort sind verschieden. Nach Reizung lateral vom vorderen Abschnitt des Gyrus sigmoideus tritt Magensaftsekretion beim Hunde ein. Ausrottung des Gebietes soll die Appetitsaftabsonderung verhindern. Reizung der Mitte der vorderen Zentralwindung soll das Pankreas zur Sekretion bringen.

γ. Atmung.

Von bestimmten Stellen der motorischen Felder hat man Stillstand der Atmung in Inspirationsstellung, Beschleunigung und Verflachung der Atmung auslösen können. Der Focus liegt beim Affen lateral vor dem oberen Ende des Sulcus praecentralis, medial davon ein Focus für Vertiefung und Stillstand in Inspirationsstellung. Auch Schnüffelbewegungen hat man auslösen können.

δ. Zirkulation.

Reizung gewisser Teile der motorischen Region erzeugt Vasokonstriktion und Vasodilatation.

3. Elektromotorische Reizeffekte.

Bei Reizung der Rinde kann man an Rückenmarksquerschnitten und an vorderen Wurzeln negative Schwankungen des Demarkationsstromes nachweisen. Umgekehrt kann man bei Reizung hinterer Wurzeln negative Schwankung an Strömen der Hirnrinde erzeugen, aber nicht nach Reizung vorderer (vgl. die Irreziprocität der Reflexe S. 159).

4. Bilaterale Wirkungen.

Wenngleich die Effekte einseitiger Hirnrindenreizung vorwiegend in Kontraktion der Muskulatur der Gegenseite bestehen, so bleibt der Effekt doch nicht darauf beschränkt. Gewisse Bewegungen erscheinen stets bilateral, wie z. B. die Bewegungen der Augen. Stets kontrahieren sich gleichzeitig bei linksseitiger Reizung des Rindenfeldes der rechte M. rectus externus und der linke M. rectus internus. Auch finden dabei die entsprechenden Erschlaffungen der Antagonisten statt. Auch die Gesichtsmuskulatur mit Einschluß des Buccinators, die Stimmband- und Zungenmuskulatur reagiert bilateral, wenn auch auf der Gegenseite stärker. Im übrigen gelingen Wirkungen auf die gleiche Seite nur bei sehr starken Reizen. Die Kontraktionen der gleichseitigen Muskeln haben einen tonischen Charakter, ihre Latenzzeit ist größer. Das weist darauf hin, daß sie in mittelbarer Abhängigkeit von dem gereizten Rindenfeld stehen. An welchem Orte die Reizübertragung stattfindet, ist

nicht sicher, jedenfalls nicht im Rindenfeld der Gegenseite, nach dessen Wegnahme die gleichseitige Wirkung bestehen bleibt.

5. Rindenepilepsie.

Bei sehr starker und anhaltender Wirkung des Reizes werden allgemeine Muskelkontraktionen ausgelöst. Sie tragen den Charakter epileptischer Krämpfe. Die Muskelkontraktion besteht im Anfang des Anfalles in einem tonischen Krampf, der in klonischem Krampf abklingt. — Der tonische Krampf ist ein Tetanus, während dessen der Muskel dauernd verkürzt ist, während der klonische Krampf ein unvollkommener Tetanus ist, bei welchem die tetanische Verkürzung nach und nach geringer wird. — Der Ablauf des epileptischen Anfalles bei Rindenreizung ist ganz charakteristisch. Die Krämpfe beginnen auf der gekreuzten Seite in der Muskulatur, welche dem gereizten Rindenfeld entspricht. Sie breiten sich auch auf der gekreuzten Seite vom Kopf zum Schwanz, danach auf der gleichen Seite vom Schwanz zum Kopfe aus, wenn die erste Erregung am Kopfe statthatte. Die Krämpfe greifen auch dann auf die gleiche Seite über, wenn das Rindenfeld der Gegenseite ausgerottet ist. Die Übertragung muß also nicht unbedingt hier statthaben. Nach Durchschneidung des Balkens bleibt der gleichseitige Krampf aus.

6. Bedeutung des Balkens.

Daß die Verknüpfung der beiden Hemisphären auch ohne Balken vorhanden ist, zeigen die Versuche von Durchtrennung des Balkens von vorn nach hinten, sowie die Beobachtungen von vollkommenem Balkenmangel. Beides verursacht keinerlei Störungen.

Andererseits unterliegt es, wie der eben erwähnte Versuch beweist, keinem Zweifel, daß der Balken Verbindungen für die beiden Hemisphären bildet. Man kann die Fasern, welche die motorischen Rindenfelder verbinden, im Balken reizen und dadurch bilaterale Muskelkontraktionen auslösen. Man erhält dabei hinter dem Rostrum beginnend und vor dem Splenium endigend bei Reizung der Balkenoberfläche folgende Effekte: Bewegungen des Kopfes und der Augen (bei Reizung hinter dem Knie); beider Arme im Schultergelenk und der oberen Rumpfhälfte; der Unterarme, Hände und Finger; der hinteren Rumpfhälfte und des Schwanzes; der hinteren Extremitäten. Wird ein motorisches Rindenfeld entfernt, so fallen die ihm entsprechenden Bewegungen aus. Die motorischen Effekte der Reizung des Balkens sind also von den Rindenfeldern vermittelt.

7. Folgen der Ausrottung des motorischen Rindenfeldes.

Daß die motorischen Rindenfelder für die Bewegungen der Tiere nicht unbedingt erforderlich sind, beweisen die oben S. 193ff. geschilderten Versuche der partiellen und totalen Ausschaltung des Großhirns. Aus ihnen geht hervor, daß ein Affe noch intendierte Bewegungen mit den Muskeln der linken Körperhälfte ausführen kann, wenn ihm die ganze rechte Hemisphäre fehlt. Analoge Erscheinungen zeigen sich auch nach partiellen und totalen Ausrottungen des motorischen Rindenfeldes.

Ausrottung eines motorischen Bezirkes beim Hunde erzeugt zunächst eine gekreuzte Lähmung, die sich jedoch bis auf eine bleibende geringere Geschicklichkeit zurückbildet.

Bei einem dressierten Hunde wurden beide motorische Rindfelder abgetragen. Nach Abklingen der Lähmung gelang es, den Hund aufs neue zu dressieren, also ihn neue Bewegungskomplexe erlernen zu lassen. Die Bewegungen blieben aber ungeschickter als vorher: sie waren nicht so fein abgestuft und geschahen mit überflüssigem Aufwand an Kraft. Isolierte Bewegungen einzelner Extremitäten, wie „Pfote geben“, waren unmöglich. Analoge Erscheinungen sind am Affen beobachtet worden, ebenso am Menschen nach Läsionen der motorischen Rindfelder. Man kann dieselben Effekte wie durch Ausrottung auch durch Abkühlung der Rindfelder erzeugen.

Auf welchen Wegen die willkürliche Aktion der Muskeln nach Ausschaltung der Rindfelder restituiert wird, ist dunkel.

Es scheint aber zur Umbildung der Funktion der Zentralorgane gar keiner Ausrottungen von nervöser Substanz zu bedürfen. Das beweist der Versuch von *Marina*. Wenn man bei einem Affen den Rectus medialis oculi und den Obliquus superior am Bulbus abtrennt, dann die Sehnenreste mit dem nicht-zugehörenden Muskel, also Rektusansatz mit Obliquusbauch und umgekehrt vernäht, so vertreten die Muskeln nach wenigen Tagen die Funktion ihrer Vorgänger vollkommen, ja der neue Innenwender assoziiert seine Kontraktion mit der des Sphinkter iridis. Analoge Beobachtungen liegen in großer Zahl vor. Sie beweisen die ungeheure Umbildungsfähigkeit der Zentralorgane.

b. Die sensorischen Rindfelder.

Wie gewisse Teile der Hirnrinde in besonders naher Beziehung zu den motorischen Apparaten des Körpers stehen, so läßt sich zeigen, daß auch die sensorischen Einrichtungen des Körpers mit gewissen Gebieten der Hirnoberfläche eine besonders nahe Verknüpfung haben.

Diese Regionen bezeichnet man als Sinnesphären oder sensorische Rindfelder. Man unterscheidet eine Fühlphäre, Sehsphäre, Hörsphäre, Riechphäre, Schmeckphäre.

1. Körperfühlsphäre.

Ausrottungen der motorischen Rindfelder erzeugen sowohl bei Affen als auch bei Hunden neben der Bewegungsstörung ausgesprochene Schädigungen der sensorischen Funktionen. So erzeugt z. B. Zerstörung des motorischen Fazialisgebietes auf der gekreuzten Gesichtsseite Störung in der Wahrnehmung der Tasteindrücke. Rottet man die ganze motorische Region aus, so treten analoge Störungen im ganzen Bereiche des Körpers auf. Auf diesen Störungen beruht vermutlich der mangelhaftere Gebrauch der Muskulatur des Hundes nach Ausrottung der motorischen Sphäre. Ein derartiger Hund merkt nicht, wenn seine Extremität in kaltes Wasser eingetaucht wird oder wenn er mit den Dorsalseiten der Zehen auftritt. Gleich starke Reize empfindet er ausnahmslos zuerst auf der gleichen Seite. Beim Affen ist die Verknüpfung von motorischer und sensorischer Region nicht so innig. Während das motorische Feld der vorderen Zentralwindung angehört, liegt die Fühlphäre vorwiegend in der hinteren und nur zu einem kleinen Teil in der vorderen Zentralwindung. Nach Wegnahme der Rinde der hinteren Zentralwindung zeigt das Tier auf der gekreuzten Seite starke Veränderungen in den Bewegungen der Extremitäten. So sind die Bewegungen des Armes ataktisch, führen gewöhnlich nicht zu dem intendierten Ziele und werden deshalb von dem Tiere nur im Notfall

angewendet unter Kontrolle des Auges. Nach Ausrottung beider hinterer Zentralwindungen treten derartige Störungen an beiden Körperhälften auf. Nach klinischen Beobachtungen scheinen auch beim Menschen die vordere und die hintere Zentralwindung, besonders die letztere und die Parietalwindungen, die sensorischen Felder zu sein. Bei Zerstörung dieser Gegenden sind Druck- und Temperaturempfindungen herabgesetzt, meistens jedoch nicht aufgehoben. Der Schmerzsinne leidet kaum merklich, dagegen sind die Lage- und Bewegungsempfindungen hochgradig gestört. Die Stellung der Glieder wird nicht erkannt, auch nicht passive Bewegungen derselben.

Mit diesen physiologischen Erfahrungen stimmen auch die anatomischen Tatsachen über die Endigung der afferenten Bahnen in der Hirnrinde gut überein.

2. Sehsphäre.

Zahlreiche Versuche an Tieren und klinische Beobachtungen an Menschen haben gezeigt, daß die Rinde des Okzipitallappens in besonders naher Beziehung zum Sehorgan steht. Die Folgen der Ausrottung dieses Gebietes sind allerdings bei den verschiedenen Säugetierformen sehr verschieden.

Beim Hunde erzeugt Verlust beider Okzipitallappen Amblyopie. Daß danach noch Reaktion auf optische Eindrücke besteht, zeigt sich daran, daß der Hund beim Gehen Hindernisse durch Kontrolle des Auges vermeidet. Bei einseitiger Ausrottung des Okzipitallappens zeigt das Tier gleichseitige Hemi-Amblyopie, d. h. es verwertet die Gesichtseindrücke von den Netzhauthälften nicht mehr. So frißt es z. B., wenn man den Fußboden mit Wurststücken bestreut, nach Ausrottung des rechten Okzipitallappens nur die auf der rechten Seite seines Gesichtsfeldes liegenden Wurststücke.

Wenn beim Menschen ein Okzipitallappen zugrunde geht, so erblindet er auf den gleichnamigen Netzhauthälften mit Ausnahme der Maculagegend. Man bezeichnet diesen Zustand als Hemianopsie. Während ein Hund nach gleicher Operation nur die Fähigkeit verliert, die Eindrücke von der einen Gesichtsfeldhälfte zu verwerten, wird der Mensch in diesem Gesichtsfeldbereich wirklich blind. Nach beiderseitiger Zerstörung der Hinterhauptslappen tritt beim Menschen völlige Erblindung ein. Dieselben Erscheinungen zeigt ein Affe nach einseitiger oder beiderseitiger operativer Entfernung des Hinterhauptlappens.

Diese Erfahrungen stimmen mit den anatomischen Daten gut überein.

Daß die Macula lutea von der Sehstörung bei einseitiger Ausrottung des Okzipitallappens nicht mit betroffen wird, ist wohl begreiflich, da von ihr aus in jeden von beiden Okzipitallappen Nervenfasern einstrahlen.

Der Zustand der Blindheit, welcher durch Ausrottung von Okzipitallappensubstanz erzeugt wird, unterscheidet sich sehr wesentlich von der Blindheit, welche durch Schädigung des Augapfels hervorgerufen ist. Ein Augenkranker empfindet die Lücke im Gesichtsfelde, während der mit Hirndefekt Behaftete kein Bewußtsein des Ausfalls hat.

Es kommt auch vor, daß die Verbindungen vom Okzipitallappen zu anderen Teilen der Hirnrinde geschädigt sind, während die ganze Sehstrahlung bis zur Rinde dieses Lappens intakt ist. In solchem Falle fehlt die psychische Verwertung der Gesichtseindrücke. Man bezeichnet diesen Zustand als Seelenblindheit. Solche Menschen sind z. B. imstande, Objekte, die vor ihnen

liegen, zu sehen, auf sie hinzudeuten, aber nicht zu zählen, obwohl das Vermögen zu zählen an sich nicht geschädigt ist.

Auf die zahlreichen Bestrebungen, räumliche Beziehungen herzustellen zwischen der Oberfläche der Netzhaut und der Oberfläche des Okzipitallappens, kann hier nur verwiesen werden.

3. Hörsphäre.

Über die zentrale Lokalisation des Gehörsinnes sind die physiologischen Daten wenig übereinstimmend. Aus der Anatomie geht hervor, daß die Endstrahlung des Gehörnerven in der Rinde des Schläfenlappens endet. In Übereinstimmung damit steht die Angabe, daß beiderseitige Entfernung der Temporallappen vollständige Taubheit erzeugt, Ausrottung nur einer Taubheit auf dem gekreuzten Ohr. Entgegen diesen Beobachtungen ist festgestellt worden, daß Hunde, die darauf dressiert waren, nur beim Erklängen eines bestimmten Tones (Freßton) zu fressen, auch nach Ausrottung beider Temporallappen auf den Freßton reagierten. Ja, man konnte an einem Hunde nach dieser Operation eine derartige Dressur neu vornehmen. Ähnliche Beobachtungen sind auch an Affen gemacht worden. Bei einem Affen stellte sich nach Ausrottung beider Temporallappen Hörvermögen und Intellekt nach einiger Zeit vollkommen wieder her.

Beim Menschen hat man Taubheit beobachtet, wenn die beiden Querwindungen des Temporallappens in der Tiefe der Fossa Sylvii zerstört waren.

4. Riechsphäre.

Die physiologischen Daten darüber sind außerordentlich gering. Es wird angegeben, daß bei Zerstörung des Gyrus uncinatus und Hippocampi Anosmie der gleichen Seite bestand.

5. Schmecksphäre.

Auch hier liegen nur wenig Beobachtungen vor. Von einzelnen Autoren wird der vordere Pol des Temporallappens, von den meisten der Gyrus Hippocampi und der hintere Abschnitt des Gyrus fornicatus als Schmecksphäre angesehen.

2. Sensorische und motorische Funktion höherer Ordnung. Assoziationszentren.

Überblickt man die Rindenbezirke, in welchen Stabkranzfasern enden, so wird man finden, daß nur von diesen gezeigt werden konnte, daß sie in besonders naher Verbindung zu sensiblen und motorischen Organen des Körpers stehen. Es bleibt aber noch ein beträchtliches Stück Hirnrindenfläche übrig, von dem man lange Zeit angenommen hat, es sei ohne Stabkranzverbindungen. Diese Rindenteile senden Fasern aus und empfangen solche teils von Stabkranzgebieten, teils von anderen stabkranzfreien Gegenden beider Hemisphären. Man bezeichnet diese Bezirke als Assoziationszentren und unterscheidet drei: Einen frontalen, einen parietotemporalen und einen insulären Bezirk. Sie machen etwa zwei Drittel der Gesamtoberfläche des Gehirns aus. Ihnen schreibt man als Hauptleistung die assoziative Verbindung der Sinnesindrücke untereinander und der aus ihnen fließenden motorischen Erregungen zu.

Durch Läsionen im Bereiche dieser Gebiete ist beispielsweise der oben erklärte Zustand der Seelenblindheit zu erklären. Bei dieser Erscheinung finden sich die Läsionen im Bereiche des hinteren Assoziationszentrums.

Die Erfahrung über die Bedeutung der assoziativen Gebiete sind vorwiegend klinischen Ursprungs. Einiges davon soll im folgenden behandelt werden.

a. Allgemeines.

Die im vorstehenden besprochenen Funktionen der Hirnrinde bestehen in der Auslösung von Bewegungen einzelner Muskelgruppen und in der Aufnahme einzelner sensorischer Eindrücke. Sinneswahrnehmungen setzen sich aus einer Reihe von Einzelempfindungen zusammen, welche zusammengefaßt den Inhalt der Sinneswahrnehmung ausmachen. Für eine derartige Wahrnehmung prägt sich vielfach ein Erinnerungsbild ein. Wir können danach die psychische Tätigkeit auf sensorischem Gebiete in drei Teile auflösen, am besten an der Hand eines Beispiels. Das optische Bild eines Gemäldes auf der Netzhaut erzeugt durch getrennte Erregung der Netzhaupteile eine Reihe von Gesichtsempfindungen, welche durch die nervösen Leitungen zur Sehsphäre vermittelt werden. Die Summe der Einzeleindrücke wird zur Erkennung des Gesamtbildes verschmolzen. In diesem Wahrnehmungsakt liegt eine Zusammenfassung von Einzelakten, also eine Tätigkeit höherer Ordnung. Endlich vermag diese Wahrnehmung ein Erinnerungsbild zurückzulassen.

Klinische Erfahrungen über psychische Defekte haben dazu geführt, für diese drei Leistungen der Psyche besondere Apparate im Hirn anzunehmen und sie an gewisse Rindenpartien zu knüpfen. Man bezeichnet den Ort, an welchen das Empfinden geknüpft ist, als primäres, den Ort des Erkennens und Verstehens als sekundäres, den Ort des Gedächtnisses als tertiäres Zentrum. Die Zentren werden auch als sensorisches Zentrum (primäres), gnostisches oder Perzeptionszentrum (sekundäres), mnestisches sensorisches Zentrum (tertiäres) charakterisiert.

Auch auf motorischem Gebiete ist eine derartige Teilung vorgenommen, hier entsprechen die Zentren 1. dem Bewegungsantrieb für gewisse Muskeln, 2. den einzelnen komplizierten Bewegungsformen oder Handlungen (Bewegungsbild), 3. dem Gedächtnis für die einzelnen Handlungen oder Bewegungsbilder. Man bezeichnet sie daher als motorisches Zentrum (primäres), Aktionszentrum (sekundäres) und als mnestisch motorisches Zentrum (tertiäres).

Die Annahme derartiger Zentren vereinfacht die Betrachtungsweise außerordentlich. Daß wirklich präformierte Gebiete im Hirn vorhanden sind, welche die höheren psychischen Tätigkeiten vermitteln, ist nicht bewiesen. Aus Beobachtungen geht hervor, daß im Zentralorgan eine feste Verkettung sich ausbilden kann, daß aber nach deren Zerstörung neue Verkettungen entstehen können. So erzeugt Verlust eines bestimmten Teiles der linken Hemisphäre Unvermögen zu sprechen. Die alte Fähigkeit der Sprache kann sich wiederherstellen, indem ein Teil der rechten Hemisphäre die Funktion übernimmt. Ob die Defekte der höheren psychischen Funktion auf einer Läsion höherer Zentren im anatomischen Sinne oder auf einer Schädigung von Verbindungsleitungen zwischen verschiedenen Sinnessphären beruht, bleibe dahingestellt. Beide Anschauungen haben ihre Vertreter.

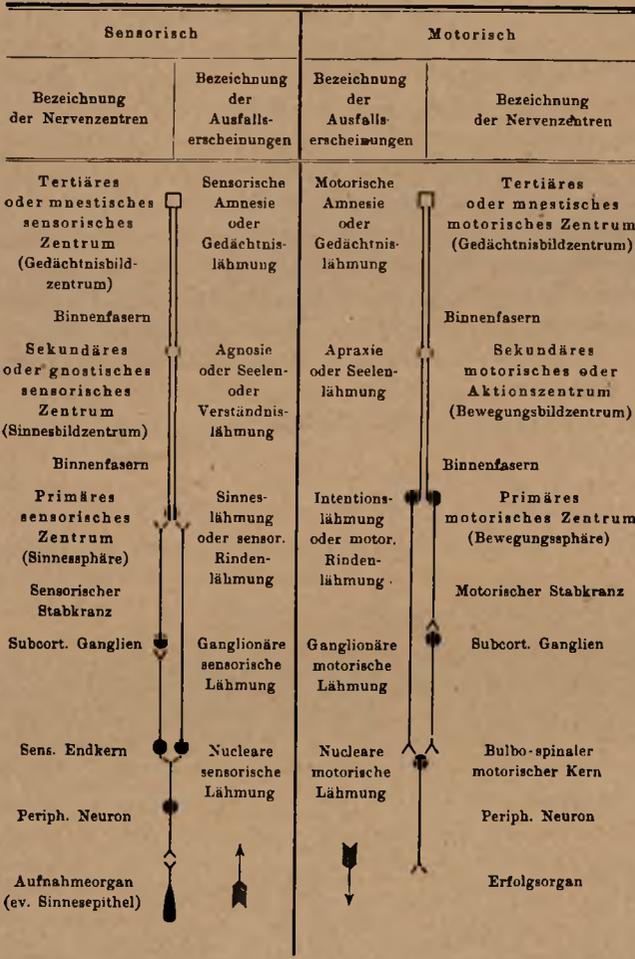
Die oben definierten sekundären und tertiären Zentren haben keine direkte Verbindung mit den peripheren sensorischen und motorischen Organen. Sekun-

däre Zentren sind miteinander und mit tertiären Zentren, ebenso tertiäre untereinander verbunden zu denken.

Welche Defekte bei dem Verluste der einzelnen Zentren entstehen, lehrt das folgende Schema aus Nagels Handbuch der Physiologie.

Höhere Zentren.

Schema ¹⁾.



¹⁾ Die schematische Verbindung des primären und des tertiären Zentrums durch Vermittelung des sekundären möge nicht den Anschein erwecken, daß daneben eine direkte Verbindung zwischen dem primären und dem tertiären Zentrum ausgeschlossen sei.

Die obigen Ausführungen werden durch das folgende Beispiel Gestalt gewinnen.

b. Analyse und Lokalisation der Sprachfunktion.

Seit langer Zeit ist bekannt, daß infolge von Gehirnerkrankung Verlust des willkürlichen Sprechens eintreten kann, während das Verständnis der Sprache unberührt bleibt. Dieser Verlust des willkürlichen Sprechens tritt

bei Rechtshändern regelmäßig ein, wenn der zwischen dem linken Ramus ascend. fissurae Sylvii und dem Sulcus praecentralis gelegene Rindenteil zerstört ist. Bei Linkshändern wirkt die Verletzung desselben Ortes der Gegen-

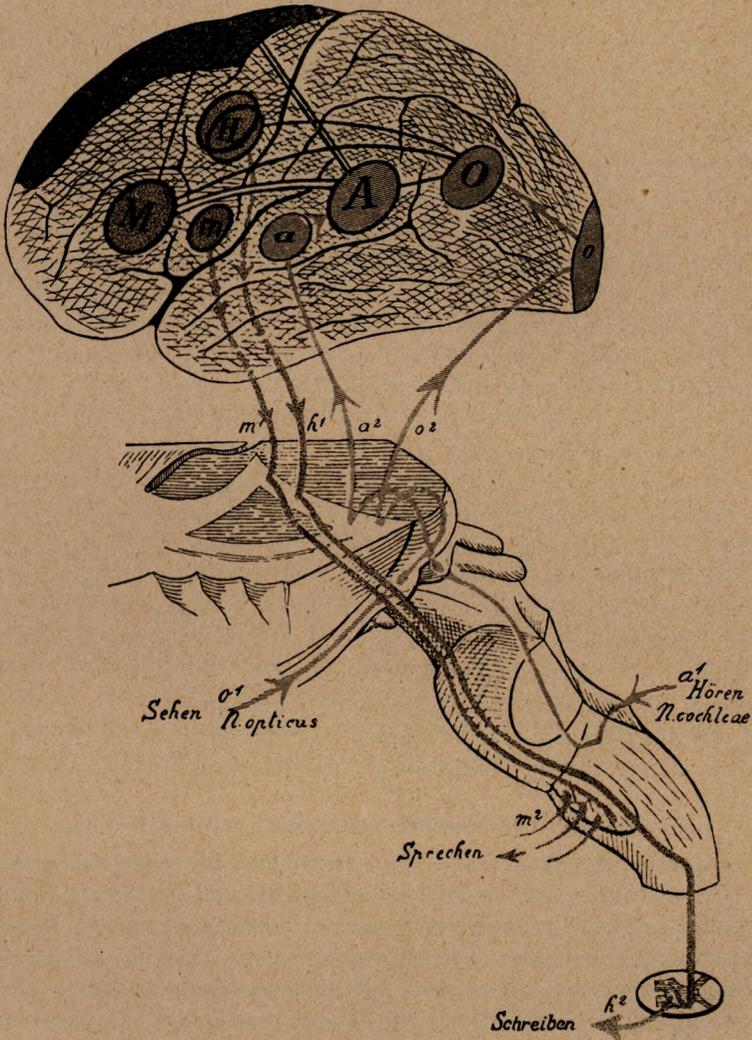


Abb. 121.

Schema der Laut- und Schriftsprache. B = Begriffszentrum, M = motorisches Sprachzentrum (Broca), A = sensorisches Sprachzentrum (Wernicke), O = optisches Buchstabenzentrum, m = motorisches Zentrum (Gesichts-, Zungen- und Kehlkopfmuskulatur), a = Hörzentrum, o = Sehzentrum, H = motorisches Zentrum der Hand, m¹ m² und h¹ h² = corticomuskuläre Bahnen für Sprechen und Schreiben, a¹ a² = Hörbahn, o¹ o² = Sehbahn. (Nach *Villiger*.)

seite analog. Man bezeichnet diese Erkrankung als kortikale motorische Aphasie. Die Muskeln, welche die Sprache erzeugen, sind dabei intakt, zum Atmen, Schlucken und Kauen, zum Mienenspiel, ja zum Singen und Pfeifen

vollkommen geschickt. Hieraus geht hervor, daß ein Zentrum höherer Ordnung beschädigt ist, man nennt dieses das motorische Sprachzentrum oder Wortbewegungsbildzentrum, auch seinem Entdecker zu Ehren das *Brocasche* Zentrum. Es stellt im Sinne der oben entwickelten Nomenklatur ein sekundäres Zentrum dar.

Eine andere Form von Sprachstörung besteht in Aufhebung des spontanen Sprechens, während das Nachsprechen erhalten ist, ebenso das Sprachverständnis. Man nimmt an, daß hierbei ein mnestisch-motorisches Zentrum verletzt ist, nämlich die Stätte des Gedächtnisses für die Wortbewegungsbilder. Die Lage dieses tertiären Zentrums ist unsicher. Man bezeichnet diese Erkrankung als mnestisch-motorische Aphasie.

Eine weitere Form von Sprachstörung besteht darin, daß das Vermögen des willkürlichen Sprechens zwar vollkommen unversehrt, dagegen das Verständnis der Sprache, also auch das Nachsprechen, aufgehoben ist. Diese Erkrankung bezeichnet man als Worttaubheit oder als kortikale sensorische Aphasie. Hier handelt es sich also um eine Form der Seelentaubheit, nämlich um Lähmung des Hörverständnisses. Diese Erscheinungen zeigen sich jedesmal, wenn auf der linken Seite die hintere Hälfte der ersten Schläfenwindung in ihrer freiliegenden Konvexität zerstört ist. Dieses Rindenfeld bezeichnet man als sensorisches oder akustisches Sprachzentrum oder als Wortklangbildzentrum oder endlich nach seinem Entdecker als *Wernickesches* Zentrum.

Endlich hat man noch eine Form der Sprachstörung beobachtet, bei welcher der Erkrankte das verlangte Wort, z. B. die Bezeichnung eines Gegenstandes nicht hervorzubringen vermag, obwohl er es aussprechen kann, wenn er es hört. Man bezeichnet diese Erkrankung als akustische Wortvergessenheit oder Amnesie für Wortklangbilder. Das Zentrum für das Wortgedächtnis darf man in der Gegend des Gyrus angularis annehmen.

Für das Zustandekommen der Sprachfunktion hat man sich Verbindungen der Zentren untereinander vorzustellen. Die Abb. 121 möge dies erläutern.

c. Analyse und Lokalisation der Schreib- und Lesefunktion.

Die Fähigkeit des Lesens und Schreibens steht in engem Zusammenhang mit der Sprachfunktion und ist gewöhnlich bei Erkrankung der Sprachzentren mitgeschädigt; es kommen aber auch selbständige Störungen des Lesens und Schreibens vor, die man Alexie und Agraphie nennt. Man denkt sich die zentralen Anordnungen folgendermaßen: der kortikalen Sehphäre, welche das primäre Sehzentrum darstellt, ist ein Lesezentrum oder Schriftbildzentrum übergeordnet. Diesem sekundären Zentrum hat man sich ein Gedächtniszentrum übergeordnet zu denken. Das Lesezentrum wird links zwischen die Gegend der Fissura calcarina und den Gyrus angularis verlegt. Das Gedächtniszentrum in die oberen Teile des linken Gyrus angularis.

Für den motorischen Teil des Schreibens denkt man sich den primären Arm- oder Fingerzentren der vorderen Zentralwindung ein besonderes motorisches Schreibzentrum übergeordnet, diesem ein Gedächtniszentrum für Schreibbewegungen. Das Zentrum für die Schreibbewegungsbilder des Armes wird in den Fuß der linken zweiten Stirnwindung verlegt. Wie bei den zentralen Sprachapparaten hat man sich auch bei dem vorgenannten Zentrum des Lesens und Schreibens Verbindungen zwischen sensorischen und motorischen Zentren

zu denken. Näher kann auf die Vorstellungen, welche man sich von diesen Verknüpfungen gemacht hat, nicht eingegangen werden.

Über die Erscheinungen der sogenannten Seelenblindheit s. S. 203.

d. Beziehungen bestimmter Gehirnteile zur Intelligenz.

Klinische Erfahrungen haben gelehrt, daß der Intellekt so gut wie regelmäßig auf das schwerste leidet, wenn das Stirnhirn in ausgedehnterem Maße erkrankt ist. Man hat daher angenommen, daß dieser Hirnteil für die Intelligenz ganz besonders bedeutsam sei. Hierfür scheinen auch Beobachtungen an den Gehirnen hervorragender Gelehrter zu sprechen, bei denen die Oberflächenentwicklung an diesem Hirnteil besonders ausgebildet war, was an dem außerordentlichen Windungsreichtum erkannt werden konnte.

Auch Verletzungen des Scheitelhirns haben häufig psychische Störungen im Gefolge.

An den Gehirnen bedeutender Männer hat man ferner besonders starke Entwicklung der parietalen Assoziationszentren beobachtet. Am Gehirn von *Helmholtz* waren sämtliche Assoziationszentren besonders entwickelt.

Eine so strenge Lokalisation der Hirnleistungen findet aber in den Ergebnissen der neueren Hirnforschung keine Stütze. Wiederholt ist darauf hingewiesen worden, daß die Verknüpfung gewisser Hirnteile mit der Körperperipherie nicht von vornherein gegeben ist, sondern daß die Möglichkeit einer Umbildung in reichem Maße besteht. Speziell die psychischen Leistungen streng zu lokalisieren, scheint nicht erlaubt; denn von den Ganglienzellschichten der menschlichen Hirnrinde steht nur ein Teil in Verbindung mit nervösen Elementen, die zur Peripherie Beziehungen haben. Die übrigen Schichten entbehren dieses Zusammenhanges. Man neigt daher zu der Meinung, diesen die höchsten Leistungen des Hirnes zuzuschreiben. Da sie sich in der ganzen Hirnrinde finden, würde vom Standpunkte dieser Anschauung aus eine Lokalisation psychischer Leistungen nicht möglich sein.

III. Der Schlaf.

In regelmäßigen Zwischenräumen, beim Menschen in der Regel einmal im Verlaufe von 24 Stunden, werden die psychischen Tätigkeiten für längere Zeit durch den Schlaf unterbrochen. Das Einschlafen und das Erwachen geschieht meistens nicht plötzlich, sondern nach kurzen Übergängen, während deren die Sinnestätigkeit zu erschlaffen beginnt. Danach ist das Bewußtsein völlig aufgehoben, die automatischen und reflektorischen Tätigkeiten bleiben dagegen bestehen.

Die Skelettmuskeln sind in Ruhe mit Ausnahme der Atemmuskulatur und der Sphinkteren des Anus und der Harnblase. Die Gefäße sind weit, daher ist die Haut gerötet und warm. Die Pupillen sind eng, die Lider geschlossen, der Bulbus nach innen und oben gedreht. Puls und Atmung geschehen langsamer, die Inspiration ist im Verhältnis zur Ausatmung verkürzt, die Rippenatmung dominiert.

Die Tiefe des Schlafes nimmt vom Augenblicke des Einschlafens schnell, dann langsam zu, bis zum Ende der ersten oder zweiten Stunde, dann zuerst schnell, weiter langsam ab bis zum Erwachen. Man mißt die Tiefe an der Intensität der Reize, die zum Aufwachen nötig sind.

Der Schlaf erzeugt Kraftgefühl, Sinne und Muskeln erholen sich.

Psychische Tätigkeiten während des Schlafes nennt man Träume, sie treten meist beim Erwachen auf oder bei Abnahme der Tiefe des Schlafes, im sogenannten Halbschlaf. Während dieses können auch Bewegungen eintreten: Somnambulismus. Auf andere dem Schlaf verwandte Zustände (Hypnotismus) kann hier nicht eingegangen werden.

IV. Zeitbedarf der psychischen Funktion.

Wie die Übertragung der sensiblen Erregung auf die motorische Sphäre beim Reflex Zeit erfordert (siehe S. 156), so wird auch für die Umwandlung eines Reizes in einen Willkürakt Zeit verbraucht. Diese Zeit nennt man Reaktionszeit. Man versteht darunter das Zeitintervall, welches zwischen einem sensiblen Reiz und der darauf erfolgenden Bewegungsreaktion erfolgt.

Daß es eine Reaktionszeit gibt, ist zuerst von Astronomen bemerkt worden, welche bei der Bestimmung der Durchgangszeiten eines Sternes durch den Meridian fanden, daß die Angaben zweier Beobachter um eine konstante Zeitgröße differieren (die „persönliche Gleichung“). Diese Beobachtung ist dann durch objektive Hilfsmittel für Reize jeder Art verifiziert.

An der Reaktionszeit hat man folgende Komponenten zu unterscheiden: 1. Die Zeit, welche der Reiz auf das Sinnesorgan einwirken muß, damit er überhaupt wahrgenommen werde: Präsentationszeit. 2. Die Zeit bis zum Bewußtwerden der Empfindung: Wahrnehmungs- oder Perzeptionszeit. 3. Die Zeit bis zur Erkennung der Empfindungsqualität (Tonhöhe, Farbe, Form): Apperzeptionszeit. Diese Zeiten bilden den sensorischen Anteil der Reaktionszeit. Dazu kommt der muskuläre Anteil.

Messungen der Reaktionszeit liegen in Hülle und Fülle vor. Die Zeiten betragen etwa 0,150—0,225 Sekunden für optische Reize, 0,122—0,182 für akustische, 0,089—0,188 für taktile. Die Messungen für Geschmacksreize und Geruchsreize haben wenig Bedeutung, weil die schmeckenden und riechenden Stoffe erst in den Flüssigkeitsüberzügen der betreffenden Schleimhäute sich auflösen müssen.

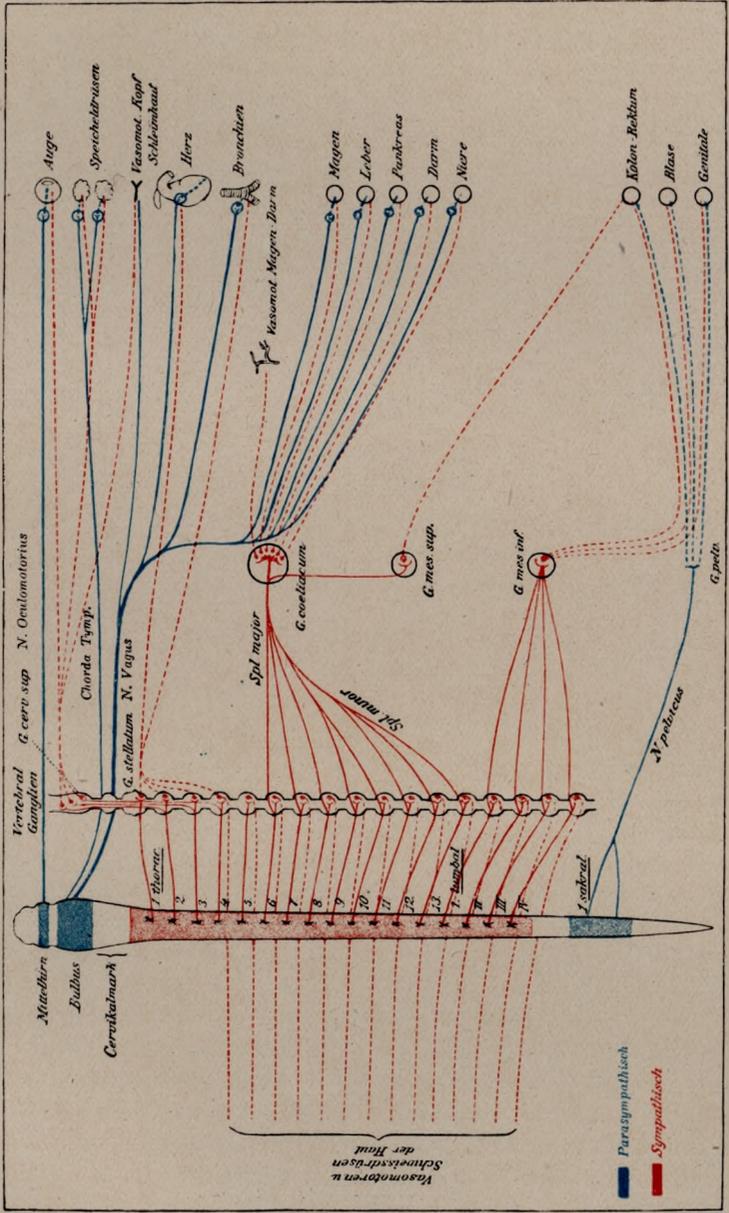
Die Resultate der Messungen fallen sehr verschieden aus, je nach dem Grade der Aufmerksamkeit, nach der Wahl der reaktiven Bewegung und nach der Art der Aufgabe sowie nach dem Orte des Reizes.

G. Das autonome Nervensystem.

Die Funktion der bisher besprochenen peripheren Nerven besteht darin, daß sie entweder dem Zentralorgan Reize zuleiten, welche zu bewußten Empfindungen werden können, oder daß sie Willensimpulse in Bewegungen umzusetzen vermögen. In beiden Fällen kann das Bewußtsein an dem Prozeß beteiligt werden.

Außer diesem Nervensystem gibt es im Organismus ein zweites, welches dem Bewußtsein entzogen ist. Man hat es daher das autonome Nervensystem genannt. Da seine Wirkung auf die Eingeweide besonders in die Augen fällt, wird es auch als viszerales Nervensystem bezeichnet.

Die Nervenfasern dieses Systemes entspringen sämtlich aus dem Zentralnervensystem und passieren auf ihrem Wege zu den Erfolgsorganen die Gang-



Weiß, Biophysik, 2. Aufl.

Punktierte Linien = postganglionäre Fasern.

Schema des autonomen Nervensystems.

Ausgangspunkt Linien = präganglionäre Fasern.

(Nach Meyer und Gottlieb, Pharmakologie.)

lienzelle eines peripheren Ganglions. Man bezeichnet daher die Fasern vom Zentralorgan bis zum Ganglion als präganglionäre, die Fasern vom Ganglion bis zum Erfolgsorgan als postganglionäre Fasern. Die Bedeutung der eingeschalteten Ganglienzelle geht daraus hervor, daß die Leitung in ihr durch Nikotin unterbrochen wird, die Nervenleitung dagegen nicht.

Der Ursprung der Nerven des autonomen Systems (vgl. die Tafel) geschieht nicht aus dem ganzen Zentralnervensystem, sondern aus drei Abschnitten: 1. aus dem Mittel- und Hinterhirn; 2. aus dem Rückenmark vom ersten Thorakal — bis zum vierten Lumbalnerven; 3. aus dem Sakralmark. Man unterscheidet daher ein kraniales, ein sympathisches und ein sakrales autonomes System.

Von den Versorgungsgebieten der drei Systeme dominiert das sympathische. Im Gegensatz dazu hat man das kraniale und sakrale als parasympathisches System bezeichnet. Das Innervationsgebiet des Parasympathikus erhält zugleich auch Fasern aus dem Sympathikus.

Ausschließlich vom Sympathikus werden innerviert die Schweißdrüsen, die glatten Muskeln der Haut und ein Teil der Blutgefäße der Eingeweide. Alle übrigen vegetativen Organe haben eine doppelte autonome Innervation. Dabei hat sich ergeben, daß die Nerven des kranialen und sakralen Systems einerseits und die sympathischen Nerven andererseits antagonistisch wirken. Der Antagonismus zeigt sich darin, daß Reizung des einen entgegengesetzt wirkt wie Reizung des zweiten. Dieser Antagonismus ist aber nicht immer deutlich ausgesprochen.

1. Das kraniale autonome System. Die Fasern entspringen teils aus dem Mittelhirn, von hier verlaufen die präganglionären Fasern im Okulomotorius zum Ziliarganglion. Die postganglionären Fasern ziehen von hier zum Sphincter iridis, zum Ziliarmuskel auf der Bahn der N. ciliares breves. Sie erregen diese Muskeln. Das Kopfmark verlassen autonome Fasern mit dem N. intermedius, Glossopharyngeus- und Vaguswurzeln. Die präganglionären Fasern enden teils an den Ganglien dieser Nerven (Ganglion sphenopalatinum, oticum, submaxillare, sublinguale), zum großen Teil aber an Ganglien der Organe. Die postganglionären Fasern enden in den Organen. Sie wirken hemmend auf den Herzschlag, erzeugen Gefäßerweiterung der Schleimhäute des Kopfes. Ferner bestehen sie aus Förderungs- und Hemmungsfasern für den motorischen Apparat des Darmes, für die Muskeln der Trachea und der Bronchien, aus sekretorischen Fasern für Magen, Leber und Pankreas.

2. Das sakrale autonome System entspringt mit präganglionären Fasern durch die ersten Sakralnerven. Sie gelangen zum Plexus hypogastricus, die postganglionären Fasern liegen im N. pelvicus. Sie innervieren fördernd die glatten Muskeln des Colon descendens, des Rektums und des Anus sowie der Harnblase. Hemmend wirken sie auf die glatten Muskeln des Anus, der Harnröhre, der äußeren Genitalien. Endlich erzeugen sie Erweiterung der Gefäße des Rektums, Anus, der äußeren Genitalien.

3. Der sympathische Teil des autonomen Systems entspringt aus dem Rückenmark durch die vorderen Wurzeln des ersten Thorakal- bis vierten Lumbalnerven. Sie gelangen durch den weißen Ramus communicans in den Grenzstrang des Sympathikus. In den Ganglien desselben entspringt ein Teil der postganglionären Nerven, die zu den Erfolgsorganen ziehen, z. T. durch

den grauen R. communicans. Ein Teil der Fasern passiert den Grenzstrang und gelangt zu einem oder nach Teilung zu mehreren sympathischen Ganglien der Peripherie.

Der Halsteil des Sympathikus innerviert vom Ganglion cerv. sup. aus die glatten Muskeln der Orbita: Dilator pupillae, M. tarsalis, M. orbitalis, bei Tieren den Muskel der Nickhaut, ferner die Blutgefäße des Kopfes; die Speicheldrüsen und die Muskeln der Haare. Reizung des Sympathikus am Hals erzeugt daher: Erweiterung der Pupille und der Lidspalte, Vorwärtsbewegung des Augapfels, Zurückziehung der Nickhaut, Blässe und Kühle der entsprechenden Gesichtshälfte. Durchschneidung erzeugt beim Menschen den sogenannten Hornerschen Symptomenkomplex, die Folge des Nachlasses der tonischen Innervation: Verengung der Pupille und der Lidspalte, Zurücksinken des Augapfels, vermehrte Röte und Wärme der entsprechenden Gesichtshälfte.

Der Brust- und Bauchteil des Sympathikus innerviert, wie schon gesagt, die glatte Muskulatur der Gefäße und Haare der Haut sowie die Schweißdrüsen, ferner die Gefäße des Rumpfes und der Extremitäten. Endlich enthält er beschleunigend auf den Herzschlag wirkende Fasern, Accelerans, und vasomotorische sowie motorische Fasern für die Muskulatur und die Drüsen des Verdauungskanals und des Urogenitalapparates. Die Nerven zu den Gefäßen der Baueingeweide verlaufen im Splanchnikus. Seine Reizung erzeugt Kontraktion der Darmgefäße, daher Blutdrucksteigerung, Durchschneidung wirkt umgekehrt.

Wie in der Funktion, so zeigt sich auch im Verhalten gegen Chemikalien ein Unterschied zwischen Sympathikus und Parasympathikus. Das sympathische autonome System (mit Ausnahme der Schweißdrüsen) wird von Adrenalin und Cholin erregt, dagegen nicht von Pilokarpin und Atropin. Diese Stoffe wirken auf das kraniale und sakrale autonome System ein, das Pilokarpin erregend, das Atropin lähmend.

Über die afferenten Fasern des autonomen Systems sind die Kenntnisse gering.

VIII. Kapitel.

Physiologie der Sinnesorgane.

A. Allgemeines.

Die Vorgänge in der Außenwelt wirken auf unser Bewußtsein mittels der Sinnesorgane. Diese sind Transformatoren, welche auf bestimmte Energieformen abgestimmt sind. So verwandelt das Sehorgan die Lichtbewegung, und nur die Lichtbewegung, in chemische Prozesse, welche den Sehnerven in Tätigkeit bringen. In ähnlicher Weise wirkt die Schallbewegung auf das Hörorgan, der Druck auf die Tastorgane, Wärme und Kälte auf ihre Sinnesorgane, schmeckende und riechende Stoffe auf Geschmacks- und Geruchsorgan. In allen diesen Organen werden Bewegungen erzeugt, welche zur Erregung der betreffenden Sinnesnerven führen.

Der Enderfolg dieser Prozesse ist eine Empfindung. Es wäre nach dem Gesagten ganz verfehlt, sich vorzustellen, daß unser Bewußtsein in unmittelbarer Verbindung mit dem Sinnesorgan stände, etwa gleich einer photographischen Platte, welche das im Raum schwebende Bild eines Objektes aufnimmt. Vielmehr hat die Empfindung mit dem Vorgang, welcher das Sinnesorgan erregt, nichts Unmittelbares zu tun. Sie liegt am Ende einer Kette von Prozessen, deren erster die Wirkung des Reizes auf das Sinnesorgan ist. So wirkt z. B. das Licht auf das Sinnesepithel der Netzhaut, in welchem es chemische Vorgänge erzeugt. Diese Prozesse haben weitere in der Netzhaut zur Folge, welche schließlich zur Erregung des Sehnerven führen. Die Nervenerregung setzt zentrale Zellen in Tätigkeit; aus dieser geht dann schließlich die Empfindung hervor. Eine unmittelbare Beziehung zwischen der Empfindung und dem Vorgang im Sinnesorgan, der ihre letzte Ursache ist, besteht also nicht. Die Empfindung wird stets dieselbe sein müssen, wenn der Prozeß im Zentralorgan, welcher sie erzeugt, der gleiche ist, ganz gleichgültig, durch welche Kräfte er zustandekommt. So muß jeder Vorgang, der den Sehnerven erregt, zu einer Lichtempfindung führen, jede Erregung des Hörnerven zu einer Hörempfindung. Die Art der Empfindung hängt also nicht von den Eigenschaften des Sinnesorganes ab, sondern von denjenigen der Endstation der Sinnesnerven im Gehirn. Da nun jede Erregung eines Sinnesnerven immer dieselbe Endstation in Tätigkeit setzt, so ist der Effekt der Reizung jedes Sinnesnerven streng spezifisch. Man spricht daher von der spezifischen Energie der Sinnesnerven.

Auf welche Weise aus dem materiellen Vorgang der Nervenzellerregung der immaterielle Bewußtseinsvorgang resultiert, ist eine Frage, welche vollkommen unlösbar ist.

Mag man vom Zusammenhang des Geistigen und Körperlichen denken, was man will, die Empfindung ist ein immaterieller Vorgang. Selbst wenn sich nachweisen ließe, daß eine bestimmte Molekularbewegung im Gehirn mit einer bestimmten Empfindung verknüpft sei oder umgekehrt, so bleiben doch Bewegung und Empfindung immer verschiedene Seiten derselben Sache, mögen sie auch, wie *Fechner* sagt, so unzertrennlich voneinander sein, wie die konvexe und konkave Seite einer Kreislinie. Die mechanische Forschung kann niemals weiter vordringen als bis zu jener Molekularbewegung im Hirn, die man als psychophysische bezeichnet hat. Wird diese Grenze überschritten, so gelangt man auf ein neues, das psychische Gebiet. Von diesem Gebiete aus betrachtet ist die Empfindung kein verwickelter Bewegungsvorgang, sondern eine einfache Tatsache.

Auch wenn man zeigen könnte, daß mit einer ganz bestimmten Bewegungsform der Hirnmoleküle die Sehempfindung, einer zweiten andersartigen Bewegungsform der Hirnmoleküle die Schallempfindung verquickt sei, so wäre damit für die Erklärung der Verschiedenheit der Empfindungen gar nichts gewonnen; denn die Erfahrung hat jeden gelehrt, daß der Seelenzustand der Lichtempfindung und der Schallempfindung keinerlei Vergleich gestattet, wie es der Unterschied mechanischer Bewegungsformen tut. Die notwendige Verknüpfung bestimmter Bewegungen mit bestimmten Empfindungsarten muß daher etwas ursprünglich Gegebenes sein und kann nur als Tatsache in der Erfahrung erkannt und nicht aus einfacheren Grundsätzen abgeleitet werden. Die Empfindung ist daher in ihrer Modifikation ein Urphänomen.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Sinnesempfindung lediglich ein Zeichen des Vorganges sein kann, welcher das Sinnesorgan erregt. Dieses Zeichen würde bedeutungslos sein, wenn ein und dasselbe Sinnesorgan durch verschiedene Reize erregt werden könnte, etwa wie eine Nervenfasern durch Elektrizität, durch Druck und andere Reize erregt werden kann. Die Sinnesorgane sind so eingerichtet, daß jedes nur für eine Art von Reizen anspricht. Wie ein Resonator nur für Töne einer bestimmten Höhe anspricht, so reagieren die verschiedenen Sinnesorgane jedes auf sein spezifisches Reizmittel. Wenn so bestimmte Vorgänge in der Außenwelt immer dieselbe Empfindung erzeugen, so gerät das Zeichen in strenge Abhängigkeit von seinem Erreger und aus der Vielheit der Zeichen gewinnt das Bewußtsein eine Vorstellung von den verschiedenen Vorgängen in der Außenwelt.

Die für jedes Sinnesorgan charakteristische Empfindungsart nennt man die Modalität der Empfindung. Es gibt also so viele Modalitäten, wie es Sinnesorgane gibt. Zwischen den Modalitäten der Empfindung gibt es keine Verwandtschaften. Licht, Schall, Druck, Wärme, Kälte, Geschmack, Geruch sind miteinander nicht vergleichbar.

Dagegen ist im Bereiche derselben Modalität der Empfindung eine Verwandtschaft der Empfindungsformen gegeben. Die verschiedenen Lichtempfindungen sind einander verwandt. Man bezeichnet die Vielheit der Empfindungen im Bereiche ein und derselben Modalität als Qualitäten der Sinnesempfindung.

Die Grenze zwischen Modalität und Qualität ist nicht immer ohne weiteres gegeben. Es gibt Autoren, welche die Qualität der Geschmacksempfindungen und Geruchsempfindungen als Qualitäten einer gemeinsamen Modalität gelten lassen wollen.

Der Trennung dieser Sinnesempfindungen sind wir uns minder klar bewußt, als z. B. bei den Gesichts- und Gehörsempfindungen, weil wir jene in schnellem Wechsel haben und sie vielfach auf dieselben Objekte anwenden.

Andererseits gibt es Stimmen, welche die Geschmacksempfindungen Süß, Salzig, Bitter, Sauer als verschiedene Modalitäten ansprechen. Diesem Vorschlage läßt sich vielleicht eine gewisse Berechtigung nicht absprechen.

Die Empfindungen, welche die Sinnesorgane erzeugen, werden weder in das Sinnesorgan noch in das Hirn, sondern entweder außerhalb des Körpers oder in die Organe verlegt. Damit wird der Empfindung ein neues Attribut angeheftet, welches *Lotze* als das Lokalzeichen der Empfindung bezeichnet hat. Diese Lokalzeichen der Empfindung bilden die Grundlage für einen Generalsinn, in dem viele Modalitäten ihren Anteil haben, den Raumsinn.

Neben diesem Generalsinn kann man noch einen zweiten aufstellen: den Zeitsinn; denn in allen Sinnesorganen sind die Empfindungen zeitlich geordnet. Raum- und Zeitsinn sind daher ebenso Inhalt unseres Bewußtseins wie die Empfindungen.

B. Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung. Webersches Gesetz.

Die Stärke einer Empfindung zu messen, ist nach dem oben Gesagten undenkbar; denn die Empfindung ist ein Vorgang *sui generis*. Somit kann man auch keine mathematischen Beziehungen zwischen Reizgröße und Empfindung aufstellen.

Dagegen kann man die Reizgröße messen, welche gerade ausreichend ist, um eine Empfindung zu erzeugen. Man bezeichnet diese Reizstärke als die Reizschwelle. Für die verschiedenen Sinnesorgane liegen die Reizschwellenwerte sehr verschieden. Am empfindlichsten scheint das Hörorgan zu sein. zu dessen Erregung eine Energie von nur $7 \cdot 10^{-14}$ Erg hinreicht. Ebensogut wie die Reizschwelle kann man auch die Änderung der Reizgröße messen, welche bei bestehender Reizung eine eben merkliche Empfindungsänderung erzeugt. Man bezeichnet diese Größe als Unterschiedswelle.

Für die Unterschiedsempfindlichkeit gilt annähernd der Satz, daß die Stärke zweier Reize, welche eben unterschieden werden können, in einem konstanten Verhältnisse steht: *Webersches Gesetz*. Für den Drucksinn ist dieses Verhältnis bei mittleren Belastungen $\frac{1}{20}$ bis $\frac{1}{40}$. Man würde demnach bei einer Belastung von 1000 g eine Zunahme derselben um 50—25 g, bei einer Belastung von 2000 g eine Zunahme von 100—50 g wahrnehmen.

Es ist selbstverständlich, daß dieses Gesetz nicht für alle Reizstärken gelten kann, schon aus dem Grunde, weil die Empfindungsstärke eine obere Grenze hat, die Reizstärke aber nicht. Gültigkeit hat das *Webersche* Gesetz für Reize mittlerer Stärke, dagegen nicht für schwache und starke Reize.

Unter der Voraussetzung, daß jedem eben merklichen Reizzuwachs eingleicher Empfindungszuwachs entspricht, würde das *Webersche* Gesetz sagen, daß der

Empfindungszuwachs (dE) proportional dem Reizzuwachs (dR) dividiert durch die absolute Reizgröße (R) ist:

$$dE = \frac{dR}{R} \cdot k,$$

worin k eine Konstante. Die Gleichung würde ergeben, daß die Empfindung zu dem Reiz in demselben Abhängigkeitsverhältnis steht wie die natürlichen Logarithmen zu den Zahlen: *Fechners* psychophysisches Gesetz. Dieses Gesetz ist viel umstritten worden, weil die zugrunde gelegte Gleichung das *Webersche* Gesetz nicht korrekt wiedergibt; denn dieses sagt nicht, daß dem eben merklichen Reizzuwachs immer die gleiche Empfindung entspricht.

C. Empfindlichkeit der Organe.

I. Schmerz.

Die verschiedenen Organe des Körpers sind sehr verschieden empfindlich. Ganz unempfindlich sind die Horngebilde, wenig empfindlich sind Knochen und Sehnen, am empfindlichsten Haut und die Schleimhäute, welche nahe der Körperoberfläche liegen, wie Bindehaut, Nasenschleimhaut, Lippen- und Mundschleimhaut, Kehlkopf-, After-, Harnröhrenschleimhaut, Vulva und Vagina. Zwischen diesen beiden Gruppen stehen Muskeln und Eingeweide mit Ausnahme von Hirn- und Rückenmark, welche ganz unempfindlich sind.

Im Bereiche aller Sinnesorgane sind übermäßig starker Reizung entspringende Empfindungen mit dem Gefühle der Unlust verbunden. Dieses kann sich steigern und schließlich zum Schmerz werden. Die äußeren Mittel, Schmerz zu erzeugen, sind daher nur quantitativ verschieden von denen, welche die Sinne normalerweise erregen. Außerdem kommt die Schmerzempfindung auch durch Reize zustande, welche im Körperinneren liegen; hierher gehören besonders entzündliche Prozesse, Geschwülste u. dgl.

Von den Arten des Schmerzes seien die folgenden angeführt: Druckschmerz durch Kompression oder durch Stoß eines Körperteiles; Muskelschmerz, wie er sich im Ermüdungsgefühl in geringster, im Krampfschmerz und im Wehenschmerz in höchster Ausbildung zeigt. Blendungsschmerz, Ohrenscherzen, z. B. bei hohen Tönen; Entzündungsschmerzen in den verschiedensten Organen; Kopfschmerzen aus unbekannter Ursache.

Entgegen der ausgeführten Auffassung, daß der Schmerz durch eine übermaximale Erregung der Sinnesorgane erzeugt werde, steht die Anschauung, daß es besondere Schmerznerven mit eigenen Endorganen gibt. Die Zahl dieser, der sogenannten Schmerzpunkte in der Haut, wird zu zwei bis vier Millionen angegeben.

II. Organempfindungen.

Sehr spärlich ist das Tatsachenmaterial über die Empfindungen, welche von den inneren Organen ins Bewußtsein gelangen. Im allgemeinen sind die Modalitäten und die Lokalzeichen dieser Eindrücke um so bestimmter, je mehr die Organe eine unmittelbare Fortsetzung der Körperoberfläche bilden. Über Mund- und Nasenhöhle wird im folgenden noch vielerlei beizubringen sein. Die Tastempfindungen der Mundhöhle sind sehr genau. Im Ösophagus und in den distalen Teilen der Analmündung sind Druck-, Wärme- und Kälte-

empfindungen in gewissem Betrage auszulösen, von den inneren Organen bei normalen Verhältnissen jedoch nicht. Dagegen können alle inneren Teile der Sitz von Schmerz werden.

Über die Empfindungen infolge der Muskeltätigkeit s. S. 50.

Eine Reihe von Gefühlen, die man als Gemeingefühle bezeichnet hat, lassen sich nicht streng lokalisieren, noch auf größere Reizobjekte beziehen. Hierher gehören Kraft- und Schwächegefühl, Ekel, Wollust. Beklemmungsempfindungen können an verschiedenen Orten des Körpers lokalisiert sein: in der Magengrube, der Herzgegend, am Halse. Hunger und Durst werden ebenfalls individuell verschieden lokalisiert, das Hungergefühl im Halse, in der Magengegend, diffus im Leibe, das Durstgefühl im Rachen oder im Munde. Stuhl- und Harndrang werden in die untere Bauch- und Aftergegend bzw. in die Harnröhre verlegt.

D. Die Hautsinne.

I. Der Tastsinn.

Der Tastsinn baut sich auf der Eigenschaft des Organismus, Berührung der Haut und einiger Schleimhäute wahrzunehmen und zu lokalisieren. Man unterscheidet dementsprechend einen Drucksinn und einen Orts- oder Raumsinn. Beide sind unzertrennlich miteinander verbunden. Sie sind erregbar durch Reize, welche die Haut, die Hornhaut, die Schleimhäute des Mundes, Rachens, des Gehörganges und des Naseneinganges treffen, ebenso auch den Eingang der Vagina und den After. Auch tiefer liegende Teile des Körpers besitzen Drucksinn, wie Muskeln, Sehnen, Faszien und die Knochenhaut; das läßt sich nach Durchschneidung der Hautnerven zeigen.

Der Drucksinn ist gebunden an zahlreiche Sinnesapparate, die in Haut und Schleimhäuten getrennt voneinander liegen: Druckpunkte. An den Schleimhäuten kann man zeigen, daß zwischen druckempfindlichen Stellen vollkommen unempfindliche liegen, an der Haut zeigt sich, daß druckempfindliche Stellen durch weniger druckempfindliche voneinander getrennt sind.

Der Abstand der Druckpunkte voneinander ist sehr verschieden; auf der Haut des ganzen Körpers mit Ausschluß der behaarten Kopfhaut finden sich etwa 500000 Druckpunkte. Das würde auf den Quadratcentimeter Hautfläche 25 ergeben. Sie sind aber nicht gleichmäßig über die ganze Haut verteilt, so finden sich im cm² Hautoberfläche am Unterschenkel 9—10, am Oberschenkel 10—22, am Oberarm 7—16, am Unterarm 10—26, am Handgelenk 12—14, am Daumenballen 111—135, an der Kopfhaut 115—300. An den behaarten Hautstellen gehört zu jedem Haare ein Druckpunkt, welcher in der Projektion des Haarschaftes auf die Hautoberfläche liegt. Zwischen den Haaren finden sich nur vereinzelte Druckpunkte.

Die Reizung der Druckpunkte geschieht durch Berührung der Haut. Maßgebend für die Wahrnehmung ist die Druckdifferenz zwischen der berührten und nichtberührten Hautstelle. Wenn größere Hautflächen einem Druck ausgesetzt werden, so wird dieser nur an der Grenze von belasteter und unbelasteter Haut wahrgenommen. Taucht man z. B. die Hand in körperwarmes Quecksilber, so entsteht bei ruhig gehaltener Hand im untergetauchten Teile keinerlei Druckempfindung, wohl aber an der Grenze von Luft und Quecksilber.

Besonders empfindlich ist die Berührung der Haare. Diese stellen zweiarmige Hebel dar, deren Drehpunkt in der Hornschicht der Epidermis liegt. Die Energie, mit welcher der Hebelarm in der Haut auf das Drucksinnesorgan wirkt, wird um so größer sein, je länger der äußere Hebelarm ist. So erscheinen die Spürhaare als besonders empfindliche Tastapparate.

Die Druckempfindlichkeit der verschiedenen Hautabschnitte ist sehr verschieden. Das braucht seinen Grund nicht in verschiedener Empfindlichkeit der Sinnesapparate zu haben, vielmehr ist die außerordentlich wechselnde Dicke der Epidermis dafür maßgebend. Wenn man das kleinste Gewicht bestimmt, dessen Druck auf die Hand eine Empfindung erzeugt, so findet man für die Hautpartien mit dünner Epidermis bis zu tausendmal geringere Gewichtswerte als für die mit dicker Hornschicht versehenen.

Wie für viele reizbare Gebilde langsame Änderungen des Reizes nicht wahrgenommen werden, so wirkt auch langsam gesteigerter Druck auf die Drucksinnesapparate nicht, während eine Druckänderung gleicher Größe, wenn sie schnell erfolgt, wahrgenommen wird. Von Bedeutung ist ferner die Größe der gereizten Hautfläche. Bei Verwendung einer Hautfläche von 3,5 mm² haben sich folgende Schwellenwerte ergeben: Daumenballen 0,045—0,200 g pro mm², Fingerbeere 0,028—0,170 g pro mm², Handgelenk Volarseite 0,028 bis 0,640 g pro mm². Wie man sieht, schwanken die Werte beträchtlich.

Für die Beurteilung von Druckunterschieden gilt im Bereiche von Drucken von 50—1000 g das *Webersche* Gesetz.

Als Orts- oder Raumsinn der Haut hat man die Fähigkeit bezeichnet, zwei Hautreize, welche die Haut an verschiedenen Punkten treffen, getrennt wahrzunehmen. Die getrennte Wahrnehmung erfolgt nur dann, wenn die beiden Reizstellen einen bestimmten Abstand voneinander haben. Dieser Abstand ist an verschiedenen Stellen des Körpers außerordentlich verschieden.

Hierüber gibt die folgende Tabelle Auskunft.

Eben nötiger Abstand zweier Zirkelspitzen in mm	Ort der Reizung
1	Zungenspitze
2	Volarseite des letzten Fingergliedes
4,5	Roter Lippenrand, Volarseite des zweiten Fingergliedes
7	Dorsalseite des dritten Fingergliedes, Nasenspitze
9	Zungenrücken, Zungenrand, nicht roter Teil der Lippen
11	Plantarseite des letzten Zehengliedes, Backe, Augenlider
16	Haut über dem vorderen Teil des Jochbeins, Dorsalseite des ersten Fingergliedes
23	Haut über dem hinteren Teil des Jochbeins, Stirn, hinterer Teil der Ferse
27	Behaarter unterer Teil des Hinterkopfes
31	Handrücken
33	Hals, Scheitel
41	Kreuzbein, Glutealgegend, Unterarm, Unterschenkel, Fußrücken
45	Brustbein
54	Nacken, Teile des Rückens, der Brust und Lenden
68	Mitte des Oberarmes und Oberschenkels, Teile des Rückens und Halses

Wesentlich geringer wird der Abstand, wenn benachbarte Druckpunkte gereizt werden. Er beträgt dann an der Hand 0,1—1, am Gesicht 0,3—1, an der Vorderseite des Rumpfes und an den Füßen 0,4—2, an den Armen 0,4—1, an den Beinen 1—3, am Rücken 4—6 mm. Im allgemeinen ist er in der Längsrichtung größer als in der Querrichtung. An den Gliedern nimmt er in distaler Richtung ab.

Bewegungen der berührenden Körper werden an der Zeigefingerbeere bereits bei einer Verschiebung von 0,02 mm wahrgenommen, wenn sie mit einer Geschwindigkeit von mindestens 0,06 mm in der Sekunde erfolgen. Die Richtung der Bewegung wird erst bei einer Verschiebung um 0,5—3 mm erkannt.

Die getrennte Wahrnehmung zweier lokal verschiedener Reize befähigt das Sinnesorgan zur Beurteilung der Beschaffenheit der Oberfläche berührter Objekte. Die Beurteilung der Form eines berührten Körpers ist aber nicht eine elementare Funktion des Sinnesapparates der Haut, vielmehr spielen dabei die Hauptrolle die Empfindungen der Stellung der Glieder, an denen der Tastapparat sich befindet.

Die durch Druck erzeugten Empfindungsqualitäten sind für die verschiedenen Druckpunkte und verschiedenen Reizstärken verschieden. Schwache Reize erzeugen vielfach das Gefühl des Kitzels, vergleichbar der Empfindung bei Berührung eines Haares; an anderen Orten hat die Empfindung etwas stechendes. Stärkere Reize erzeugen eine Empfindung, wie sie das Andrücken eines Körnchens gegen die Haut auslöst: körniges Gefühl. Die Klarheit der Empfindung, was örtliche Umgrenzung und Qualität anlangt, ist regionär sehr verschieden.

Die beschriebenen Empfindungsqualitäten kann man sowohl durch adäquate Reize mittels Berührung als durch inadäquate wie z. B. elektrische Reize auslösen. Die Reizschwellen für beide Arten von Reizen weisen bei Vergleichung verschiedener Reizorte ziemlich dasselbe Verhältnis auf, wie die folgende Tabelle lehrt, in der die zur Empfindungserregung an der Zungenspitze nötige Reizstärke gleich 1 gesetzt ist.

Ort	elektrische Reize	adäquate Reize
Zungenspitze	1	1
Lippenrot	1,1	1,2
Fingerbeere	14—17	20
Handgelenk	34—37	29

Der Zeitsinn des Drucksinnesorganes ist sehr empfindlich. Es wird angegeben, daß bis zu 1000 Reizen in der Sekunde getrennt wahrgenommen werden können.

II. Temperatursinn.

Unsere Temperaturempfindungen bestehen in dem Gefühl von Wärme und von Kälte. Jede der beiden Formen der Erregung ist an ein besonderes Sinnesorgan geknüpft, welches auf jede Art der Erregung die spezifische Empfindung auslöst. Die Kälteorgane und die Wärmeorgane liegen vollkommen voneinander getrennt. Wegen der unvermeidlichen Fortleitung der Temperatur durch die Haut, ist jede Hautstelle temperaturempfindlich, sowohl

für Wärme als auch für Kälte. Beim Abtasten der Haut mittels kalter oder warmer spitzer Gegenstände findet man aber, daß die Empfindung zu gewissen Punkten hin ansteigt, in denen sie ein Maximum erreicht. Man nennt diese Punkte, je nach der Art der Empfindung, welche durch ihre Berührung ausgelöst wird, Kaltpunkte oder Warmpunkte. Die Zahl der Kaltpunkte ist erheblich größer als die der Warmpunkte. Die gesamte Körperoberfläche beherbergt in runder Zahl 250000 Kalt- und 30000 Warmpunkte. Die Verteilung derselben ist sehr verschieden, wie aus Abb. 122 hervorgeht. Sie stellt die mittlere Handrückengegend dar. Die schwarzen Felder haben die stärkste Temperaturempfindung, die gestrichelten geringere, die punktierten

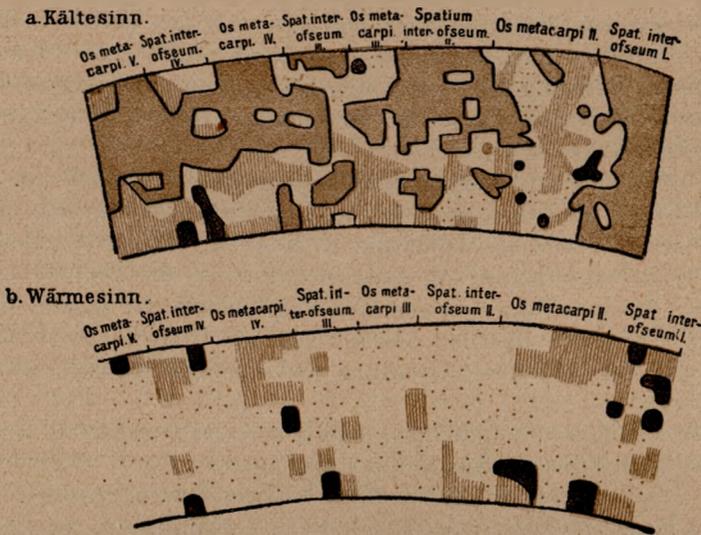


Abb. 122.

Topographische Verteilung des Kältsinnes und Wärmesinnes auf dem Handrücken. ▽ Auf den schwarzen Stellen starke, auf den gestrichelten mittlere, auf den punktierten schwache, auf den weißen keine Temperaturempfindung. (Nach Goldscheider.)

noch geringere und die weißen keinerlei Temperaturempfindung. Der Unterschied zwischen Kältesinnesorganen und Wärmesinnapparaten springt in den beiden Abbildungen ins Auge.

Die Reizschwellen für die Temperaturorgane sind von der Hauttemperatur abhängig, aber auch von dem gereizten Orte. Bei gleichmäßiger mittlerer Temperatur ist keine Temperaturempfindung vorhanden, jede Veränderung wird wahrgenommen, aber nach einiger Zeit tritt wieder Mangel an Empfindung ein, wenn die Änderung nicht allzu extrem war.

Die Lücken zwischen den Temperaturpunkten empfindet das Bewußtsein nicht; man kann das auch nicht erwarten, denn die Temperaturempfindung bei Reizung eines Temperaturpunktes ist nicht punktförmig, sondern strahlt in die Umgebung aus. Es scheint auch eine allgemeine Eigenschaft der Sinnesorgane zu sein, daß empfindungslose Felder des Sinnesapparates nicht wahrgenommen werden (s. S. 268, Blinder Fleck.)

E. Geschmack und Geruch.

Geschmacksempfindungen werden durch gelöste Stoffe, Geruchsempfindungen durch gasförmige ausgelöst. Beide werden gewöhnlich nicht scharf voneinander getrennt. Viele Geruchsempfindungen, wie sie beim Verschlucken von fester und flüssiger Nahrung durch Vermittlung des Nasenrachenraumes entstehen, werden irrtümlicherweise für Geschmacksempfindungen gehalten. Bei den Fischen kann man Geruchs- und Geschmackssinnesorgan nicht trennen, weil sie nur durch gelöste Stoffe erregt werden. Man muß daher die Sinnesorgane in der Nasengrube der Fische dem Geschmacksorgane zurechnen.

I. Geschmack.

Das Geschmacksorgan liegt vorwiegend in der Mundhöhle. Die Fähigkeit, zu schmecken, ist an gewisse, wohl charakterisierte Nervenendorgane geknüpft: die Geschmacksknospen oder Schmeckbecher. So weit deren Verbreitung reicht, ist die Schleimhaut befähigt, Geschmacksempfindung zu vermitteln. Die Schmeckbecher finden sich beim Kinde auf dem Zungenrücken an den Spalträumen der Papillae circumvallatae und foliatae. Außerdem an der unteren Fläche der Zungenspitze, im weichen und harten Gaumen, den vorderen Gaumenpfeilern, den Tonsillen, der hinteren Rachenwand, der Innenfläche der Epiglottis und des Kehlkopfes sowie der Wangenschleimhaut. Beim Erwachsenen fehlt der Wangenschleimhaut, den Tonsillen und der Zungenspitze das Geschmacksvermögen. Bei Fischen findet man Geschmacksorgane auch in der Haut, besonders in der Umgebung des Mundes.

Geschmacksempfindungen können nur durch flüssige oder gelöste (feste und gasförmige Stoffe) erzeugt werden. Sie sind sämtlich begleitet von Tastempfindungen, haben also ein Lokalzeichen. Von Qualitäten des Geschmackssinnes unterscheidet man süß, sauer, salzig, bitter.

Nicht alle Teile des Schmeckapparates vermögen die genannten Geschmacksqualitäten zu vermitteln. Während die Zungenbasis hinsichtlich dieser Funktion der tüchtigste Teil des Apparates ist, ist die Zungenspitze mit großen individuellen Verschiedenheiten behaftet. Es gibt Menschen, welche daselbst alle vier Qualitäten unterscheiden und solche, deren Spitze keinerlei Geschmacksempfindungen vermittelt. An verschiedenen Stellen der Zunge kann dieselbe Substanz verschieden schmecken. Magnesiumsulfatlösung hat an der Zungenspitze einen süßlichen Geschmack mit saurer Nachwirkung, am Rande der Zunge sauren und bitteren, an der Zungenbasis einen rein bitteren Geschmack.

Man hat für jede Qualität besondere anatomische Organe anzunehmen, denn man hat nachweisen können, daß verschiedene Papillae fungiformes, deren Schmeckvermögen mittels Zucker, Chinin und Weinsäure geprüft wurde, auf keinen der drei Stoffe reagierten, andere sprachen nur auf Weinsäure an, wieder andere nur auf Zucker. Außerdem finden sich solche, die zugleich auf zwei der genannten Stoffe reagieren. Bezüglich der Empfindungen des Salzigen haben sich keine derartigen Unterschiede ergeben.

Die Reizschwellen für die verschiedenen Empfindungen weisen regionale Differenzen auf. Die Zungenspitze hat die größte Süßempfindlichkeit, der Rand ist am meisten für saure, die Basis für bittere, Spitze und Rand für salzige

Stoffe empfindlich. Bei Kindern ist die Süßempfindlichkeit in allen Teilen des Schmeckorganes gleich.

Auch das Geschmacksorgan zeigt die Erscheinungen des Kontrastes. So schmeckt destilliertes Wasser nach salzigem süß.

Von einer Reihe von Autoren werden die Empfindungen des Laugigen und Metallischen dem Geschmackssinn, von anderen dem Geruchssinn zugewiesen.

Der Schmeckapparat des hinteren Zungenteiles wird vom Glossopharyngeus, des vorderen Zungenteiles vom Ramus lingualis trigemini innerviert. In den letzteren gelangen die Geschmacksfasern durch die Portio intermedia Wrisbergii auf dem Wege der Chorda tympani bis zur Zunge (s. S. 174f.). Nach intrakranieller Durchschneidung des Trigemini oder Ausrottung des Gasser'schen Ganglions ist der Geschmack an der Zungenspitze häufig aufgehoben, aber nicht immer. Die Chordafasern erzeugen bei elektrischer Reizung Geschmacksempfindungen, welche teils sauer, teils metallisch sind. Sie könnten dem Glossopharyngeus entstammen auf dem Wege des Plexus tympanicus oder dem zweiten Aste des Trigemini über das Ganglion sphenopalatinum durch den Petrosus superficialis major oder den Petrosus profundus major; endlich auch durch den dritten Ast des Trigemini über das Ganglion oticum durch den Petrosus superficialis minor.

II. Geruchssinn.

Die Geruchsempfindungen der verschiedenen Tiere bewegen sich in spezifischem Rahmen, der für die einzelnen Arten charakteristisch zu sein scheint. So liegt das Maximum der Empfindlichkeit für den Hund in den Gerüchen, die für das Leben dieses Tieres von Bedeutung sind: Witterung der Beute, des weiblichen Geschlechtes. Bei niederen Tieren ist nur wenig über Geruchsempfindungen ermittelt worden. Bekannt ist die große Empfindlichkeit des männlichen Nachtpfauenauges und anderer Spinner sowie Spanner für Riechstoffe, welche vom Weibchen ausgehen. Das Geruchsorgan des Menschen ist wiederum auf andere Gerüche abgestimmt; für viele Riechstoffe, gegen welche Tiere auf das Empfindlichste reagieren, ist es vollkommen unempfindlich.

Das Sinnesorgan für die Geruchsempfindungen liegt in der Regio olfactoria, im Bereiche der sogenannten Riechspalte. Hier ist es beschränkt auf eine Fläche von der Größe eines Pfennigstückes an der oberen Muschel und dem gegenüberliegenden Teile des Nasenseptums.

Bei gewöhnlicher Atmung gelangen die Gase der Atemluft nicht in direkte Berührung mit dem Geruchsorgan. Die Erregung desselben kann daher nur durch Diffusion stattfinden. Jedoch vermag der Mensch jederzeit den Inspirationsstrom über die Regio olfactoria streichen zu lassen, indem er eine dem Schnüffeln der Tiere analoge Inspiration macht. Dies hat seinen Grund darin, daß die Luft, welche den hinteren Teil des Nasenloches passiert, beim gewöhnlichen Atmen nicht an das Geruchsorgan gelangt, während durch den vorderen Teil nur wenig Luft streicht. Diese Luft kann an die Regio olfactoria gelangen; das geschieht beim Schnüffeln.

Die Erregung der Geruchsempfindung geschieht ausschließlich durch gasförmige Stoffe; Flüssigkeiten, welche die Nasenhöhle erfüllen, erzeugen keine Geruchsempfindung. Sie vermögen zwar eine Empfindung zu erzeugen, die jedoch keine Geruchsempfindung ist.

Die Zahl der Geruchsqualitäten ist sehr groß. Eine Klassifikation derselben begegnet außerordentlichen Schwierigkeiten, sie ist bislang nicht befriedigend vorgenommen worden.

Die Empfindlichkeit des Geruchsorgans kann sehr bedeutend sein, ist aber für die einzelnen Gerüche sehr verschieden. Man mißt sie mittels Verdünnung der riechenden Gase durch reine Luft, indem man die untere Grenze der Verdünnung bestimmt. So hat man folgende Schwellenwerte gefunden.

Substanz	Milligramm im Liter Luft
Natürlicher Moschus	0,01
Kampfer	0,005
Äther	0,005
Künstlicher Moschus	0,001
Rosmarinessenz	0,00005
Orangenessenz	0,00005
Wintergrünessenz	0,0000005
Folia Menthae	0,0000005
Merkaptan	0,00000004

Nicht alle Individuen verfügen über die gleichen Geruchsqualitäten, so fehlt manchen die Wahrnehmungsfähigkeit des Vanillegeruches, anderen des Veilchenduftes.

Bei gleichzeitiger Einwirkung verschiedener Riechstoffe kann es zu Wettstreit der Komponenten, zu Mischgerüchen oder zur Kompensation der Gerüche kommen. So kann man Jodoform und Perubalsam durch Mischung im Verhältnis von 1 : 50 geruchlos machen.

Das Geruchsorgan zeigt die Erscheinungen der Ermüdung und Erholung. Sie erfolgen spezifisch nur für die einwirkende Geruchsqualität.

Elektrische Reizung des Riechorganes erzeugt bei Öffnung und Schließung des Stromes Geruchsempfindungen.

Welche Kräfte die Erregung des Geruchsorganes auslösen, ist vollkommen dunkel.

Von großem Interesse ist die Frage, in welcher Weise die Nervenendapparate in der Regio olfactoria durch die Riechstoffe erregt werden. Die Annahme, daß jeder Geruch einen besonderen Endapparat erregt, hat wenig Wahrscheinlichkeit; man müßte denn annehmen, daß die Zahl der Nervenendorgane unendlich groß sei entsprechend der unendlichen Mannigfaltigkeit der riechenden Stoffe, welche dazu noch durch die chemische Industrie täglich vermehrt werden. Eine andere Möglichkeit ist, daß ein Riechstoff mehrere Nervenendorgane erregt und daß auf diese Weise mit einer beschränkten Zahl von Nervenendorganen eine große Mannigfaltigkeit von Gerüchen wahrgenommen werden kann.

Für die letzte Möglichkeit sprechen Selbstbeobachtungen, welche *F. B. Hofmann* bei einer nahezu vollkommenen Lähmung des Geruchssinnes angestellt hat. Infolge eines Katarrhes war das Riechvermögen bis auf geringe Reste erloschen. Nach und nach kehrten Wahrnehmungen des Geruches einzelner Stoffe wieder, sie hatten aber bis auf wenige Ausnahmen einen ganz anderen Charakter als früher. So trug der Geruch von Veilchen zunächst den Charakter des Geruches von Teerosen und beizenden Zigarren, nahm dann aber nach und nach den Charakter des Veilchenduftes wieder an. Analoges konnte für den Geruch des Pyridins beobachtet werden. Aus diesen Tatsachen

schließt *Hofmann*, daß in dem Geruch chemisch einheitlicher Substanzen mehrere einzelne Geruchsbestandteile zu einer Einheit der Empfindung verschmolzen sind. Diese Bestandteile erregen verschiedene Nervenfasern, so daß eine und dieselbe chemische Substanz eine große Gruppe von Nervenfasern zu reizen vermag, die bei ihrer isolierten Reizung verschiedene Einzelgerüche auszulösen vermögen. So könnte durch Ausfall einzelner Bestandteile der Geruchscharakter eines Stoffes verändert werden. Mit Hilfe dieser Annahme würden sich auch angeborene Anomalien des Geruchsinnes einfach erklären lassen.

F. Lage und Bewegungsempfindungen.

I. Allgemeines.

Ganz mangelhaft sind unsere Kenntnisse über diejenigen Sinnesorgane, welche dem Bewußtsein die genauesten Kenntnisse über den Ablauf und das Ausmaß der aktiven und passiven Bewegungen des Rumpfes und der Glieder vermitteln, ferner über den Widerstand gegen Bewegungen und über die Kräfte, welche den ganzen Körper oder einzelne Glieder desselben zu verschieben trachten.

Es handelt sich hier um sehr komplexe Vorgänge, bei welchen eine Reihe von einzelnen Sinnesorganen für jede Leistung mitwirken. Eine Analyse, welche diese komplexen Empfindungen auf Erregungen einzelner Elemente zurückführt, fehlt vielfach.

Zum großen Teil verlaufen die Reaktionen auf die Reizung der zugehörigen Sinnesapparate vollkommen ohne unser Bewußtsein auf dem Wege des Reflexes. Diese Bewegungen sind für den Organismus von der höchsten Bedeutung, denn sie dienen der Erhaltung des Körpergleichgewichtes.

Das materielle Substrat für diese Funktionen liegt in Sinnesorganen der Haut, der Muskeln, Sehnen, Gelenke und Knochen, sowie der Bogengänge und Otolithensäcke.

Die Kräfte, welche auf die hier befindlichen Sinnesapparate wirken, bestehen in Druck- und Zugwirkung, welche durch jede Lageänderung der Körperteile gegeneinander sowie durch jede Bewegung derselben erzeugt wird. Außerdem findet bei allen Bewegungen eine Verschiebung der festen Teile gegen die beweglichen statt. Besonders ins Auge springt dies bei flüssigen Körperteilen, welche bei Bewegungen ihrer Umhüllungen zurückbleiben, also eine scheinbare Gegenbewegung machen.

II. Muskelgefühl.

Der ganze motorische Apparat des Körpers ist in hohem Maße von der sensiblen Innervation abhängig. Das zeigt sich darin, daß Lähmung der sensiblen Nerven eines Gliedes trotz vollkommener anatomischer Integrität des motorischen Apparates eine motorische Lähmung desselben zur Folge hat: „sensomotorische Lähmung“. So ist bei Pferden und Eseln der Kauapparat gelähmt, wenn die sensiblen Trigeminasäste durchschnitten sind, ebenso verhält sich die Muskulatur des Kehlkopfes nach Resektion der sensiblen Kehlkopfnerve. Durchschneidung hinterer Wurzeln sowie Lähmung sensibler Rückenmarksstränge hat Störungen im entsprechenden Muskelgebiete

zur Folge. Bekannt ist, daß Menschen mit degenerierten Hintersträngen ohne Kontrolle der Augen weder stehen können noch Gegenstände festzuhalten vermögen.

Diese Störungen haben ihren Grund nicht allein im Wegfall der Hautempfindungen; denn enthäutete Tiere, z. B. Frösche, können noch geordnete Bewegungen ausführen.

Sehr genau untersucht sind die Änderungen in dem Tonus der Vorderbeinmuskulatur, welche durch Stellungsänderungen des Kopfes ausgelöst werden. Sie sind an Tieren beobachtet, denen der Hirnstamm zwischen vorderen und hinteren Vierhügeln durchschnitten, deren Großhirn also ausgeschaltet war. Die distalen Teile des Rückenmarkes wurden mittels Durchschneidung in der Gegend des zwölften Brustwirbels von den zentralen isoliert. Nach diesen Operationen zeigen die Vorderbeine „Enthirnungsstarre“ (s. S. 194) im Tonus ihrer Streckmuskeln. Um den Einfluß der Labyrinth auszuschalten, wurden diese zerstört. Danach zeigte sich bei passiver Drehung des Kopfes um eine sagittale Achse nach rechts (Scheitel rechts, Kiefer links) Zunahme des Strecktonus im linken Bein (Kieferbein), Abnahme im rechten Bein (Scheitelbein). Drehung nach links hatte entgegengesetzten Erfolg. Die Änderungen des Tonus dauerten so lange, als der Kopf gedreht war. Wendung des Kopfes um eine dorsoventrale Achse nach rechts (Schnauze rechts) zeigte Zunahme des Strecktonus im rechten Bein (Kieferbein), Abnahme im linken (Schädelbein). Wendung nach links hatte entsprechende entgegengesetzte Wirkung. Beide Erfolge dauerten, während die Wendung bestand. Bewegungen des Kopfes um eine frontale Achse, welche durch die beiden Gehörgänge geht, hatten folgenden Erfolg: Senken des Kopfes bewirkt Abnahme des Strecktonus beider Vorderbeine während der Dauer der Senkung. Ebenso wirkt Druck auf die Gegend des siebenten Hals- und ersten Brustwirbels (Vertebra prominens-Reflex). Heben des Kopfes hat eine Zunahme des Strecktonus beider Vorderbeine während der Dauer der Hebung zur Folge.

Die Reflexe sind geknüpft an die Integrität der hinteren Rückenmarkswurzeln. Sie werden ausgelöst: der Drehungs- und der Wendungsreflex in den beiden obersten Halsgelenken, der Hebungs- und der Senkungsreflex in den kaudalen Partien der Halswirbelsäule. Ihre Bedeutung für die Koordination der Muskelbewegungen leuchtet ein.

Auch für die Schätzung von gehobenen Gewichten ist der sensible Apparat der Muskeln von großer Bedeutung. Die Unterschiedsempfindlichkeit ist $\frac{1}{10}$ bis $\frac{1}{70}$, während sie bei Belastung der aufruhenden Hand nur $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{27}$ ist.

III. Empfindung passiver Bewegungen. Reflexe auf passive Bewegungen: Nystagmus. Schwindel.

Über passive Bewegungen ist das Sensorium ebensogut unterrichtet wie über aktive. Die Empfindung ist auch hierbei durch nervöse Einrichtungen der Muskeln und ihrer Attribute bedingt. Ein Beweis dafür ist, daß die Kontrolle des Gesichtes dabei unnötig ist.

Passive Bewegungen des gesamten Körpers in gerader Richtung werden bei Ausschaltung des Gesichtes wahrgenommen, so lange die Bewegung

ungleichförmig, also beschleunigt oder verlangsamt, ist. Gleichförmige Bewegungen können nicht unmittelbar perzipiert werden.

Wenn der Gesichtssinn während der passiven Bewegung nicht ausgeschaltet ist, so zeigt sich eine reflektorische Reaktion in Form einer assoziierten Bewegung beider Augen, durch welche der Fixationspunkt der Augen und das Gesichtsfeld unverändert erhalten werden. Das kann man z. B. beim Fahren in der Eisenbahn beobachten, wenn man die Versuchsperson veranlaßt, die sich schnell vorbeibewegenden Objekte in der Nähe der Strecke zu betrachten. Man sieht dann, daß beide Augen sich zuerst entgegen der Richtung des fahrenden Zuges bewegen und danach in der Richtung der Fahrt. Hierauf beginnt das Spiel von neuem. Diese Bewegungen geschehen vollkommen unbewußt. Durch sie wird bewirkt, daß das Gesichtsfeld nicht ununterbrochen wechselt, sondern periodisch am Ende der ersten Phase des Bewegungskomplexes, nachdem eine Aufrechterhaltung des Fixationspunktes durch die passive Bewegung unmöglich geworden ist. Man bezeichnet die beschriebenen assoziierten Reflexbewegungen der Augen als kompensatorische Augenbewegungen oder als Nystagmus. Die afferente Bahn dieses Reflexes liegt im Sehnerven, die efferente in den motorischen Augemuskelnerven. Die nystagmische Bewegung beim Eisenbahnfahren fällt daher weg, wenn die Augen Objekte des Abteiles oder den langsam sich verschiebenden Hintergrund der Landschaft oder Objekte am Himmel beobachten.

Wie bei geradlinigen Bewegungen zeigt sich auch bei passiven Drehungen die Wahrnehmung an die Änderungen der passiv erteilten Geschwindigkeiten geknüpft. Gleichförmige Rotation bei Ausschaltung des Gesichtssinnes wird nicht wahrgenommen. Es gilt also auch hierfür das allgemeine Gesetz, daß nur Änderungen von Zuständen wahrgenommen werden.

Wenn die geradlinigen oder drehenden Bewegungen zum Stillstand gekommen sind, entsteht der Eindruck einer entgegengesetzt gerichteten Bewegung, also ein sukzessiver Bewegungskontrast. Nach Drehungen des Körpers kann diese Gegendrehungsempfindung zu Reaktionen gegen die auftretende Scheinbewegung führen. Diese bestehen in Rotationen des Körpers um die ursprüngliche Drehachse und im Sinne der ursprünglichen Drehung. Dabei entsteht das Gefühl des Schwindels, d. h. scheinbarer Drehung des Körpers um die alte Rotationsachse, aber in entgegengesetztem Sinne als die ursprüngliche Drehung. Maßgebend als Rotationsachse des Schwindels ist die Lage der Drehachse im Kopfe. Wird z. B. der Kopf nach Drehung um seine vertikale Achse während des Schwindels geneigt, so scheint der Körper sich nunmehr um eine geneigte Achse zu drehen, deren Lage der neuen Lage der ursprünglich vertikalen Achse entspricht.

IV. Vestibularapparat.

Unter Vestibularapparat haben wir zu verstehen: 1. Die Bogengänge mit ihren Sinnesorganen, den Cristae acusticae. 2. Sacculus und Utriculus mit ihren Sinnesorganen, den Maculae acusticae und ihren Otolithen.

1. Reflexe.

Diese Organe dienen der Regulierung der Lage des Kopfes im Raume. Hierzu dient eine ganze Reihe von Reflexen, die man unter dem Namen Labyrinthreflexe zusammenfaßt. Man kann unterscheiden:

a. Bewegungsreflexe.

1. Drehreaktionen und -nachreaktionen (ausgelöst durch Winkelbeschleunigungen);
 - a) auf den Hals;
 - b) auf die Augen;
2. Reaktionen auf Progressivbewegungen.

b. Reflexe der Lage:

1. Tonische Reflexe auf die Körpermuskeln;
 - a) auf die Extremitäten
 - b) auf Hals und Rumpf.
2. Labyrinthstellreflexe.
3. Kompensatorische Augenstellungen.

α. Bewegungsreflexe.

1. Drehreaktionen.

Bei den passiven Drehbewegungen, welche beim Menschen mit der Erzeugung von Schwindelgefühl verbunden sind, zeigen Kopf und Augen gesetzmäßige reflektorische Reaktionen, deren Eintreten an die Integrität der Bogengänge geknüpft ist. Man kann diese Reflexe aus dem Bestreben erklären, Gesichtsfeld und Fixationspunkt konstant zu erhalten.

Die Bulbi behalten ihre Sehrichtung bei, drehen sich daher entgegen dem Sinne der Bewegung im Kopfe, bis die fortschreitende passive Drehung die Erhaltung des Fixationspunktes unmöglich macht. Dann schnellen die Bulbi im Sinne der Drehung vorwärts und das Spiel beginnt von neuem: Nystagmus bei Drehung. Nach dem Aufhören der Drehung kehren sich die Phasen des Nystagmus um, die langsame erfolgt im Sinne der Drehung, die schnelle entgegengesetzt.

Diese reflektorische Bewegungsform der Bulbi hat ihre afferente Bahn im N. vestibularis, welcher von den Bogengängen aus erregt wird, die efferente Bahn liegt in den Augenmuskelnerven. Hierüber wird unten näher abgehandelt werden.

Außer den kompensatorischen Augenbewegungen findet man bei Tieren vielfach kompensatorische Bewegungen des Kopfes, ja des ganzen Körpers entgegen der Richtung der Drehung. Auch diese kompensatorischen Kopf- und Körperbewegungen geschehen unter der Herrschaft des Vestibularapparates (s. u.). Sie finden sich bei Tieren, welche ausgiebiger Augenbewegungen nicht fähig sind. Bei ihnen tritt daher an Stelle der kompensatorischen Augenmuskulbewegung eine kompensatorische Bewegung der Drehmuskeln des Kopfes oder der ganzen Körpermuskulatur (vgl. Kompaßreflex S. 153).

Galvanischer Schwindel.

Ebenfalls an den Vestibularapparat (im erweiterten Sinne einschließlich seiner Nerven) geknüpft ist die Erscheinung des galvanischen Schwindels. Schwindelgefühl kann man bei Menschen und Tieren mittels galvanischer Durchströmung des Kopfes in querer Richtung erzeugen. Legt man die Elektroden auf die beiden Processus mastoidei auf, so scheint sich die Außenwelt über oben nach der Kathode zu drehen. Daher entsteht Kopfneigung nach der Anode und Nystagmus mit schnellem Schlag nach der Kathode. Starke

Ströme erzeugen außerdem entsprechende kompensatorische Gegenrollbewegungen des ganzen Körpers.

Diese Erscheinungen werden von den Nerven des Vestibularapparates ausgelöst.

2. Reaktionen auf Progressivbewegungen.

Progressivbewegungen sind Bewegungen, bei welchen das ganze Tier seinen Ort im Raume ändert.

Wenn ein Tier, das in normaler Haltung auf einem horizontalen Brette sitzt, vertikal nach oben bewegt wird, so gehen bei Beginn der Bewegung die Vorderbeine in stärkere Beugung und der Kopf wird der Unterlage genähert; nach Aufhören der Bewegung erfolgt tonische Streckung der Vorderbeine und Hinterbeine sowie Kopfhebung (Liftreaktion). Bei Bewegung des Brettes nach unten ist die Reaktion umgekehrt. Ein anderer Reflex bei Progressivbewegungen wird als Sprungbereitschaft bezeichnet. Er besteht in folgendem: Hält man ein Tier in Hängelage mit dem Kopf nach unten, so werden bei vertikaler Abwärtsbewegung beide Vorderbeine nach vorn bewegt, vielfach unter Spreizung der Zehen. Die Zahl der Reflexe auf Progressivbewegungen ließe sich leicht vermehren. Hier möge das Gesagte genügen. Alle diese Reflexe bleiben aus, wenn die Vestibularapparate vollständig zerstört, aber nicht, wenn nur die Sinnesorgane des Sakkulus und Utrikulus außer Funktion sind, sie hängen also von den Bogengängen ab.

b. Reflexe der Lage.

1. Tonische Reflexe auf die Körpermuskeln.

Zur Untersuchung der tonischen Labyrinthreflexe ist es nötig, außer der Dezerebrierung die Halsreflexe auf die Körpermuskulatur dadurch auszuschalten, daß man Hals, Kopf und Rumpf unbeweglich gegeneinander macht, z. B. durch Eingipsen. Man hält das Tier in Rückenlage, wobei die vorderen Extremitäten sich in Strecktonus befinden. Erfolgt nun eine Drehung des Tieres um eine frontale Achse, so ist der Tonus maximal, wenn die Ebene der Mundspalte um 45° über die Ausgangsstellung gehoben wird, bei weiterer Drehung in gleichem Sinne nimmt der Tonus wieder ab, bis er bei Drehung um 180° von der Maximumstellung minimal wird, um dann bis zur Maximumstellung wieder zuzunehmen. Drehungen bei anderen Körperlagen ergeben, daß der Tonus nur abhängig ist von der Lage des Kopfes im Raume. Alle Drehungen, bei denen die Mundspalte ihre Orientierung zur Horizontalen nicht ändert, sind ohne Wirkung auf den Strecktonus der Vorderbeine. Analog den Vorderbeinen verhalten sich die Hinterbeine. Der Tonus der Beugungsmuskeln wird entgegengesetzt beeinflußt wie der Streckmuskeltonus. Ausschaltung beider Labyrinthhebt den Einfluß der Kopflage auf den Tonus auf; ein Labyrinth genügt dagegen, ihn aufrecht zu erhalten.

Die beschriebenen Reflexe und außerdem solche auf Hals- und Rumpfmuskeln hängen ab vom Sinnesorgan des Utrikulus.

2. Labyrinthstellreflexe.

Die Labyrinthstellreflexe bewirken, daß der Kopf eines Tieres stets dieselbe Lage im Raume einnimmt; Scheitel oben, Kiefer unten, Mundspalte etwa 45° unter die Horizontale gesenkt. Zur Prüfung hält man das Tier am Becken frei in der Luft. Wird der Rumpf in Seitenlage gebracht, so dreht sich der

Kopf in die Normalstellung. Bei Hängelage (Kopf oben) wird der Kopf ventralwärts gebeugt bis zur Normalstellung, bei Hängelage (Kopf unten) dorsalwärts. In Rückenlage wird der Kopf entweder seitlich gedreht, oder das Tier klappt seinen Vorderkörper ventralwärts herüber, bis der Kopf in Normalstellung steht. Diese Reflexe gehen vom Sinnesorgan des Sakkulus aus, ob auch der Utrikulus dabei eine Rolle spielt, ist unsicher.

3. Kompensatorische Augenstellungen.

Die kompensatorischen Augenstellungen sind Reflexe der Lage, sie dürfen nicht mit den kompensatorischen Augenbewegungen verwechselt werden. Man findet diese Lagereflexe am besten ausgeprägt bei Kaninchen. Es lassen sich Vertikalabweichungen und Raddrehungen der Augen unterscheiden. Erstere zeigen sich bei Seitenlage des Tieres. In rechter Seitenlage ist das rechte Auge nach oben, das linke nach unten abgelenkt, in linker Seitenlage umgekehrt. Die kompensatorischen Raddrehungen treten auf, wenn das Tier mit der Schnauze senkrecht nach unten oder senkrecht nach oben gehalten wird. Ist die Schnauze oben, so sind beide Augen mit dem vorderen Kornealpol nasalwärts gedreht, ist die Schnauze unten, okzipitalwärts. Die Reflexe werden bei Vertikalabweichungen vom Sakkulussinnesorgan (Hauptstück), die Raddrehungen wahrscheinlich von der sogenannten Sakkulusecke ausgelöst.

2. Analyse der Labyrinthfunktion.

a. Anatomie der Bogengänge.

Nunmehr ist etwas näher auf die Funktion der Bogengänge einzugehen. Die Bogengänge, jederseits drei, sind annähernd in drei zueinander senkrechten Ebenen im Raume angeordnet, wie die Abb. 123 und 124 zeigen. In einer und derselben und zwar horizontalen Ebene liegen die beiden horizontalen Gänge. Der linke vordere und der rechte hintere Gang stehen senkrecht zur Ebene des horizontalen. Ihre Ebenen sind parallel, haben einen Abstand von 7 mm voneinander und bilden mit der Medianebene annähernd einen Winkel von 45° . Analog verhalten sich der linke hintere und der rechte vordere, welche also ihrerseits einen Winkel von 90° mit den Ebenen der beiden soeben beschriebenen Kanäle bilden. Wie die Abb. 123 zeigt, sind also die Ebenen der Bogengänge annähernd gleich den Ebenen eines senkrechten Raumkoordinationssystems angeordnet.

Über die Funktion der Bogengänge geben Ausschaltungs- und Reizungsversuche Aufschluß.

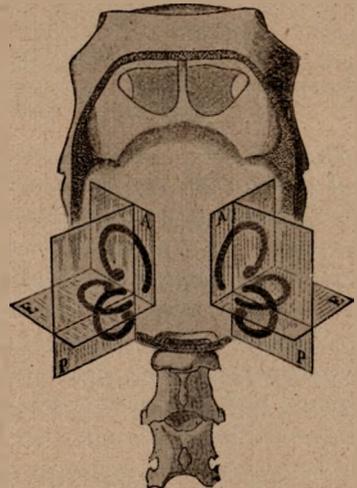


Abb. 123.

Schema der Lage der Bogengänge bei der Taube. (Nach J. R. Ewald.)

b. Folgen der Ausschaltung der Bogengänge.

Nach Ausschaltung eines der oben beschriebenen Bogengangpaare, welche man durch Zerstörung des Ganges oder durch Ko-

kainisierung vornehmen kann, zeigen Vögel (Tauben) bei jeder Erregung pendelnde Hin- und Herbewegungen des Kopfes in der Ebene der ausgeschalteten Gänge und bei Körperbewegung die Neigung, sich um eine Achse zu drehen, welche senkrecht zu dieser Ebene steht. Nach Ausschaltung der horizontalen Gänge pendelt also der Kopf um seine vertikale Achse und das ganze Tier dreht sich um diese; Ausschaltung des linken vorderen und rechten hinteren Ganges erzeugt Pendeln nach links um eine Achse, welche um 45° gegen die Medianebene geneigt ist, und Sichüberschlagen des Tieres um diese Achse; Ausschaltung des rechten vorderen und linken hinteren hat entsprechende Bewegungen zur Folge, welche um eine Achse erfolgen, welche senkrecht zu der eben definierten liegt.

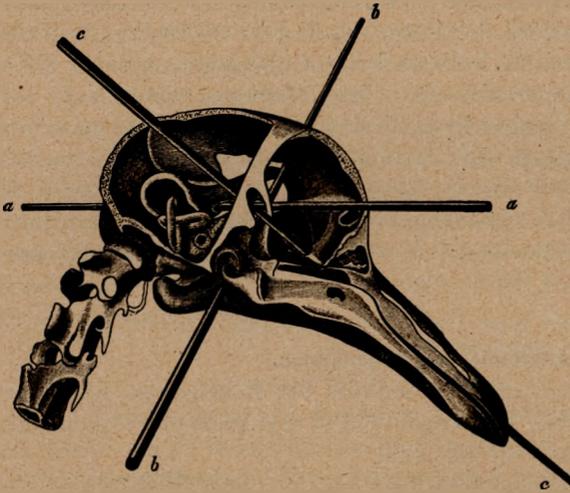


Abb. 124.

Bogengänge der Taube. aa Augenachse, bb Scheitelachse, cc Schnabelachse. (Nach J. R. Ewald.)

Werden bei Tauben beide Labyrinth zerstört, so sind sie völlig desorientiert, sie vermögen keinerlei kombinierte Bewegungen auszuführen und keine bestimmte Körperstellung einzunehmen. Die Muskeln sind in beständigen regellosen Kontraktionen. Nach und nach im Verlauf einiger Monate wird der Zustand der Tiere wieder normal. Dauernd bleibt eine abnorme Schlawheit aller Muskeln des Tieres zurück. Sie ist

auf den Ausfall der tonischen Beeinflussung der gesamten Muskulatur durch die Bogengänge zurückzuführen (Labyrinthtonus). Ferner zeigt sich Unvermögen, ohne Kontrolle der Augen die Lage des Kopfes zu erkennen. So nimmt der Kopf bei verdeckten Augen abnorme Stellungen ein, aus denen ihn das Tier nicht zu bringen vermag.

Auch nach Zerstörung eines Labyrinthes zeigen sich Störungen, welche zu charakteristischen dauernden Veränderungen der Kopfstellung führen. Bei Katzen und Kaninchen, denen das Großhirn und Kleinhirn ausgerottet ist, zeigt sich bei Zerstörung eines Labyrinthes Wendung und Drehung des Kopfes nach der Seite des fehlenden Labyrinthes, Rumpfdrehung ebendahin, Tonusverlust der gleichseitigen Extremitäten. Beide Augen sind nach der Seite des fehlenden Labyrinthes gerichtet. Beim Menschen treten nach einseitiger Zerstörung zunächst sehr stürmische Erscheinungen ein: heftiger Nystagmus, dessen schnelle Bewegung nach der gesunden Seite gerichtet ist, Schwindel mit Scheinbewegung der Außenwelt und des eigenen Körpers, Übelkeit, Erbrechen, Unfähigkeit zu gehen. Die Erscheinungen verlieren sich in 2–3 Wochen.

Im allgemeinen ist die Störung nach Ausschaltung der Bogengänge um so größer, je höher die Ansprüche an den motorischen Apparat sind. Bei Vögeln zeigt sich, daß die geschicktesten Flieger am meisten leiden.

Das Zurückgehen der Störung geschieht teils unter dem Einflusse des Gesichtssinnes, teils durch die Funktion der oben beschriebenen sensiblen Apparate. Hierfür zeugt, daß die bereits ausgeglichenen Störungen nach Ausschaltung der Zentralwindungen des Großhirns wieder aufleben. Ist auch nach dieser Operation die Störung wieder verschwunden, so kehrt sie nach Verdeckung der Augen im Dunkeln wieder.

c. Reizung der Bogengänge.

Die Erscheinungen, welche infolge der Ausschaltung der Bogengänge eintreten, erfahren eine bedeutsame Ergänzung durch Versuche der Reizung der Bogengänge.

Der Bogengang stellt eine Röhre dar, welche mit Flüssigkeit, der Endolymphe, gefüllt ist. An seinem einen Ende trägt er eine Erweiterung, die Ampulle, welche ein Sinnesorgan, die *Crista acustica*, zeigt, an das die Endigungen des N. vestibularis herantreten. Die Sinneszellen der *Crista* tragen Haare, welche durch eine homogene, ihnen aufsitzende Masse, die *Cupula*, vereinigt sind. Diese ragt etwas über die Mitte des Kanales vor. Wenn sich daher die Endolymphe bewegt, so übt sie einen Stoß auf die *Cupula* aus, hierdurch entsteht eine Zerrung an den Haaren der Haarzellen. Diese Zerrung wird als der Empfindung und Reflex auslösende Reiz betrachtet.

Eine Bewegung der Endolymphe muß bei jeder Bewegung des Kopfes eintreten. Denken wir uns, daß der Kopf um eine vertikale Achse gedreht werde, so dreht sich der horizontale Bogengang in seiner Ebene; die Endolymphe dieses Ganges macht die Bewegung aber nicht in dem Betrage der Kopfdrehung mit, da die Flüssigkeit wegen ihrer Trägheit zurückbleibt. Damit wäre also die Bedingung für einen Stoß gegen die *Cupula* gegeben (Hypothese von *Mach* und *Breuer*).

Man hat nun in den einzelnen Bogengängen derartige Strömungen künstlich erzeugt (Versuch von *Ewald*). Wird z. B. in einem horizontalen Bogengang der Taube eine Strömung in der Richtung zur Ampulle erzeugt, so macht das Tier mit Kopf und Augen eine Bewegung in der Richtung der Strömung; bei entgegengesetzter Richtung der Strömung ist auch die Kopf- und Augenbewegung entsprechend entgegengesetzt.

Diese Bewegungen sind als kompensatorisch aufzufassen, da die Lymphströmung bei einer Kopfbewegung eintreten würde, welche der Richtung dieser Strömung entgegengesetzt ist. Daher wird dem Tier diese Bewegung vorgetäuscht und von ihm kompensiert.

Ein entsprechendes Resultat erhält man bei Drehungen des ganzen Tieres. Läßt man z. B. eine Taube um eine vertikale Achse nach links rotieren, so findet eine Strömung der Lymphe nach rechts statt. Die Taube dreht daher den Kopf nach rechts; dieselbe Bewegung nach rechts zeigen auch die Augen. Wenn die Drehung des Kopfes und der Augen einen bestimmten Grad erreicht haben, so schwingen sie schnell in der Richtung der Drehung, danach beginnt das Spiel von neuem. Es treten also die oben geschilderten kompensatorischen Augenbewegungen mit kompensatorischen Kopfbewegungen gleichzeitig auf.

Analoges beobachtet man auch bei Säugetieren und beim Menschen. Hier treten die kompensatorischen Augenbewegungen in den Vordergrund. Ihre Richtung ist abhängig von der Richtung der Achse, um welche der Kopf gedreht wird. Jeder Bogengang löst bei der Drehung Augenbewegungen in seiner Ebene aus. Werden also mehrere Bogengänge gleichzeitig bei der Drehung erregt, so tritt eine Augenbewegung auf, welche eine Resultierende aus den entsprechenden Innervationen darstellt (Gesetz von *Flourens*). Das wird immer dann eintreten, wenn die Drehung des Kopfes um eine Achse erfolgt, welche nicht senkrecht zu einer der Ebenen der Bogengangspaare steht.

Beim Menschen kann man durch Drehung des Körpers um seine vertikale Achse bei aufrechter Kopfhaltung in den horizontalen Bogengängen eine Strömung der Endolympe erzeugen und infolgedessen einen horizontalen Nystagmus. Nach dem Aufhören der Drehung folgt ihm ein horizontaler Nachnystagmus von entgegengesetzter Richtung. Die Richtung des Nystagmus bezeichnet man nach seiner schnellen Phase. Bei Rechtsdrehung entsteht während der Drehung Nystagmus nach rechts, beim Anhalten Nystagmus nach links, entsprechend den Bewegungen der Endolympe zur Ampulle bzw. von ihr weg.

Wenn die Drehung um die vertikale Körperachse bei verschiedener Kopfhaltung stattfindet, so gibt die Schnittlinie der Horizontalebene mit der Hornhaut die Bahn des Nystagmus, die Drehungsrichtung die Richtung des Nystagmus während der Drehung an. Bei aufrechter Kopfhaltung und Drehung nach rechts entsteht daher horizontaler Nystagmus nach rechts. Wird der Kopf um 90° gegen die rechte Schulter geneigt, so entsteht bei Rechtsdrehung Nystagmus vertikal nach aufwärts (in bezug auf die ursprüngliche Kopfhaltung). Bei Neigung des Kopfes um 90° nach vorn und Rechtsdrehung entsteht ein rotatorischer Nystagmus nach rechts (weil die Horizontalebene den Scheitel der Kornea tangential berührt). Bei Neigung des Kopfes um 90° nach hinten und Rechtsdrehung entsteht ebenfalls rotatorischer Nystagmus, aber nach links (vom Standpunkte des Untersuchten aus). In Zwischenstellungen des Kopfes ergeben sich ohne weiteres Zwischenformen des Nystagmus.

Wenn aus Krankheitsursachen oder infolge von Drehung ein Nystagmus besteht, so zeigt eine Versuchsperson bei geschlossenen Augen Reaktionsbewegungen. Diese bestehen im Fallen des Körpers. Der Fall findet in der Ebene statt, in welcher der Nystagmus schlägt, seine Richtung ist der langsamen Phase des Nystagmus gleichgerichtet. Bei Veränderung der Kopfstellung ändert sich also die Richtung der Reaktionsbewegung (vestibuläre Ataxie).

Strömungen der Endolympe kann man beim Menschen dadurch erzeugen, daß man den Gehörgang mit kaltem (20°) oder heißem Wasser (über 40°) ausspült. In beiden Fällen entsteht Nystagmus, bei Kaltspülung nach der Gegenseite, bei Warmspülung nach der gleichen: kalorischer Nystagmus.

Die Ausschaltungs- und Reizungsversuche der Bogengänge lehren also, daß diese Gebilde für die Orientierung im Raume eine bedeutende Rolle spielen. Da alle unsere Körperbewegungen räumliche Verschiebungen des Körpers und seiner Teile darstellen, so ist die Bedeutung des Bogengangsapparates für diese Bewegungen ohne weiteres ersichtlich.

3. Bedeutung der Otolithen. (S. Seite 228, 229.)

Die Art, in welcher die oben erwähnten Reflexe durch die Sinnesorgane des Sacculus und Utriculus ausgelöst werden, ist nicht vollkommen klar erkannt. Es hat sich wahrscheinlich machen lassen, daß von den Maculae Dauererregungen ausgehen, welche je nach der Stellung der Otolithen im Raume von verschiedener Intensität sind. Das Maximum der Erregung scheint vorhanden zu sein, wenn der Otolith an der Macula hängt.

4. Nervöse Verknüpfungen des Vestibularapparates.

Der Vestibularapparat hat vielfache nervöse Verknüpfungen. Die Fasern des N. vestibularis verlaufen zum kleinsten Teile zum kleinzelligen dorsalen Nucl. triangularis. Der größere Teil gelangt zum *Deitersschen* (Nucl. n. vest. lat.) und *Bechterewschen* Kern (Nucl. n. vest. sup.). Von allen drei Kernen gelangen Fasern I. in das Kleinhirn (Tractus vestibulo-cerebellaris). Sie enden im Wurm, Dachkern, Kugelkern, Pfropf und Nucl. dentatus. II. Vom *Deitersschen* und *Bechterewschen* Kern gehen außerdem Verbindungen: 1. zum Vorder- und Seitenhorn des Rückenmarkes (Tract. vestibulo-spinalis), 2. durch das hintere Längsbündel (Tract. vestibulo-nuclearis) zu den Kernen sämtlicher Augenmuskeln beider Seiten, 3. zur Großhirnrinde direkt oder durch den Kern des Okulomotorius.

Die Existenz dieser Verbindungen macht den Einfluß des Vestibularapparates auf das Kleinhirn (s. S. 188), auf die Körpermuskulatur (Labyrinthonus s. S. 230) sowie auf die Augenmuskeln (assoziierte kompensatorische Augenbewegungen S. 228 ff.) verständlich. Die zerebrale Bahn dient der Vermittelung der vom Vestibularapparat ausgelösten Empfindungen.

G. Gehörorgan.

Das periphere Sinnesorgan für die Gehörsempfindungen liegt in der Schnecke. Ihre Zerstörung vernichtet die Fähigkeit des Hörens vollkommen und dauernd. Die erregenden Reize bezeichnet man als Schall. Der physikalische Vorgang, welcher die Reizung bewirkt, besteht in einer schwingenden Bewegung in der Schnecke, welche ihr von außen mitgeteilt wird. Diese Mitteilung erfolgt entweder durch eine besondere Vorrichtung, das Trommelfell und seine Verbindung mit dem Labyrinth, oder durch die Substanz des Kopfes, welche das Labyrinth umgibt. Unter normalen Bedingungen kommt nur die erste Möglichkeit in Frage. Dem Trommelfell wird die schwingende Bewegung durch die Luft mitgeteilt, die ihrerseits durch einen schwingenden Körper in Schwingung versetzt wird. So beruht also das Hören auf dem Mitschwingen der Luft, die sich zwischen schwingendem Körper und Gehörorgan befindet, und auf dem Mitschwingen oder der Resonanz der Teile des Gehörorganes, welche von der Luft bewegt werden. Unmittelbar betroffen wird das Trommelfell, eine Membran, welche die Schwingungen auf die Gehörknöchelchen und durch diese auf das Labyrinthwasser und das Gehörorgan der Schnecke überträgt. Das Hören beruht also auf Mitschwingen oder Resonanz.

I. Physikalische Vorbemerkungen.

Wenn ein elastisches Gebilde, z. B. eine Feder, durch eine Kraft deformiert wird, so schwingt es nach dem Aufhören der Kraftwirkung gegen den Ruhe-

zustand zurück. Vermöge der Trägheit schnellt es über den Ruhezustand hinaus; dies wiederholt sich, bis Widerstände die von Schwingung zu Schwingung schwächer werdende Bewegung vernichten. Man nennt diese Schwingungen elastische Schwingungen.

Sie folgen demselben Gesetz wie die Schwingung des Pendels, daher heißen sie Pendelschwingungen oder Sinusschwingungen. Ihre maximale Elongation bezeichnet man als die Schwingungsweite oder Amplitude.

Wenn man ein Pendel mit einer Schreibspitze versieht und an dieser eine Schreibfläche vorüberführt, so erhält man eine Kurve wie in Abb. 125 Kurve 2.

Hierin ist $b_1 + b_2$ die Amplitude.

In einem homogenen elastischen Medium, wie in der Luft, wirkt die Schwingung eines Massenteilchens auf die benachbarten, so pflanzt sich die Bewegung

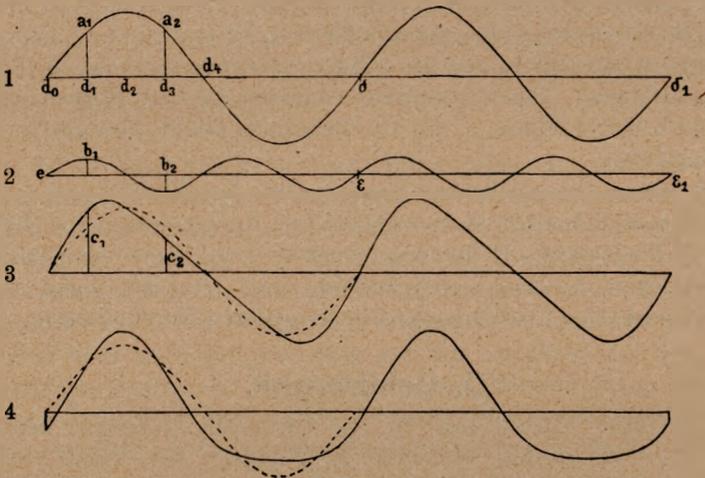


Abb. 125.

1 Kurve eines Tones. — 2 Kurve der Oktave desselben. — 3 und 4 Kurve des Zusammenklanges von 1 und 2: 3. e fällt mit d_0 , ϵ mit δ zeitlich zusammen, 4. e ist zeitlich gegen d_0 etwas verschoben.

wellenförmig fort. Die Länge l , um welche sich die Schwingung in der Zeit t fortgepflanzt hat, während welcher ein Massenteilchen eine ganze Schwingung ausführt, nennt man Wellenlänge. Es ist daher die Fortpflanzungsgeschwindigkeit c der Bewegung $c = \frac{l}{t}$ oder $l = c \cdot t$. Die Zahl der Schwingungen n in der Zeiteinheit ist also $n = \frac{1}{t}$. Mithin $l = \frac{c}{n}$. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit in Luft ist $c = 340$ m. Also hat ein Ton von z. B. 100 Schwingungen in der Sekunde eine Wellenlänge von 3,4 Metern.

Wirken zwei Schwingungen auf ein Luftteilchen gleichzeitig ein, so ist die Bewegung desselben bei gleicher Richtung beider Schwingungen durch die algebraische Summe der beiden Amplituden gegeben; dasselbe gilt bei Einwirkung mehrerer Einzelschwingungen (Superposition von Schwingungen). Dies zeigt Kurve 3 der Abb. 125, welche durch gleichzeitige

Einwirkung der beiden Vorgänge entstanden ist, welche die Kurven 1 und 2 repräsentieren.

Die resultierende Kurve nimmt eine ganz andere Gestalt an, wenn man eine der Komponenten längs der Achse verschiebt, sie hängt also nicht nur von der Zahl und der Amplitude der Schwingungen, sondern auch von deren Phasenverhältnis ab. So ist die Kurve 4 durch gleichzeitiges Wirken der Vorgänge von 1 und 2 entstanden, nur ist hier der Beginn der beiden nicht gleichzeitig, sondern der zweite ist um eine viertel Wellenlänge verschoben.

Treffen Luftschwingungen auf einen schwingungsfähigen Körper, so kann derselbe in Mitschwingung oder Resonanz versetzt werden. Am stärksten wird das Mitschwingen, wenn die Schwingungen den Körper in seiner Eigenperiode treffen, d. h. in einer Zeitfolge, in welcher die Schwingungen dieses Körpers erfolgen würden, wenn er durch einen einmaligen Stoß in eigene Schwingungen versetzt wird. So gelingt es z. B. durch schwaches periodisches Ziehen am Seil einer Glocke im Tempo ihrer Eigenschwingung diese zu Schwingungen von beträchtlicher Amplitude zu bringen. Je mehr die Eigenperiode des mitschwingenden Körpers von der erregenden Periode abweicht, desto größer muß die Kraft sein, wenn Mitschwingen erzwungen werden soll.

Wird ein Körper durch einen Anstoß in Schwingungen versetzt, so führt er diese in seiner eigenen Periode aus. Während dieser Zeit einwirkende neue Schwingungen können daher nur auf die bestehenden superponiert werden. Durch Widerstände (Dämpfung) können Eigenschwingungen unterdrückt werden, in diesem Fall kann der Körper nur erzwungene Schwingungen zeigen, er schwingt also nur so lange als die Schwingungsursache wirkt.

1. Äußeres Ohr.

Bei Amphibien liegt das Trommelfell an der Oberfläche des Körpers, bei den übrigen Landwirbeltieren in einer Einstülpung, die man als Gehörgang bezeichnet. Am äußeren Ende des Gehörganges der Säuger befindet sich meist eine Ohrmuschel, welche bei vielen durch Muskelwirkung verstellbar und aufrichtbar ist. Sie dient hier als Schalltrichter, welcher die Schallschwingungen auffangen und in den Gehörgang reflektieren kann, vor allem aber zur Wahrnehmung der Richtung, aus welcher der Schall kommt; denn das Tier hört den Schall am lautesten, wenn die Ohrmuscheln gegen die Schallrichtung stehen. Auch beim Menschen wird der Schall am besten wahrgenommen, wenn seine Quelle in der Richtung des Gehörganges liegt. Für eine Reflexion der Schallwellen in den Gehörgang wäre die Muschel hier nur bei von vorn kommendem Schall geeignet, sie ist verkümmert und von untergeordneter Bedeutung.

Der Gehörgang spielt die Rolle eines Leitungsrohres, vergleichbar einem Sprachrohr, durch Reflexion an seinen Wänden wird der Schall dem Trommelfell zugeleitet. Diese Membran wird durch den Gehörgang geschützt. Dafür bürgt seine ansehnliche Länge, welche 25 mm, d. h. etwa ein Siebentel des Querdurchmessers des Kopfes ausmacht; ferner seine winklige Knickung, welche direktes Eindringen von Körpern gegen das Trommelfell verhindert; weiter seine Einfettung mit Ohrenschmalz, an dem kleine Partikel haften. Einen weiteren Schutz bilden Tasthaare am Eingange des Gehörganges. Die im Gange befindliche Luft schützt das Trommelfell gegen Temperatureinflüsse.

2. Mittleres Ohr.

Am Ende des Gehörganges liegt das Trommelfell, welches die Luft der Paukenhöhle oder des mittleren Ohres von der Luft des Gehörganges trennt. An das Trommelfell schließen sich die Gehörknöchelchen, Hammer, Amboß und Steigbügel an, welche eine starre Verbindung zwischen ihm und der Fenestra ovalis bilden (Abb. 126). Diese schließt das Labyrinth gegen das mittlere Ohr ab. Trommelfell und Gehörknöchelchen kann man als einen einzigen Apparat betrachten, dessen Teile gleichzeitige Schwingungen ausführen. Die Berechtigung hierfür ergibt sich aus der Tatsache, daß die Wellenlängen der in Frage kommenden Schwingungen sehr groß sind im Vergleich zur Dimension

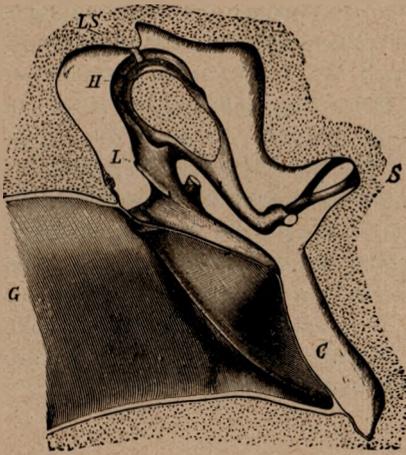


Abb. 126.

Linkes Ohr. Frontalschnitt des linken Ohres durch den Gehörgang hinter dem Stiel des Hammers. Vierfache Vergrößerung. G Gehörgang, C Paukenhöhle, S Steigbügel, H Hammer, L Ligamentansatzstelle, LS Oberes Ligament.

(Nach Hensen.)

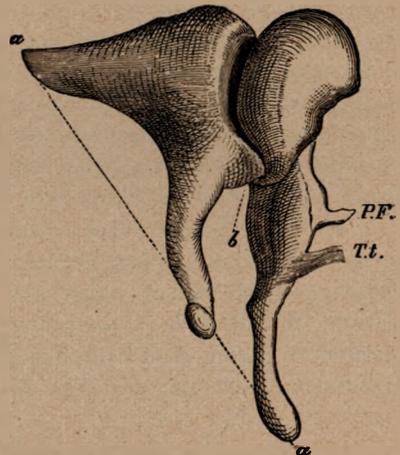


Abb. 127.

Hammer und Amboß von der Paukenhöhle gesehen. Zur Demonstration der Hebelwirkung dieser Gehörknöchelchen. a a Hypotenuse, P.F. Processus Folianus, T. t. Tensor tympani, b Sperrzahn des Amboßes.

(Nach Helmholtz.)

des Trommelfell-Gehörknöchelchen-Systemes. Bei Amphibien, Reptilien und Vögeln existiert nur ein Gehörknöchelchen, das dem Steigbügel entspricht, die Columella.

Dieses System vermag durch Schwingungen von beliebiger Dauer in Mitschwingung versetzt zu werden. Die meisten schwingungsfähigen Körper verhalten sich nicht so, vielmehr werden sie, wie gesagt, am stärksten zum Mitschwingen gebracht durch Schwingungen, welche in ihrer Eigenperiode einwirken.

Daß das Trommelfell alle im Bereiche des Hörens liegenden Schallschwingungen gleich getreu aufnimmt, hat vor allem seinen Grund in der starken Dämpfung, welche durch die Gehörknöchelchen bedingt ist, die eine feste Verbindung zwischen dem Trommelfell und dem ovalen Fenster herstellen. Ferner wirkt die sehr geringe Masse des Trommelfelles — seine Dicke beträgt nur $\frac{1}{10}$ mm — und die geringe Spannung dieser Membran günstig, indem sie die Empfindlichkeit vergrößern.

Die Amplituden der Schwingungen des Trommelfelles sind gering, doch reichen sie aus, um mittels graphischer Vorrichtung aufgezeichnet zu werden. Die Elongationen erfahren bei der Übertragung der Schwingungen auf das ovale Fenster eine beträchtliche Reduktion, während entsprechend an Energie gewonnen wird. Eines der Momente, die in diesem Sinne wirken, ist das Verhältnis der Längen des Hammergriffes und des langen Amboßfortsatzes (Abb. 127). Die Drehachse des Hammers ist durch zwei Bänder gegeben, welche sich an den Hals des Hammers ansetzen. Um diese Achse dreht sich auch der mit dem Hammer artikulierende Amboß Abb. 128. Das Verhältnis des Hammergriffes zum langen Amboßfortsatz Abb. 127 bezogen auf diese Drehachse ist 3:2, woraus die Reduktion der Elongationen des Trommelfellnabels in diesem Verhältnis folgt.

Das Gelenk zwischen Hammer und Amboß ist für die Übertragung der Schwingungen als starr zu betrachten. Es besitzt eine Sperrvorrichtung (Abb. 127 und 128), welche bewirkt, daß es nur bei Bewegungen in einem Sinne spielt. Einwärtsdrehungen des Hammergriffes werden dem Amboß genau mitgeteilt. Auswärtsdrehungen dagegen nicht. So ist dafür gesorgt, daß bei Bewegungen des Trommelfelles nach außen der Steigbügel nicht aus dem oberen Fenster herausgerissen werden kann.

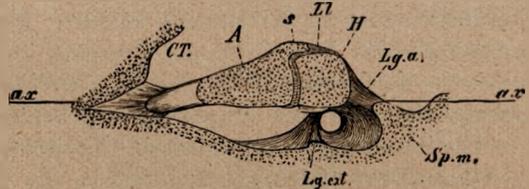


Abb. 128.

Horizontalabschnitt durch die Paukenhöhle des rechten Ohres. Vierfache Vergrößerung. CT Paukenhöhle, H medialer Rand der Schnittfläche des Hammerkopfes, A Amboß, Sp. m. Spina major, Lg. a. Ligamentum anterius, L. l. Ligamentum laterale, Lg. ext. Ligamentum externum, ax Drehungsachse, s Sperrzahn des Amboßes. (Nach Hensen.)

Wenn Schallreize das Gehörorgan treffen, so kontrahieren sich reflektorisch die Muskeln des Mittelohres, der Tensor tympani (versorgt vom Trigemini) und der Stapedius (versorgt vom Facialis). Der Tensor inseriert am Handgriff des Hammers, dicht unter der Drehachse, er entspringt aus dem Canalis musculotubarius. Durch seine Kontraktion dreht er den Handgriff nach innen, spannt damit das Trommelfell und befestigt das Hammeramboßgelenk, auch drückt er die Fußplatte des Steigbügels dadurch stärker in die Fenestra ovalis. Der Stapedius inseriert am Köpfchen des Steigbügels, er entspringt aus der Eminentia stapedii. Bei seiner Kontraktion zieht er die Verbindung zwischen Amboß und Steigbügel nach hinten; dadurch soll die Fußplatte des Steigbügels um ihr hinteres Drittel nach außen gedreht, hierdurch die Spannung des membranösen Teiles der Fenestra ovalis erhöht werden. Zugleich soll die Kontraktion die Spannung des Trommelfelles erhöhen.

Da das Trommelfell vor einer geschlossenen, lufthaltigen Höhle, der Paukenhöhle, ausgespannt ist, könnte eine Spannung desselben durch ungleichen Druck im Gehörgang und in der Paukenhöhle erzeugt werden. Damit dies nicht geschieht, steht die Paukenhöhle mit der Außenluft durch eine Röhre, die Tuba Eustachii, in Verbindung, welche für gewöhnlich geschlossen ist, sich aber öffnen kann. Mit ihrer Öffnung wird eine etwa vorhandene Druckdifferenz zwischen Außenluft und Paukenhöhlenluft ausgeglichen. Da der

Luftdruck beständig schwankt, die Gase der Paukenhöhle wohl auch von der Schleimhaut derselben resorbiert werden, so ist es von Wichtigkeit, daß die Öffnung der Tube häufiger erfolgt. Sie geschieht bei jedem Schluckakt unter der Wirkung des *M. petrostaphylinus*.

Durch Einatmungs- und Ausatmungsbewegung bei geschlossenem Mund und Nasenlöchern kann aus der Paukenhöhle Luft herausgesogen oder in sie eingepreßt werden (*Valsavascher Versuch*). Der Saugdruck muß 20—40 mm Hg, der Blasedruck über 200 mm Hg betragen. Durch derartige Versuche kann man die Lage der Organe der Paukenhöhle zueinander erheblich verändern: Trommelfellnabel um $\frac{3}{4}$ mm, Steigbügelplatte um $\frac{1}{4}$ mm.

Die Paukenhöhle ist mit Flimmerepithel ausgekleidet, durch dessen Wirkung Schleim u. dgl. in die Nase bewegt werden kann.

II. Schallwahrnehmung.

Die Schallempfindungen kann man in Geräusche und Klänge einteilen. Geräusche entstehen durch Schwingungen, deren Zeitdauer und Amplitude von Schwingung zu Schwingung wechselt, Klänge durch Reihen von Schwingungen gleicher Dauer. Einen Übergang zwischen Klängen und Geräuschen bilden die Geräusche mit Toncharakter, welche durch periodische Schwingungen erzeugt werden, deren Amplitude von Schwingung zu Schwingung wechselt.

Die Schallempfindungen zeigen Unterschiede in der Stärke (*Intensität*), im Charakter (*Klangfarbe*) und in der Höhe.

Wovon die Wahrnehmung der Intensität des Schalles abhängt, ist nicht sicher entschieden. Nach einer Reihe von Autoren ist die Energie der Schwingungen maßgebend, d. h. das halbe Produkt aus Masse und Quadrat der Geschwindigkeit des schwingenden Körpers, nach anderen die Bewegungsgröße, d. i. das Produkt aus Masse und Geschwindigkeit.

Die Empfindlichkeit des Ohres scheint die aller anderen Sinne zu übertreffen: die Amplitudengrenze liegt zwischen 0,000001 und 0,000005 mm, die Druckoszillationsgrenze wird zu $0,66 \cdot 10^{-7}$ und $4 \cdot 10^{-7}$ mm Hg angegeben. Diese soll für verschieden hohe Töne verschieden sein.

Unterschiede in der Intensität müssen, um erkannt zu werden, der absoluten Intensität proportional sein (*Webersches Gesetz*).

Die Empfindung der Tonhöhe hängt von der Zahl der Schwingungen in der Zeiteinheit ab, mit deren Zahl sie zunimmt. Die absolute Höhe wird von den meisten Menschen nicht sicher erkannt. Hunde scheinen diese Fähigkeit dagegen in hohem Maße zu besitzen.

Damit überhaupt eine Schallempfindung durch Schwingungen erzeugt werde, darf die Zahl derselben in der Zeiteinheit eine untere und obere Grenze nicht überschreiten. Die untere Grenze liegt bei 22 (fis_2) bis 28 (ais_2) Schwingungen per Sekunde, die obere nimmt mit zunehmendem Alter ab. Sie liegt zwischen 16000 (c^7) und 45000 (fis^8). Der gesamte Hörbereich umfaßt also höchstens elf Oktaven.

Wenn die Tonhöhe sicher erkannt werden soll, müssen mindestens 16—18 Schwingungen einwirken. Erfolgt die Einwirkung wiederholt, so genügen zwei Schwingungen.

Unterschiede in der Tonhöhe sollen bei geübten Musikern bis zu $\frac{1}{128}$ Ton gehen, bei Vergleichung der zu unterscheidenden Töne mit der Oktave sogar

bis zu $\frac{1}{620}$ Ton. Sehr unvollkommen werden allmähliche Höhenänderungen wahrgenommen.

Die Klangfarbe, der Unterschied im Charakter der Klänge und Geräusche wird sehr vollkommen wahrgenommen. Sie hängt ab vom zeitlichen Verlauf der Schwingungen. Periodische einfache pendelartige Schwingungen erzeugen die einfachste Empfindung, welche man als Ton bezeichnet. Wirken gleichzeitig mehrere periodische Schwingungen ein, so wird die Empfindung als Klang bezeichnet.

Aus Klängen oder Gemischen von Tönen, Klängen und Geräuschen kann man die einzelnen Schalle heraushören, z. B. kann man im Orchester einzelne Instrumente verfolgen. Diese Fähigkeit ist deshalb bemerkenswert, weil die Schwingungen, welche dem Ohr durch die Luft zugeleitet werden, aus der algebraischen Summe der Einzelschwingungen bestehen, das Trommelfell also auch die entsprechende Bewegung ausführt.

Wirken auf das Ohr zwei Töne von nur geringer Differenz der Schwingungszahlen, so hat das Ohr den Eindruck eines Tones, dessen Stärke schwankt: Schwebungen oder Stöße. Die Zahl der Schwebungen in der Sekunde ist gleich der Differenz der Schwingungszahlen. Liegen die Schwingungszahlen der beiden Töne so weit auseinander, daß die Differenz die untere Grenze der Schwingungszahlen tiefster Töne überschreitet, so hört das Ohr neben den primären Tönen einen dritten, dessen Schwingungszahl gleich der Differenz jener beiden Schwingungszahlen ist: Differenzton (*Tartini-Sorgescher* Ton) Ebenso entsteht ein Ton, wenn periodische Schwingungen periodisch unterbrochen werden: Unterbrechungston. Seine Höhe hängt ab von der Zahl der Unterbrechungen in der Sekunde. Wie Unterbrechungen wirken auch periodische Intensitätsschwankungen (Variationston) und periodischer Phasenwechsel (Phasenwechselton).

III. Theorie der Gehörswahrnehmungen.

Die Tatsache, daß aus einer Vielheit von Tönen die einzelnen Komponenten herausgehört werden können, legt die Annahme nahe, daß im Gehörorgan Vorrichtungen vorhanden sind, welche die komplexe Schwingungsbewegung in ihre Elemente aufzulösen vermögen. *Helmholtz* hat zuerst die Annahme gemacht, daß im Ohr eine kontinuierliche Reihe von Resonatoren sich befinde, welche für je einen bestimmten Ton abgestimmt sind. Jeder Resonator soll eine besondere Faser des Hörnerven erregen und hierdurch eine bestimmte Tonempfindung auslösen. Die anatomische Grundlage für dieses Resonatorensystem hat er zuerst in den *Cortischen* Bogen erblickt. Da aber deren Dimensionen durch die ganze Schnecke hindurch nahezu gleich sind, so hat er später in der Basilmembran das Resonanzorgan gesucht. Man hat sich diese Membran, welche sich von der Basis nach der Spitze der Schnecke zu verbreitert, zusammengesetzt zu denken aus radiär angeordneten Fasern, deren Länge von 0,05 bis 0,5 mm zunimmt. Diese Fasern sollen die mitschwingenden Gebilde sein. Mit der Annahme würde in Einklang stehen, daß Verletzungen der Schneckenspitze Baßtaubheit, der Basis Taubheit für hohe Töne erzeugt.

Durch die *Helmholtz'sche* Theorie wird die Wahrnehmung der Klangfarbe befriedigend erklärt. Jeder Teilton des Klanges erregt einen besonderen Resonator, die Erregung der einzelnen Resonatoren entspricht der Intensität des

betreffenden Teiltones. Jeder Klang würde demnach durch das Ohr wie durch ein System von Resonatoren in Teiltöne zerlegt werden. Mit dieser Vorstellung stimmt auch überein, daß das Phasenverhältnis der Partialtöne eines Klanges, welches auf den zeitlichen Verlauf der Schwingung von großem Einfluß ist, auf die Wahrnehmung des Klanges gar keinen Einfluß hat.

Die Schwebungen werden nach der *Helmholtz*schen Theorie erklärt durch gleichzeitige Erregung eines Resonators durch die beiden Töne, welche die Schwebungen erzeugen. Der Resonator spricht dann mit einer Intensität an.

Ob die Erscheinung der Differenztöne mit der *Helmholtz*schen Theorie in Einklang gebracht werden kann, ist streitig. Nach der Meinung einer Reihe von Autoren entsprechen die Differenztöne objektiv vorhandenen Schwingungen — dann böte ihre Erklärung aus der Theorie keine Schwierigkeit —, nach anderen Autoren ist dies nicht der Fall, dann stände die Erscheinung mit der Theorie im Widerspruch.

IV. Konsonanz und Dissonanz.

Das gleichzeitige Erklingen zweier Töne erzeugt entweder das Gefühl des Angenehmen (Konsonanz) oder des Unangenehmen (Dissonanz). Töne, deren Schwingungszahlen im Verhältnis der einfachen Zahlen zueinander stehen, sind beim Zusammenklang konsonierend, am vollkommensten das Oktavenverhältnis 1:2 und das Duodezimenverhältnis 1:3; es folgen zunehmend dissonanter werdend die Quint 2:3, Quart 3:4, große Sext 3:5, große Terz 4:5, kleine Sext 5:8, kleine Terz 5:6. Auf der Konsonanz der Töne baut sich die Harmonielehre auf.

V. An- und Abklingen der Töne.

Wie bei der Netzhaut bedarf es beim Gehörorgan einer bestimmten Einwirkungszeit des Reizes für das Zustandekommen einer Erregung: Zeit des Anklingens, und ebenso überdauert die Erregung den objektiven Reiz kurze Zeit: Zeit des Abklingens. Die Zeit des Anklingens ist um so länger, je schwächer der Schall, sie kann bis zu 2 Sekunden betragen. Das Abklingen dauert 0,005 bis 0,01 Sekunden.

Bei anhaltender Reizung durch Schall ermüdet das Ohr besonders für hohe Töne sehr schnell, aber nur für den erregenden Ton.

VI. Lokalisation des Schalles.

Das Hören mit beiden Ohren hat den Vorteil, daß einmal Fehler des einen durch das andere kompensiert werden können, ferner aber bedingt es die Möglichkeit der Wahrnehmung der Schallrichtung. Ob der Schall von vorn oder hinten kommt, wird leicht verwechselt, dagegen ob von rechts oder links sicher wahrgenommen. Hierbei kann die ungleiche Stärke der Einwirkung auf beide Ohren eine Rolle spielen, außerdem aber auch die Ungleichheit der Phase, mit der bei nicht medianer Schallquelle die beiden Ohren getroffen werden. Es gibt zahlreiche Versuche, die hierfür sprechen. Die Entfernung der Schallquelle zu beurteilen, besitzt man keine unmittelbaren Mittel.

VII. Subjektive und entotische Gehörsnehmungen.

Gehörsnehmungen, die ihre Ursache in Erregung der Hörnerven ohne objektive Schwingungen haben, wie Ohrenklingen, Ohrensausen, nennt man subjektive; entotische Empfindungen sind solche, die eine objektive Ursache im Gehörorgan haben, wie Muskelgeräusche, Reibungsgeräusche des Blutes u. dgl.

Über die Zirkulations- und Ernährungsverhältnisse des Ohres liegen keine Untersuchungen vor.

H. Gesichtssinn.

I. Einleitung.

Die am höchsten entwickelten Sehorgane, welche uns im folgenden beschäftigen werden, bestehen aus einem Apparat, der getrennte Punkte der Außenwelt durch getrennte lichtempfindliche Elemente zur Wahrnehmung bringt.

Die Mittel, mit denen das geschieht, sind verschieden. Die Natur bedient sich 1. des Prinzips der Lochkamera, 2. der Fazettenaugen, 3. der refraktorischen Augen. Hier sollen eingehender nur die refraktorischen Augen behandelt werden.

1. Das Prinzip der Lochkamera finden wir verwirklicht bei Kephelopoden (*Nautilus*). Es wird durch nebenstehende Abbildung (Abb. 129) illustriert. *a b* ist ein Pfeil, *c* eine Wand mit einem feinen Loch *d*, *e* ein Auffangeschirm. Die von *a* und *b* zu den Rändern des Loches *d* gezogenen und bis zum Auffangeschirme verlängerten Linien stellen die Strahlenbündel dar, welche von den Endpunkten des Pfeiles auf den Auffangeschirm fallen. Wie man sieht, wird jeder Punkt des Pfeiles als Kreis auf dem Auffangeschirm abgebildet. So entsteht ein umgekehrtes unscharfes Bild des Pfeiles. Die Bildgröße hängt ab von den Abständen des Objektes *a b*, der Wand *c* und des Schirmes *e*, die Bildschärfe bei sonst gleichen Bedingungen von dem Durchmesser des Loches *d*. Ist *e* ein Sinnesorgan, dessen einzelne Punkte getrennte Empfindungen vermitteln, so ist die Aufgabe erfüllt.

2. Die Fazettenaugen finden sich bei Insekten und Krustern. Sie bestehen aus abgestumpften Kristallkegeln, welche an der Oberfläche eines Kugelabschnittes so angeordnet sind, daß die Achsen der Kegel radial stehen. Die einzelnen Kegel *k k* der Abb. 130 sind gegeneinander optisch isoliert.

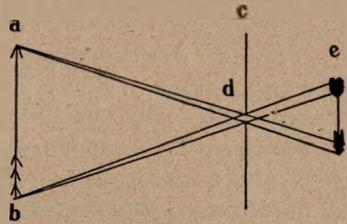


Abb. 129.
Prinzip der Lochkamera.

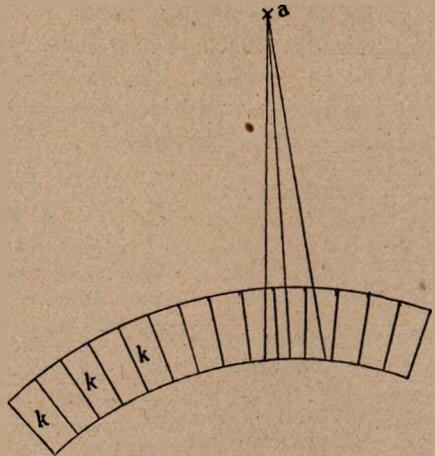


Abb. 130.

So tritt durch die Kegel nur das Licht hindurch, welches nahezu in der Richtung ihrer Achse einfällt. Auf diese Weise würde auf einem Auffangeschirm von dem Punkte *a* ein Bild entstehen. Es ist klar, daß das Bild um so genauer ist, je näher der Punkt den Fazetten sich befindet und je kleiner der Querschnitt jedes Kristallkegels ist. Hinter den Kristallkegeln befinden sich lichtempfindliche Elemente, so daß auch hier die Bedingungen für getrennte Wahrnehmung getrennter Punkte gegeben sind.

3. Die refraktorischen Augen sind wesentlich vollkommener als die Lochkamera- und die Fazettenaugen. Während bei diesen jeder Punkt des Objektes durch einen Kreis bzw. mehrere Fazetten abgebildet wird, werden in den refraktorischen Augen Punkte auch punktförmig abgebildet. Sie sind daher die vollkommensten. Der optische Apparat solcher Augen ist nach demselben Prinzip gebaut wie eine Camera obscura, was bereits *Kepler* (1602) und *Scheiner* (1609) erkannt haben.

II. Entstehung der Bilder im Auge.

Wie die Camera obscura besteht das Auge aus einem innen geschwärzten Hohlraum, dessen vordere Wand ein System von brechenden Flächen, ein Objektiv, trägt. Das Objektiv des Auges besteht aus drei brechenden Flächen: der Hornhautfläche und den beiden Flächen der Kristalllinse, der vorderen und hinteren Linsenfläche. Diese drei Flächen entwerfen von Gegenständen des Außenraumes unter geeigneten Bedingungen Bilder auf der Innenwand des Hohlraumes, welche dem Objektiv gegenüberliegt. Es wird zunächst unsere Aufgabe sein müssen, diese Bedingungen allgemein zu untersuchen. Zu diesem Zwecke ist es notwendig, etwas weiter auszuholen. Wie besonders betont sei, beruht die Abbildung von Gegenständen durch ein Linsensystem darauf, daß von einem Punkte ausgehende Strahlen wieder in einem Punkte vereinigt werden (Homozentritätssatz).

Das ist nur möglich, wenn zwei verschiedene durchsichtige Stoffe durch eine gewölbte Fläche voneinander getrennt sind. Um den Gang der Lichtstrahlen zu verfolgen, die aus einem durchsichtigen Stoffe in einen zweiten anderen durchsichtigen eintreten, ist es zweckmäßig, die Bedingungen so einfach wie möglich zu nehmen.

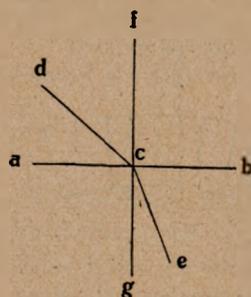


Abb. 131.

1. Physikalische Betrachtungen.

a. Brechung an einer ebenen Fläche.

Wir beginnen daher die Betrachtung mit einer ebenen Trennungsfäche zweier Medien zwischen Luft und Glas (Abb. 131). Diese sei *ab*. Wenn auf *ab* im Punkte *c* ein Lichtstrahl *dc* auffällt, so verläuft er weiter in der Richtung *ce*, er wird gebrochen. Errichtet man in *c* auf der Trennungsfäche *ab* das Lot *fg*, und nennt *dc* den einfallenden, *ce* den gebrochenen Strahl und *fg* das Einfallslot, den Winkel $\text{def} = \alpha$ den Einfallswinkel und $\text{ecg} = \beta$ den Berechnungswinkel, so zeigt sich, daß erstens einfallender, gebrochener Strahl und Einfallslot in einer Ebene liegen, zweitens die Sinus der Winkel dasselbe Verhältnis haben wie die Geschwindigkeiten, mit denen sich das Licht in Luft und Glas fortpflanzt. Nennt man diese

Geschwindigkeiten c_1 und c_2 , so ist also

$$\frac{\sin \alpha}{\sin \beta} = \frac{c_1}{c_2}. \quad (1)$$

Das Gesetz wird in der Regel nicht in der obigen Formulierung angewendet. An Stelle der Lichtgeschwindigkeiten verwendet man in der Formel den Quotienten aus Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichtes im Vakuum und im Medium. Man nennt diesen Wert das Brechungsvermögen oder den Brechungsindex und bezeichnet ihn mit dem Buchstaben n . Ist c_0 die Lichtgeschwindigkeit im Vakuum, c_1 die in Luft, so ist das Brechungsvermögen der Luft $n_1 = \frac{c_0}{c_1}$, entsprechend das des Glases $n_2 = \frac{c_0}{c_2}$. Damit wird Formel 1 zu

$$\frac{\sin \alpha}{\sin \beta} = \frac{n_2}{n_1} \quad (2)$$

d. h. der Sinus des Einfallswinkels verhält sich zum Sinus des Brechungswinkels umgekehrt wie das Brechungsvermögen der zugehörigen Medien (Brechungsgesetz von *Snellius*).

Dies Gesetz hat Gültigkeit für alle Werte von α , so daß man zu jedem Einfallswinkel den zugehörigen Brechungswinkel berechnen kann, wenn man die Lichtgeschwindigkeiten kennt.

Hieraus ergibt sich, daß der Winkel β gleich Null wird, wenn α Null ist, d. h. Strahlen, die in der Richtung des Einfallslotes einfallen, erleiden keine Brechung. Dieser wichtige Satz sei hier gleich vorgemerkt.

b. Brechung an einer kugeligen Fläche.

Nunmehr ist die Brechung an einer kugeligen Fläche zu betrachten (Abb. 132). Gegeben sei der Radius r der Kugelfläche, welche die beiden Medien trennt. Der Brechungsindex des ersten Mediums sei n_1 und der Index des zweiten Mediums n_2 . Man hat sich zu erinnern, daß unendlich kleine Abschnitte einer Kugel als eben angesehen werden können; diese Ebenen stehen senkrecht auf dem zugehörigen Radius der Kugel. Es sei op der Durchschnitt durch die Kugelfläche, deren Zentrum im Abstände r bei C liegt.

Das Medium 1 sei Luft, an welche das Medium 2 (Glas) mittels der Fläche op angrenzt. rq sei eine Gerade, die durch das Zentrum der Kugel hindurchgeht, wir bezeichnen sie als die optische Achse. Auf ihr liege ein leuchtender Punkt A_1 , den wir Objektpunkt

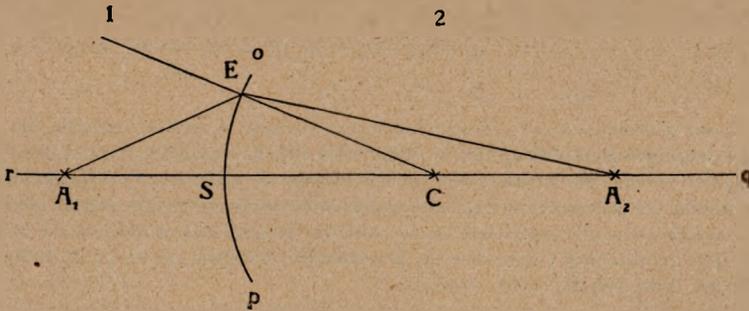


Abb. 132.

nennen. Die Aufgabe ist, den Gang der von A_1 ausgehenden Strahlen zu verfolgen. Wir betrachten zunächst den Gang zweier Strahlen A_1S , der in der Richtung der optischen Achse auffalle, und A_1E , der mit ihr einen Winkel bilde. In S und E können wir die Kugelfläche als eben ansehen. Wir erhalten dann den Gang der gebrochenen Strahlen, wenn wir für die Ebenen bei E und S das Brechungsgesetz von *Snellius* anwenden. Einfallslot sind die Kugelradien CS und CE . Der Strahl A_1S fällt also in der Richtung des Einfallslotes ein, erleidet also keine Richtungsänderung durch Brechung; der Strahl A_1E bildet mit dem zugehörigen Einfallslot CE den Winkel α . Ist n_1 das Brechungsvermögen des Mediums 1, n_2 das des Mediums 2, so ergibt sich der Winkel β , den der Strahl im 2. Medium mit dem Einfallslot bildet aus der Gleichung

$$\frac{\sin \beta}{\sin \alpha} = \frac{n_1}{n_2} \quad (1)$$

Die beiden Strahlen schneiden sich nach der Brechung im Punkte A_2 , den wir Bildpunkt nennen. Bezeichnet man den Abstand des Objektpunktes A_1 vom Scheitel der brechenden Fläche S mit a_1 , den Abstand des Bildpunktes A_2 mit a_2 und den Winkel A_1CE mit ϵ , so ergeben sich aus den Dreiecken A_1CE und A_2CE folgende Beziehungen:

$$\frac{A_1C}{A_1E} = \frac{\sin \rightarrow A_1EC}{\sin \rightarrow ECA_1} = \frac{\sin (180 - \alpha)}{\sin \epsilon} = \frac{\sin \alpha}{\sin \epsilon} \quad (2)$$

$$\frac{A_2C}{A_2E} = \frac{\sin \rightarrow A_2EC}{\sin \rightarrow A_2CE} = \frac{\sin \beta}{\sin (180 - \epsilon)} = \frac{\sin \beta}{\sin \epsilon} \quad (3)$$

Nunmehr machen wir noch die Einschränkung, daß der Strahl A_1E sehr nahe der optischen Achse ein falle, also E sehr nahe an S liege. In diesem Falle ist ohne merklichen Fehler die Länge $A_1E = A_1S$ und die Länge $A_2E = A_2S$ zu setzen. Fügen wir nun die Symbole für die Längen in die Gleichungen (2) und (3) ein, so ist, da $A_1C = A_1S + SC = a_1 + r$ und $A_2C = A_2S - CS = a_2 - r$ und ferner $A_1E = A_1S = a_1$ und $A_2E = A_2S = a_2$:

$$\frac{a_1 + r}{a_1} = \frac{\sin \alpha}{\sin \epsilon} \quad (2)$$

$$\frac{a_2 - r}{a_2} = \frac{\sin \beta}{\sin \epsilon} \quad (3)$$

Die Division der Gleichungen (2) und (3) ergibt:

$$\frac{(a_1 + r) a_2}{(a_2 - r) a_1} = \frac{\sin \alpha}{\sin \beta}$$

Setzt man den Wert für $\frac{\sin \alpha}{\sin \beta}$ aus Gleichung (1) in Gleichung (4) ein, so ist

$$\frac{(a_1 + r) a_2}{(a_2 - r) a_1} = \frac{n_2}{n_1} \quad (4)$$

oder nach einigen einfachen Umformungen

$$\frac{n_1}{a_1} + \frac{n_2}{a_2} = \frac{n_2 - n_1}{r} \quad (5)$$

In dieser Formel sind n_1 , n_2 und r konstante Größen, a_1 und a_2 variable, sie gibt uns also die Beziehungen zwischen a_1 und a_2 . Für jeden Objektabstand a_1 können wir den Bildabstand a_2 berechnen. Es ist klar, daß die Gleichung (5) nicht nur Gültigkeit hat für die Strahlen, welche der Betrachtung zugrunde gelegt sind, sondern für alle von A_1 ausgehenden Strahlen, welche nahe der optischen Achse auf die Kugelfläche auffallen. Somit haben wir in A_2 den Schnittpunkt aller von A_1 kommenden Strahlen, d. h. in A_2 befindet sich ein wirkliches Bild (reelles Bild) von A_1 :

Homozentrisches Licht wird durch die Brechung wieder homozentrisch.

Die Größen a_1 und a_2 , welche die Lagebeziehungen von Objekt und Bild geben, bezeichnet man als Vereinigungsweiten oder Konjugierte.

In der neueren Zeit hat man sich gewöhnt, die Gleichung (5) nach folgenden Gesichtspunkten zu betrachten: Wenn man den Strahlengang von der brechenden Fläche aus betrachtet, so sieht man, daß die Strahlen nach dem Objektpunkte A_1 und dem Bildpunkte A_2 hin konvergieren. Die Konvergenz ist um so größer, je näher A_1 oder A_2 der brechenden Fläche liegen. Man kann den Grad der Konvergenz daher an dem Abstände der Punkte von der brechenden Fläche messen und zwar, wie nach dem Gesagten klar ist, gibt der reziproke Wert des Abstandes ein Maß für die Konvergenz.

Stellen wir dieselbe Betrachtung vom Objektpunkte A_1 aus an, so divergieren die Strahlen bis zur brechenden Fläche und konvergieren von hier aus bis zum Bildpunkte A_2 . Divergenz der Strahlen kann man als negative Konvergenz ansehen. Man drückt dies in der Formel dadurch aus, daß man für die Weite, in der die Strahlen negativ konvergent sind, das negative Vorzeichen wählt.

Die Formel (5) wird dann

$$\frac{n_1}{-a_1} + \frac{n_2}{a_2} = \frac{n_2 - n_1}{r} \quad (6)$$

In dieser Gleichung sind die Konvergenzen $\frac{1}{a_1}$ und $\frac{1}{a_2}$ multipliziert mit den zugehörigen Brechungsvermögen. Man bezeichnet nun den Quotienten aus Abstand und zugehörigem Brechungsvermögen als reduzierten Abstand und dementsprechend den reziproken Wert des reduzierten Abstandes als reduzierte Konvergenz. Für die reduzierten Konvergenzen $\frac{n_1}{a_1}$ und $\frac{n_2}{a_2}$ setzen wir die Symbole A_1 und A_2 ein und für den Ausdruck $\frac{n_2 - n_1}{r}$ das Symbol D ; alsdann lautet die Gleichung

$$\begin{aligned} -A_1 + A_2 &= D \quad \text{oder} \\ A_2 &= A_1 + D \end{aligned} \quad (7)$$

D gibt die Brechkraft des Systemes an. Was das bedeutet, wird gleich auseinandergesetzt werden. Die Gleichung (7) sagt also: Die reduzierte Konvergenz der gebrochenen Strahlen ist gleich der Summe aus der reduzierten Konvergenz der eintretenden Strahlen und der Brechkraft des Systemes.

Kehren wir nun zu Formel (5) zurück. Unter der Annahme, daß auf die brechende Fläche im ersten Medium Strahlen auffallen, die aus unendlicher Ferne von einem Punkte ausgehen, wird a_1 gleich ∞ . In der Gleichung wird also $\frac{n_1}{a_1} = 0$. Da Strahlen, die von einem Punkte in unendlicher Ferne ausgehen, parallel auf die brechende Fläche fallen, so gibt der Wert von a_2 die Vereinigungsweite für parallele Strahlen. Diese nennt man Brennweite aus dem Grunde, weil Licht- und Wärmestrahlen der unendlich entfernten Sonnenscheibe in dieser Weite von einer brechenden Fläche vereinigt werden. Den Punkt, in welchem die Strahlen vereinigt werden, die von einem unendlich fernen Punkte kommen, nennt man Brennpunkt oder Fokus. Man bezeichnet in diesem Falle die Weite a_2 mit dem Symbol f_2 , den Brennpunkt mit F_2 . Demnach ist

$$\frac{n_2}{f_2} = \frac{n_2 - n_1}{r} = D. \quad (8)$$

Eine analoge Betrachtung für $A_2 = \infty$ ergibt:

$$-\frac{n_1}{f_1} = \frac{n_2 - n_1}{r} = D. \quad (9)$$

Es ergibt sich mithin, daß die Brechkraft eines Systemes gleich dem Quotienten aus zugehörigem Index und Brennweite ist. Man nimmt als Einheit der Brechkraft die Brechkraft eines Systemes, dessen Brennweite ein Meter in einem Medium vom Brechungsindex 1 beträgt. Diese Maßeinheit nennt man Dioptrie.

In der Gleichung (7) bedeuten daher auch A_1 und A_2 Dioptrien. Es leuchtet ein, daß die Betrachtung dadurch sehr wesentlich vereinfacht wird.

Da der Brechungsindex der Luft nahezu 1 ist, so mißt man die Brechkraft von Linsen in Luft am reziproken Wert der Brennweite.

Um bei dem System der Abb. 132 zu einem beliebigen Objektpunkt den zugehörigen Bildpunkt zu finden, sind durch die bisherige Betrachtung die Richtungen dreier Strahlen bekannt geworden:

1. Der Strahl, welcher durch den Krümmungsmittelpunkt C geht, der sog. Hauptstrahl. Er verläuft in gerader Richtung, ohne eine Brechung zu erleiden (s. S. 243). Von C aus erscheinen also Bild und Objekt unter gleichem Winkel. Punkte der optischen Achse, von denen aus Objekt und Bild unter gleichem Winkel erscheinen, nennt man Knotenpunkte.

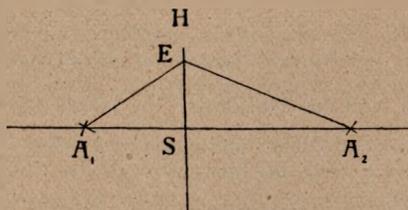


Abb. 133.

Es läßt sich allgemein zeigen, daß bei dem gegebenen System der Krümmungsmittelpunkt der einzige Knotenpunkt ist. Es sei H (Abb. 133) die brechende Fläche, A_1 ein Objekt, A_2 der zugehörige Bildpunkt, die Richtung des auffallenden Strahles sei A_1E , des gebrochenen Strahles EA_2 . Es ist $\text{tg} \sphericalangle EA_1S = \text{tg} \varphi_1 = \frac{ES}{-a_1}$, $\text{tg} \sphericalangle EA_2S = \text{tg} \varphi_2$

$$= \frac{ES}{a_2}$$

Für die Knotenpunkte muß $\varphi_1 = \varphi_2$ sein. Dann ist $-a_1 = a_2$. Man erhält die Werte von a_1 und a_2 aus der Gleichung

$$\frac{f_1}{a_1} + \frac{f_2}{a_2} = 1^1).$$

Hieraus ergibt sich

$$\begin{aligned} a_1 &= -(f_2 - f_1) = -r \\ a_2 &= f_2 - f_1 = r. \end{aligned}$$

Das heißt der erste Knotenpunkt liegt um r hinter der brechenden Fläche, ebenso der zweite. Es existiert also nur ein Knotenpunkt, der Krümmungsmittelpunkt.

2. Der Strahl, welcher durch den ersten Brennpunkt F_1 geht. Er verläuft nach der Brechung parallel der optischen Achse.

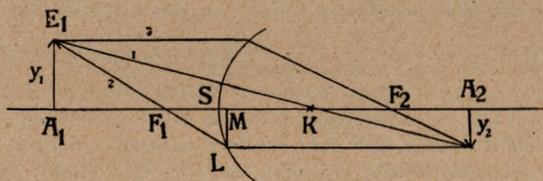


Abb. 134.

3. Der Strahl, welcher parallel der optischen Achse verläuft. Er geht nach der Brechung durch den zweiten Brennpunkt F_2 .

Handelt es sich also darum, zu einem Objekt y_1 , wie es Abb. 134 zeigt, das Bild y_2 zu finden, so geben die Schnittpunkte der Strahlen 1, 2, 3 den Ort an, an

welchem das Bild der Pfeilspitze liegt. Analog findet man das Bild jedes anderen Pfeilpunktes. Wie die Konstruktion zeigt, ist das Bild umgekehrt, man gibt seinem Symbol deshalb das negative Vorzeichen $-y_2$.

Die Beziehungen zwischen Bildgröße und Objektgröße ergeben sich ohne weiteres aus den ähnlichen Dreiecken $A_1E_1F_1$ und F_1LM . Hierin ist:

$$\frac{A_1E_1}{LM} = \frac{A_1F_1}{F_1M}$$

Da F_1M gleich F_1S (s. S. 244), $LM = -y_2$, so ist

$$\frac{y_1}{-y_2} = \frac{-a_1 - (-f_1)}{-f_1} = \frac{-a_1 + f_1}{-f_1} \quad (10)$$

1. Für $a_1 = \infty$ ist das Objekt y_1 unendlich mal größer als das Bild y_2 ; nimmt a_1 ab, so wird das Verhältnis $\frac{y_1}{-y_2}$ kleiner; 2. wird $a_1 = 2f_1$, so ist $\frac{y_1}{-y_2} = \frac{-1}{-1}$ d. h. $y_1 = -y_2$.

Bild und Objekt sind gleich groß, aber entgegengesetzt gerichtet; 3. bei weiterer Abnahme von a_1 wird das Bild größer als das Objekt, bis bei $a_1 = f_1$ ein Bild nicht mehr zustande kommt; 4. wird $a_1 = 0$, so ist $y_1 = y_2$, d. h. Objekt und Bild sind gleich groß und gleich gerichtet.

In analoger Weise kann man die entsprechenden Werte von a_2 berechnen aus der Gleichung

$$\frac{y_1}{-y_2} = \frac{f_2}{a_2 - f_2} \quad (11)$$

Hier interessiert vor allem der Wert von a_2 für den Fall, daß y_1 und y_2 gleich groß sind und das gleiche Vorzeichen haben. Dies trifft zu, wenn $a_2 = 0$ ist. Da gezeigt worden ist, daß die zugehörige Entfernung des Bildes a_1 von der brechenden Fläche ebenfalls

1) Dies ergibt sich durch einfache Überlegung aus Gleichung 6.

Null ist, so fallen in diesem Falle Objekt und Bild in der brechenden Fläche zusammen. Man nennt solche Flächen, in den Objekt und Bild gleiche Größe und gleiches Vorzeichen haben, Hauptebenen, die Punkte in denen sie die optische Achse schneiden, Hauptpunkte. Aus der Definition der Hauptebenen folgt, daß jeder Punkt der einen sich an kongruenter Stelle der anderen abbilden muß. Eine besondere Bedeutung erlangen die Hauptpunkte noch dadurch, daß von ihnen aus alle Längen des Systems gemessen werden.

Zu den ausgezeichneten Punkten kommen somit die Hauptpunkte noch hinzu. Da das Charakteristische eines optischen Systemes durch die Lage der Brennpunkte, der Knotenpunkte und der Hauptpunkte gegeben ist, so nennt man diese die Kardinalpunkte des Systemes.

Das betrachtete System ist charakterisiert durch zwei Brennpunkte, die zu beiden Seiten der brechenden Fläche liegen, einen Hauptpunkt, der im Scheitel dieser Fläche liegt und einen Knotenpunkt, den Krümmungsmittelpunkt der brechenden Fläche. Einfachere Systeme gibt es nicht. Die Untersuchung dieses ist deshalb etwas eingehender gewesen, einmal weil es die Grundlage für die Betrachtung zusammengesetzter Systeme bildet, und zweitens weil das optische System des Auges in der Regel reduziert wird auf ein System mit den Eigenschaften des betrachteten (s. die Bemerkungen über das reduzierte schematische Auge).

c. Brechung an zwei kuguligen Flächen.

Das optische System des Auges besteht aus drei brechenden Flächen. Die Betrachtung des Strahlenganges wird sich daher schließlich auf drei brechende Flächen zu erstrecken haben. Wir betrachten zunächst die Brechung an zwei kuguligen Flächen 1 und 2.

Es seien n_1, n_2, n_3 die Brechungsindizes der drei Medien, F_1 und F_2 die Brennweiten der ersten Fläche, G_1 und G_2 die der zweiten Fläche, A_1 ein Objekt, A_2 das zugehörige Bild, welches das erste System entwirft.

Für das zweite System ist A_2 Objekt und A_3 Bild. Die Vereinigungsweiten seien a_1, a_2, b_1, b_2 , die Brennweiten f_1, f_2, g_1, g_2 . Der Abstand der Flächen sei d_1 . Er ist

$$\frac{f_1}{a_1} + \frac{f_2}{a_2} = 1 \quad (12); \quad \frac{g_1}{b_1} + \frac{g_2}{b_2} = 1 \quad (13); \quad a_2 + b_1 = d_1 \quad (14).$$

In Gleichung (12) läßt sich a_2 aus Gleichung (14) nach b_1 ausdrücken. Mit Hilfe der Gleichung (13) kann man dann b_1 eliminieren und erhält eine Gleichung nach a_1 und b_2 , welche also direkt die Beziehungen zwischen Objekt und Bild des ganzen Systemes angibt. Es ist

$$b_2 = \frac{g_2(a_1 f_2 + d_1 f_1 - a_1 d_1)}{a_1(f_2 - d_1 + g_1) + f_1(d_1 - g_1)} \quad (15)$$

Die Beziehungen zwischen Objekt y_1 und Bildgröße y_2 ergeben sich aus den Gleichungen (s. S. 246):

$$\begin{aligned} \frac{y_1}{-y_2} &= \frac{a_1 - f_1}{f_1} \\ \frac{-y_2}{y_3} &= \frac{b_2 - g_2}{g_2} \quad \text{also} \\ \frac{y_1}{y_3} &= \frac{(a_1 - f_1) g_2}{f_1 (b_2 - g_2)} \quad \text{also} \\ \frac{y_2}{y_1} &= \frac{f_1 b_2 - f_1 g_2}{a_1 g_2 - f_1 g_2} \quad (16) \end{aligned}$$

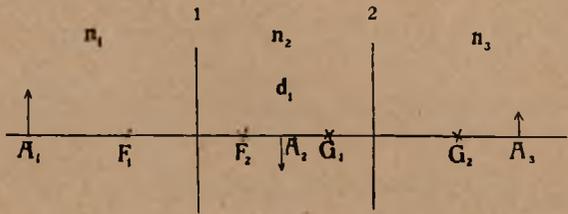


Abb. 135.

Nach Einsetzen des Wertes von b_2 ist:

$$\frac{y_3}{y_1} = - \frac{f_1 g_1}{a_1 (f_2 - d_1 + g_1) + f_1 (d_1 - g_1)}$$

Die Lage des ersten Hauptpunktes findet man, indem man $y_3 = y_1$ setzt und die Gleichung nach a_1 löst. a_1 ist dann der Abstand der ersten Hauptebene von der ersten brechenden Fläche. Bezeichnet man ihn mit a_1 :

$$a_1 = - \frac{f_1 d_1}{f_2 - d_1 + g_1} \quad (17)$$

Setzt man in Gleichung (16) den Wert für a_1 aus Gleichung (15) und löst nach b_2 , so findet man in b_2 , den Abstand der zweiten Hauptebene von der zweiten brechenden Fläche:

$$b_2 = - \frac{g_2 d_1}{f_2 - d_1 + g_1} \quad (18)$$

Der Abstand beider Hauptebenen ist also:

$$a_1 + b_2 + d_1$$

Die Brennpunkte findet man, indem man in Gleichung (15) zunächst $b_2 = \infty$ und dann $a_1 = \infty$ setzt. Man erhält für die Brennweiten \mathfrak{A}_1 und \mathfrak{B}_2 folgende Werte:

$$\mathfrak{A}_1 = - \frac{(d_1 - g_1) f_1}{f_2 - d_1 + g_1} \quad (19)$$

$$\mathfrak{B}_2 = + \frac{(f_2 - d_1) g_2}{f_2 - d_1 + g_1} \quad (20)$$

Die Brennweiten von den Hauptebenen gemessen sind

$$F_1 = \mathfrak{A}_1 - a_1 = - \frac{f_1 g_1}{f_2 - d_1 + g_1} \quad (21)$$

$$F_2 = \mathfrak{B}_2 - b_2 = \frac{f_2 g_2}{f_2 - d_1 + g_1} \quad (22)$$

Das Verhältnis beider Brennweiten ist

$$\frac{F_1}{F_2} = \frac{n_1}{n_3} \quad (23)$$

ist also gleich dem Verhältnis der Indizes derjenigen Medien, in denen sie gemessen werden; denn aus Gleichung (8) und (9) ergibt sich:

$$\begin{aligned} \frac{f_1}{f_2} &= \frac{n_1}{n_2} & \frac{g_1}{g_2} &= \frac{n_2}{n_3} \\ \text{also } \frac{f_1 g_1}{f_2 g_2} &= \frac{n_1}{n_3} = \frac{F_1}{F_2} \end{aligned}$$

Die Hauptbrennweiten verhalten sich also wie die Brechungsindizes des ersten und des letzten Mediums.

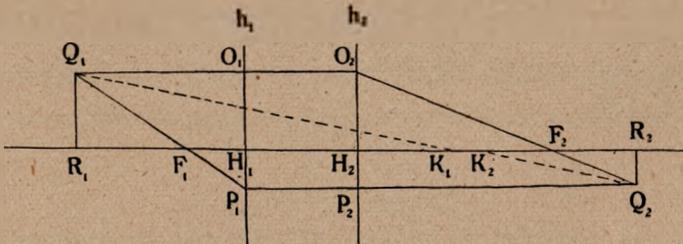


Abb. 136.

Wir erinnern uns nunmehr der Definition der Hauptebenen. Sie sind Ebenen, in denen Objekt und Bild gleich groß sind und gleiches Vorzeichen haben; d. h. also ein

Objekt, welches in der ersten Hauptebene sich befindet, bildet sich in der zweiten Hauptebene kongruent ab.

Ersetzen wir nunmehr das System der zwei Flächen durch zwei Hauptebenen h_1 und h_2 vom Abstände $b_2 + a_1 + d_1$, und zwei Brennpunkte F_1 und F_2 , so können wir mit Hilfe dieser Elemente zu einem Objektpunkt Q_1 den Bildpunkt Q_2 finden. Der Strahl, welcher durch den ersten Brennpunkt geht, trifft bei P_1 auf die erste Hauptebene, geht weiter durch den kongruenten Punkt der zweiten Hauptebene und weiter parallel der Achse. Der von Q_1 parallel der Achse auffallende Strahl fällt in O_1 auf die erste Hauptebene, weiter auf den kongruenten Punkt der zweiten Hauptebene O_2 , von hier durch den zweiten Brennpunkt F_2 , bis er den von P_2 kommenden Strahl in Q_2 , den Bildpunkt schneidet.

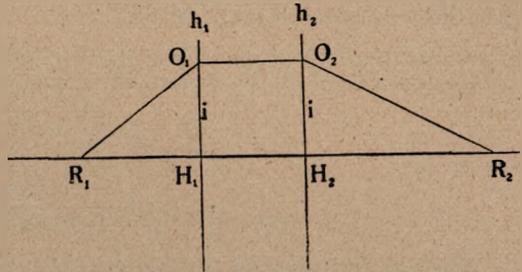


Abb. 137.

Die Knotenpunkte findet man nach demselben Prinzip wie auf S. 245.

R_1R_2 sei die optische Achse, h_1h_2 die beiden Hauptebenen. R_1O_1 der einfallende Strahl, O_2R_2 der gebrochene. $O_1H_1 = i$, ebenso O_2H_2 , R_2H_1 sei gleich $-A_1$ und $H_2R_2 = A_2$. φ_1 und φ_2 die Winkel, welche der einfallende und der gebrochene Strahl mit der Achse bilden. Es ist

$$\begin{aligned} \operatorname{tg} \varphi_1 &= \frac{i}{-A_1} & \operatorname{tg} \varphi_2 &= \frac{i}{A_2} \text{ also} \\ \operatorname{tg} \varphi_1 &= \frac{A_2}{-A_1} \end{aligned}$$

Ist $\varphi_1 = \varphi_2$, so ist A_1 der Abstand des ersten Knotenpunktes von dem ersten Hauptpunkt, A_2 der Abstand des zweiten Knotenpunktes von dem zweiten Hauptpunkt.

$$A_2 = -A_1.$$

Aus Abb. 138, wenn $H_1R_1 = -A_1$, $H_2R_2 = A_2$ und $F_1H_1 = -F_1$, $F_2H_2 = F_2$, folgt:

$$\begin{aligned} \frac{Q_1R_1}{H_1P_1} &= \frac{-A_1 + F_1}{-F_1} = \frac{O_2H_2}{R_2Q_2} = \frac{F_2}{A_2 - F_2} \\ \frac{-A_1 + F_1}{-F_1} &= \frac{F_2}{A_2 - F_2}; \quad \frac{F_1}{A_1} + \frac{F_2}{A_2} = 1. \end{aligned}$$

Also ist für $A_1 = -A_2$:

$$\begin{aligned} A_1 &= -(F_1 - F_2) & (24) \\ A_2 &= F_1 - F_2 & (25) \end{aligned}$$

d. h. der erste Knotenpunkt K_1 liegt um die Differenz der Brennweiten von dem ersten Hauptpunkt, der zweite Knotenpunkt K_2 um denselben Betrag von dem zweiten Hauptpunkt entfernt. Da von den Knotenpunkten aus Objekt und Bild unter gleichem Winkel erscheinen, so gibt es beim zweiflächigen System also zwei Hauptstrahlen, die einander parallel gehen, der erste durch K_1 , der zweite durch K_2 . (S. Abb. 136.)

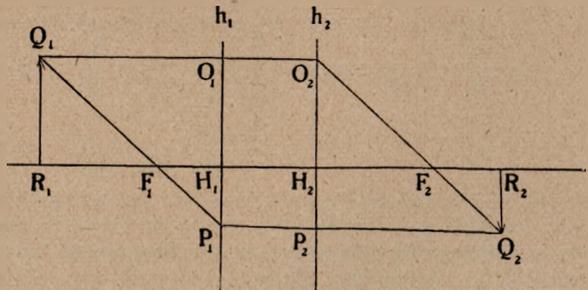


Abb. 138.

Das zweiflächige System läßt sich also ersetzen durch zwei Brennpunkte, zwei Hauptpunkte und zwei Knotenpunkte. Die Strahlen, welche durch einen von beiden Brennpunkten gehen, verlaufen

nach der Brechung parallel zur optischen Achse; zwischen den Hauptebenen verlaufen alle Strahlen parallel der optischen Achse; Strahlen, die durch den ersten Knotenpunkt gehen, verlaufen parallel ihrer alten Richtung durch den zweiten Knotenpunkt.

Es ist nun leicht, die Maße für die Lage der Hauptpunkte, der Brennpunkte und der Knotenpunkte nach den Brechkraften der Einzelflächen und dem reduzierten Abstände der beiden Flächen auszudrücken. Es sei:

$$\frac{-n_1}{f_1} = \frac{n_2}{f_2} = D_1; \quad \frac{-n_2}{g_1} = \frac{n_3}{g_2} = D_2;$$

$$\frac{-d_1}{n_2} = \delta$$

dann werden:

$$a_1 = -n_1 \frac{\delta D_2}{D_1 + D_2 - \delta D_1 D_2} \quad (26)$$

Daher ist der reduzierte Abstand des ersten Hauptpunktes $\frac{a_1}{n_1} = \mathfrak{H}_1$ von der ersten brechenden Fläche

$$\mathfrak{H}_1 = - \frac{\delta D_2}{D_1 + D_2 - \delta D_1 D_2} \quad (27)$$

Entsprechend ist

$$\mathfrak{H}_2 = - \frac{\delta D_1}{D_1 + D_2 - \delta D_1 D_2} \quad (28)$$

$$\mathfrak{F}_1 = - \frac{1}{D_1 + D_2 - \delta D_1 D_2} \quad (29)$$

$$\mathfrak{F}_2 = \frac{1}{D_1 + D_2 - \delta D_1 D_2} \quad (30)$$

Der reziproke Wert der Brennweite ist die Brechkraft des Systems $D_{1,2}$.

$$D_{1,2} = D_1 + D_2 - \delta D_1 D_2 \quad (31)$$

d. Brechung an drei kugeligen Flächen.

Es ist nunmehr einfach, ein System von drei brechenden Flächen zu betrachten. Die Kombination der beiden Flächen 1 und 2 ist verwandelt worden in ein System von zwei Brennweiten F_1 und F_2 . Für Objektdistanz A_1 und Bildidistanz A_2 gilt die Beziehung

$$\frac{F_1}{A_1} + \frac{F_2}{A_2} = 1$$

Es seien in Abb. 139 H_1 und H_2 die Hauptebenen der kombinierten brechenden Flächen 1 und 2, F_1 und F_2 seine Brennweiten, A_1 und A_2 der Abstand des Objektes y_1

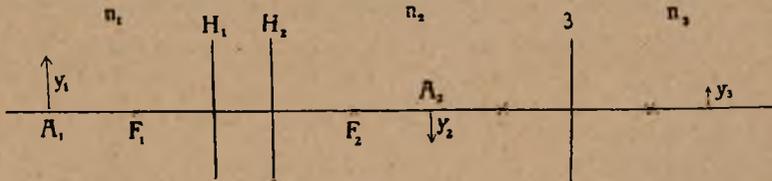


Abb. 139.

bzw. des Bildes y_2 . 3 sei die dritte brechende Fläche, d_2 ihr Abstand von H_2 . y_2 sei von ihr um c_1 entfernt, das Bild y_3 um c_2 , die Brennweiten h_1 und h_2 . Der Index zwischen H_2 und 3 sei n_2 , hinter 3 n_3 . Es ist:

$$\frac{F_1}{A_1} + \frac{F_2}{A_2} = 1 \quad d_2 = b_2 + c_1$$

$$\frac{h_1}{c_1} + \frac{h_2}{c_2} = 1$$

Es lassen sich aus dieser Gleichung ganz analog wie auf S. 247 die Beziehungen zwischen A_1 und c_2 ableiten, indem man in den Gleichungen statt a_1 und a_2 , A_1 und A_2 , statt b_1 und b_2 , c_1 und c_2 , statt f_1 und f_2 , F_1 und F_2 , statt g_1 und g_2 , h_1 und h_2 , statt d_1 , d_2 setzt. Es ist dann

$$c_2 = h_2 \frac{A_1(F_2 - d_2) + F_1 d_2}{A_1(F_2 - d_2 + h_1) + F_1(d_2 - h_1)} \quad (32)$$

Für $c_2 = \infty$ erhält man in A_1 die vordere Brennweite ϕ_1 des dreiflächigen Systemes, gemessen von H_1 , für $A_1 = \infty$ in c_1 die hintere Brennweite ϕ_2 des dreiflächigen Systemes, gemessen von 3. Es ist

$$\phi_1 = -F_1 \frac{d_2 - h_2}{F_2 - d_2 + h_1} \quad (33)$$

$$\phi_2 = h_1 \frac{F_2 - d_2}{F_2 - d_2 + h_1} \quad (34)$$

Die Bestimmung der Lage der Hauptebenen des dreiflächigen Systemes bietet nunmehr keinerlei Schwierigkeiten. Es ist nach S. 248

$$\frac{y_2}{y_1} = - \frac{f_1 g_1}{a_1(f_1 - d_1 + g_1) + f_1(d_1 - g_1)}$$

worin $a_1 = A_1 + a_1$, also

$$\frac{y_2}{y_1} = - \frac{f_1 g_1}{A_1(f_2 - d_1 + g_1) - f_1 g_1}$$

ferner ist nach S. 246

$$\begin{aligned} \frac{y_2}{-y_3} &= \frac{h_2}{c_2 - g_2}, \text{ also} \\ \frac{y_1}{-y_3} &= h_2 \frac{[A_1(f_2 - d_1 + g_1) - f_1 g_1]}{f_1 g_1 (c_2 - g_1)} \end{aligned} \quad (35)$$

Setzt man hierin $y_1 = y_3$ ferner den Wert von c_1 aus Gleichung (32) ein und löst für A_1 , so erhält man den Abstand des ersten Hauptpunktes des dreiflächigen Systemes von H_1 . Setzt man den Wert von A_1 ein und löst nach c_2 , so erhält man den Abstand des zweiten Hauptpunktes des kombinierten dreiflächigen Systemes von der dritten Fläche. Für den Abstand der ersten Hauptebene des dreiflächigen vereinfachten Systemes von H_1 erhält man:

$$H'_1 = - \frac{F_1 d_2}{F_2 - d_2 + h_1} \quad (36)$$

für den Abstand der zweiten Hauptebene des dreiflächigen Systemes von 3:

$$H'_2 = - \frac{h_2 d_2}{F_2 - d_2 + h_1} \quad (37)$$

Mißt man die Brennweiten von den Hauptebenen H'_1 und H'_2 , so ist

$$\phi'_1 = \phi_1 - H'_1 = \frac{F_1 h_2}{F_2 - d_2 + h_1} \quad (38)$$

$$\phi'_2 = \phi_2 - H'_2 = \frac{F_2 h_2}{F_2 - d_2 + h_1} \quad (39)$$

Somit haben wir das dreiflächige System verwandelt in ein System von zwei Brennpunkten und zwei Hauptpunkten.

Zur Bestimmung der Lage der Knotenpunkte können nunmehr genau dieselben Betrachtungen, wie für das System der zwei Hauptebenen auf S. 249, dienen. Es liegt der 1. Knotenpunkt hinter der 1. Hauptebene um $-(\phi'_1 - \phi'_2)$, der zweite Knotenpunkt hinter der zweiten Hauptebene um $\phi'_1 - \phi'_2$. Ebenso gilt die Gleichung

$$\frac{\phi'_1}{A'_1} + \frac{\phi'_2}{A'_2} = 1$$

wie sich ebenso wie auf S. 248 zeigen läßt. Endlich ist:

$$\frac{\phi'_1}{\phi'_2} = \frac{n_1}{n_3}$$

Es leuchtet ein, daß man auf dem eingeschlagenen Wege fortschreitend beliebig viele brechende Flächen ersetzen kann durch zwei Brennpunkte, zwei Hauptpunkte und zwei Knotenpunkte.

Will man alle Werte in reduzierten Abständen und Dioptrien ausdrücken, so ist wenn $\delta_{1,2} = \delta_2 + \frac{\delta_1 D_1}{D_{1,2}}$ gesetzt wird:

$$\frac{\phi'_1}{n_1} = - \frac{1}{D_{1,2} + D_3 - \delta_{1,2} D_{1,2} D_3}$$

$$\frac{\phi'_2}{n_3} = \frac{1}{D_{1,2} + D_3 - \delta_{1,2} D_{1,2} D_3}$$

Die Brechkraft des dreiflächigen Systemes ist also gleich dem reziproken Werte der Brennweiten:

$$D_{1,3} = D_{1,2} + D_3 - \delta_{1,2} D_{1,2} D_3.$$

Die bisherige Betrachtung hat sich ausschließlich mit optischen Systemen beschäftigt, bei denen die kugelförmigen brechenden Flächen konvex gegen das optisch dünnere Medium sind. Sind diese konkav gegen das dünnere Medium, so werden die Radien und damit die Brennweiten negativ, d. h. Strahlen, die parallel auf ein solches System auffallen, werden nach der Brechung divergent. Solche Linsen nennt man Zerstreuungslinsen. Sie dienen in der Augenheilkunde dazu, um die Brechkraft des Auges zu schwächen, wenn sie zu stark ist (s. S. 256).

2. Die Konstanten des Auges.

Aus den eben abgeleiteten Formeln kann man die Lage der Kardinalpunkte des Auges berechnen, wenn man 1. die Brechungsindizes, 2. die Radien der brechenden Flächen, 3. die Abstände der brechenden Flächen kennt.

Alle Betrachtungen sind unter der Voraussetzung angestellt, daß 1. die brechenden Flächen zentriert sind, d. h. daß ihre Krümmungsmittelpunkte in einer Geraden liegen, 2. die brechenden Flächen Kugelabschnitte sind und 3. die einfallenden Strahlen einen sehr kleinen Winkel mit der optischen Achse bilden. In Wirklichkeit sind diese Bedingungen am optischen System des Auges nicht erfüllt, so daß der Berechnung eine gewisse Schematisierung zugrunde liegt. Man bezeichnet deshalb die gefundenen Werte als Kardinalpunkte des schematischen Auges (Abb. 141).

a. Die Brechungsindizes.

Die Indizes der Augenmedien haben folgende Werte:

Hornhaut	1,3760
Humor aqueus	1,3360
Gesamtlinse	1,4085
Vord. Linsenpol	1,3870
Hint. Linsenpol	1,3850
Äquator	1,3750
Linsenzentrum	1,4060
Glaskörper	1,3360

Wie aus der Tabelle hervorgeht, haben Humor aqueus und Glaskörper nahezu denselben Index. Auffallend ist, daß der Gesamtindex der Linse größer ist als die Einzelindizes der Linsenschichten. Verständlich wird diese Tat-

sache, wenn man bedenkt, daß der Linsenkern ein größeres Brechungsvermögen als die übrigen Schichten der Linse besitzt. So befindet sich gleichsam im Zentrum der Linse eine kleine Linse von höherem Brechungsindex und außerdem von stärkerer Krümmung als die übrige Linse (Abb. 140). Man bezeichnet diese hypothetische Linse als äquivalente Kernlinse. Wenn man dieser einen Index von 1,406, ihrer Vorderfläche einen Radius von 4,146 mm, ihrer Hinterfläche von 6,565 mm und der umhüllenden Linsensubstanz einen Index von 1,386 gibt, so ist die Gesamtbrechkraft der Kristalllinse gleich 1,4085. Dieser letztere Indexwert ist berechnet aus dem Refraktionsverluste des Auges, der durch die Entfernung der Kristalllinse entsteht.

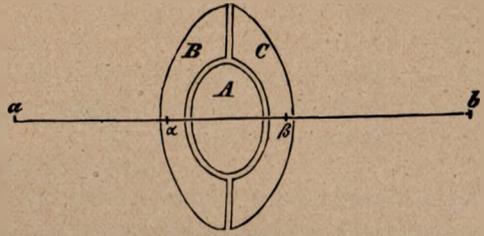


Abb. 140.

Bau der Kristalllinse. A Kernlinse. B und C Konvex-Konkavlinse. (Nach *Helmholtz*.)

b. Die Radien der brechenden Flächen.

Die Krümmungsradien der vier brechenden Flächen, Hornhautvorderfläche und -hinterfläche, Linsenvorderfläche und -hinterfläche, werden unter Zuhilfenahme der spiegelnden Eigenschaften dieser Flächen gemessen. Wenn vor einer kugelförmigen spiegelnden Fläche ein Objekt von der Länge o im Abstände s sich befindet, dessen Spiegelbild die Länge b hat, so ist der Krümmungsradius der Spiegelfläche $r = \frac{2bs}{o-b}$. Die Aufgabe ist also die Größe des Spiegelbildes b zu messen, da die Objektgröße und der Objektabstand leicht ohne weiteres gemessen werden können. Die Schwierigkeit der Messung von b besteht darin, daß das Auge nicht ruhig steht, sondern im Rhythmus des Pulses und der Atmung sich bewegt. Das Problem ist hier dasselbe wie in der Astronomie, wenn es sich um die Messung von Sternabständen handelt. *Helmholtz* hat es gelöst mit Hilfe seines Ophthalmometers.

Durch ophthalmometrische Messungen haben sich für die Radien folgende Mittelwerte ergeben: vordere Hornhautfläche 7,7 mm, hintere Hornhautfläche 6,8; vordere Linsenfläche 10,0, hintere Linsenfläche —5,76 mm.

c. Die Abstände der brechenden Flächen.

Auf die Methoden, mittels deren die Abstände der brechenden Flächen gemessen werden, kann hier nicht eingegangen werden. Die Resultate der Messungen sind folgende: Dicke der Hornhaut 0,5 mm; Abstand des Hornhautscheitels vom Scheitel der vorderen Linsenfläche 3,6 mm; Abstand der beiden Linsenscheitel, d. h. Dicke der Linse 3,6 mm.

3. Das schematische und das reduzierte Auge.

Mit Hilfe der angegebenen Konstanten kann man die Brechkraft und Kardinalpunkte der einzelnen Flächen und des gesamten optischen Systemes des Auges berechnen. Die Werte sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt. Man muß dabei bedenken, daß die Resultate nicht die wirklichen Werte ergeben, da die Voraussetzungen, unter denen die Rechnungen vorgenommen

sind, nicht der Wirklichkeit entsprechen. Vielmehr liefern die Resultate nur ein Schema. Man bezeichnet deshalb die Werte als Konstanten des schematischen Auges. Sie sind durch Abb. 141 illustriert worden.

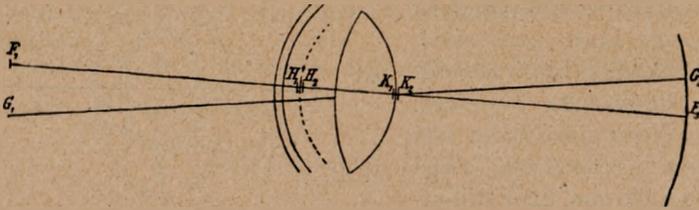


Abb. 141.

Lage der Kardinalpunkte im Auge. F_1 vorderer, F_2 hinterer Brennpunkt, H_1 vorderer, H_2 hinterer Hauptpunkt, K_1 vorderer, K_2 hinterer Knotenpunkt. F_1F_2 optische Achse. G_1G_2 ein Hauptstrahl.

α. Das schematische Auge.

Brechungsindex der Hornhaut	1,376	
„ des Kammerwassers und Glaskörpers	1,336	
„ der Linse	1,386	
„ der äquivalenten Kernlinse	1,406	
Ort der vorderen Hornhautfläche	0	
„ „ hinteren „	0,5	mm
„ „ vorderen Linsenfläche	3,6	„
„ „ „ Fläche der äquivalenten Kernlinse	4,146	„
„ „ hinteren Fläche der äquivalenten Kernlinse	6,565	„
„ „ „ Linsenfläche	7,2	„
Krümmungsradius der vorderen Hornhautfläche	7,7	„
„ „ hinteren Hornhautfläche	6,8	„
„ „ vorderen Linsenfläche	10,0	„
„ „ „ Fläche der äquivalenten Kernlinse	7,911	„
„ „ hinteren Fläche der äquivalenten Kernlinse	-5,76	„
„ „ „ Linsenfläche	-6,0	„
Brechkraft der vorderen Hornhautfläche	48,83	D.
„ „ hinteren Hornhautfläche	-5,88	„
„ „ vorderen Linsenfläche	5,0	„
„ „ äquivalenten Kernlinse	5,985	„
„ „ hinteren Linsenfläche	8,33	„
Hornhautsystem.		
Brechkraft	43,05	D.
Ort des ersten Hauptpunktes	-0,0496	mm
„ „ zweiten „	-0,0506	„
Vordere Brennweite	-23,227	„
Hintere „	31,031	„
Linsensystem.		
Brechkraft	19,11	D.
Ort des ersten Hauptpunktes	5,678	mm
„ „ zweiten „	5,808	„
Brennweite	69,908	„
Vollsystem des Auges.		
Brechkraft	58,64	D.
Ort des ersten Hauptpunktes	1,348	mm
„ „ zweiten „	1,602	„
„ „ ersten Brennpunktes	-15,707	„
„ „ zweiten „	24,387	„

Ort des ersten Knotenpunktes	7,078	mm
„ „ zweiten „	7,337	„
Vordere Brennweite (gemessen vom 1. Hauptpunkt)	-17,055	„
Hinterere Brennweite (gemessen vom 2. Hauptpunkt)	22,785	„
Ort der Netzhautfasern	24,0	„
Hypermetropie auf der Achse	1,0	D.

Die hier verzeichneten Daten stellen Durchschnittswerte vor. Es ist natürlich, daß die individuellen Abweichungen hiervon sehr erheblich sein können.

b. Das reduzierte Auge.

Wie man aus der Tabelle und Abb. 141 sieht, liegen die beiden Hauptpunkte des schematischen Auges, ebenso wie die beiden Knotenpunkte sehr nahe aneinander. Man kann daher für die Rechnung die beiden Punktpaare in je einen Punkt vereinigen. So erhält man die Konstanten des reduzierten Auges (*Listing*). Dieses besteht aus einer brechenden Fläche mit dem Krümmungsradius 5,7 mm, welche mit der Konvexität an Luft grenzt, mit der Konkavität an ein Medium vom Brechungsindex 1,333. Für dieses System gelten die Betrachtungen von S. 243 ff. Vgl. Abb. 131. Die Rechnung ergibt für ein solches Auge eine Brechkraft von etwa 58 Dioptrien, die der Brechkraft des Vollsystems in der Tabelle gleich ist. Wie aus der Tabelle hervorgeht, liefert die Hornhaut 43 Dioptrien, d. h. den größten Teil der Brechkraft des Vollauges.

4. Die Refraktion des Auges.

Aus der Tabelle ergibt sich, daß für das ruhende Auge die Netzhaut im hinteren Brennpunkte des Auges liegt¹⁾. Es werden daher parallele Strahlen in einem Punkte auf der Netzhaut vereinigt. Das Bild unendlich entfernter Objekte fällt also auf die Netzhaut. Man bezeichnet ein Auge, das im Ruhezustande diese Bedingung erfüllt, als emmetropes Auge. Es ist klar, daß der Zustand der Emmetropie nicht nur mit den angegebenen, sondern auch mit den anderen Konstanten erreicht werden kann. Fällt das Bild unendlich ferner Objekte nicht auf die Netzhaut, so nennt man das Auge ametrop. Liegt das Bild hinter der Netzhaut, so ist das Auge hypermetrop, fällt das Bild vor die Netzhaut, so ist das Auge myop. Bei Hypermetropie ist der Hornhaut-Netzhautabstand zu kurz, bei Myopie zu lang (Abb. 142).

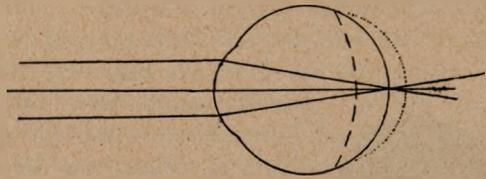


Abb. 142.
Schema der Refraktionszustände des Auges. Der ausgezogene Kontur stellt ein emmetropes, der gestrichelte ein hypermetropes, der punktierte ein myopes Auge dar.

Es kommt in beiden Fällen kein deutliches Bild auf der Netzhaut zustande, sondern jeder Punkt des Objektes ist durch einen Zerstreungskreis abgebildet. Ein hypermetropes ruhendes Auge hat eine zu geringe Brechkraft, um Strahlen, die aus unendlicher Ferne kommen, in der Netzhaut zu vereinigen; ein myo-

¹⁾ Nach dem Schema liegt der hintere Brennpunkt 0,387 mm hinter der Netzhaut. Bei Berücksichtigung der sphärischen Aberration ist ein solches System für parallele Strahlen eingestellt.

pisches Auge hat umgekehrt eine zu starke Brechkraft, so daß parallele Strahlen vor der Netzhaut vereinigt werden. Es gelingt leicht, ein hypermetropes oder myopisches Auge zu einem normalen zu machen, wenn man seine Brechkraft um so viel vermehrt bzw. vermindert, daß parallele Strahlen in der Netzhaut vereinigt werden. Dies erreicht man durch Sammellinsen und Zerstreuungslinsen von geeigneter Brechkraft. Die Brechkraft dieser Linsen gibt den Grad der Ametropie an.

Der Fernpunkt des Auges.

Man bezeichnet den Punkt, von welchem Strahlen ausgehen müssen, um im ruhenden Auge auf der Netzhaut vereinigt zu werden, als den Fernpunkt des Auges. Für das emmetrope Auge liegt der Fernpunkt in unendlicher Ferne. Beim hypermetropen ruhenden Auge werden Strahlen in der Netzhaut vereinigt, die einen Grad von Konvergenz haben, welcher der Hypermetropie entspricht. Konvergent auf die Hornhaut fallende Strahlen haben ihren Vereinigungspunkt hinter derselben. Der Fernpunkt des hypermetropen Auges ist also virtuell und liegt hinter der Hornhaut. Umgekehrt werden beim myopischen Auge Strahlen in der Netzhaut vereinigt, welche divergent auf die Hornhaut fallen. Der Vereinigungspunkt solcher Strahlen liegt in endlicher Entfernung vor der Hornhaut. Mithin liegt der Fernpunkt des myopischen Auges in endlicher Entfernung vor dem Auge.

Die meisten ruhenden Augen weisen zeitlebens einen geringen Grad von Hypermetropie auf, der beim Neugeborenen am größten ist und mit dem Greisenalter wieder zunimmt; in mittleren Lebensjahren vom zehnten ab, ist er am geringsten.

5. Katoptrische Erscheinungen am Auge.

Jede brechende Fläche wirkt zugleich als Spiegel, indem sie einen Teil des auffallenden Lichtes reflektiert. Dieser geht für die Brechung verloren. Man bezeichnet ihn als verlorenes Licht. Am Auge haben *Purkinje* und *Sanson* zuerst die spiegelnde Eigenschaft entdeckt, indem sie die Spiegelbilder der Hornhaut (Abb. 143) a, der vorderen b und der hinteren Linsenfläche c beobachteten (*Purkinje-Sansonsche* Spiegelbilder). Man kann diese Beobachtung leicht wiederholen, indem man seitlich, z. B. rechts vom Auge, eine Kerze aufstellt. Man sieht dann von links seitlich die drei Spiegelbilder, wie sie die Abbildung zeigt. Hornhaut und vordere Linsenfläche liefern aufrechte, die hintere Linsenfläche ein umgekehrtes Bild. Den Ort der Bilder kann man leicht durch Konstruktion finden. Der auf den Scheitelpunkt der spiegelnden Fläche fallende Strahl wird unter demselben Winkel reflektiert, unter welchem er die optische Achse trifft; der auf den Krümmungsmittelpunkt gehende Strahl wird in der Einfallsrichtung, d. h. zum Ausgangspunkt reflektiert. Der Schnittpunkt beider Strahlen ist der Ort des Spiegelbildes.



Abb. 143.

Spiegelbilder der Hornhaut a, der Vorderfläche der Linse b, der Hinterfläche c.

Das Licht, welches zur Bildung dieser drei Spiegelbilder dient, beträgt etwa 2,6 Prozent des gesamten ins Auge fallenden Lichtes. Beim Auge ist also der Lichtverlust durch Spiegelung sehr gering.

Außer den beschriebenen Spiegelbildern entstehen im Auge noch weitere durch doppelte Reflexion. So wird das von der vorderen und das von der hinteren Linsenfläche gegen die Hornhaut reflektierte Licht zurückgeworfen und gelangt schließlich zur Netzhaut. Dieses letztere Licht ist wirklich beobachtet worden. Das doppelt reflektierte Licht wird als schädliches Licht bezeichnet, weil es das Hauptbild des Objektes stören kann. Im Auge macht es nur 0,002 Prozent des gesamten ins Auge fallenden Lichtes aus, kann mithin nicht störend wirken. Das Bild der Objekte, welches durch das optische System des Auges auf der Netzhaut entworfen wird, enthält nach dem Gesagten 97,4 Prozent des Lichtes, das in die Pupille einfällt.

6. Die Akkommodation des Auges.

a. Der Nahepunkt.

Wie oben auseinandergesetzt, bilden sich in einem ruhenden emmetropen Auge unendlich entfernte Objekte deutlich ab. Daraus folgt, daß die Bilder von nahen Objekten im ruhenden emmetropen Auge unscharf sein müssen. Die Erfahrung lehrt aber, daß ein normales Auge von verschieden weit entfernten Objekten deutliche Bilder liefern kann. Man nennt den Vorgang im Auge, durch welchen dies ermöglicht wird, Akkommodation.

Die Akkommodation des Auges hat ihre Grenze. Es gibt eine bestimmte Entfernung vom Auge, über die hinaus man Objekte dem Auge nicht nähern darf, wenn sie vermöge der Akkommodation scharf abgebildet werden sollen. Diese Grenze bezeichnet man als den Nahepunkt des Auges. Infolge der Akkommodation können also alle Objekte im Auge scharf abgebildet werden, welche zwischen Fernpunkt und Nahepunkt sich befinden. Diese Strecke heißt das Akkommodationsgebiet.

Das Wesen der Akkommodation liegt in einer Vermehrung der Brechkraft des Auges. Wenn ein emmetropes Auge für die Ferne eingestellt ist, so sind die Bilder naher Gegenstände unscharf. Es ist klar, daß man diese letzteren Bilder scharf machen kann, wenn man vor das Auge eine Linse bringt, welche die von den nahen Gegenständen ausgehenden Strahlen so bricht, als ob sie aus unendlicher Ferne kämen, d. h. sie parallel macht. Befindet sich der Gegenstand z. B. im Nahepunkt des Auges, so würde die Aufgabe durch eine Linse gelöst sein, deren Brennweite gleich der Entfernung des Nahepunktes vom Auge ist. Liegt der Nahepunkt z. B. $\frac{1}{10}$ Meter vor dem Auge, so würde eine Linse von einer Brennweite von $\frac{1}{10}$ Meter, d. h. von einer Brechkraft von 10 Dioptrien, die aus dem Nahepunkte kommenden Strahlen parallel machen. Um den gleichen Betrag muß sich die Brechkraft des Auges vermehren, wenn es auf den Nahepunkt akkommodiert. Man bezeichnet den Maximalbetrag, um den das Auge seine Brechkraft durch die Akkommodation vermehren kann, als Akkommodationskraft.

Die Akkommodationskraft ist in den verschiedenen Lebensaltern sehr verschieden. Sie nimmt mit zunehmendem Lebensalter ab, entsprechend rückt der Nahepunkt vom Auge ab. Die folgende Tabelle gibt Durchschnittswerte.

Alter in Jahren	Entfernung des Nahepunktes vom Auge in mm	Akkommodations- kraft in Dioptrien
10	70	14
15	80	12
20	100	10
25	120	8,5
30	140	7
35	180	5,5
40	220	4,5
45	280	3,5
50	400	2,5
55	570	1,75
60	1000	1
65	1330	0,75
70	4000	0,25
75	∞	0

Das Herausrücken des Nahepunktes mit zunehmendem Alter hat zur Folge, daß die Fähigkeit, nahe Objekte scharf zu sehen, mehr und mehr abnimmt. Man bezeichnet diese Abnahme der Akkommodationskraft als Presbyopie.

Wenn die Refraktion des Auges nicht normal ist, also Hypermetropie oder Myopie besteht, so ist das Akkommodationsgebiet bestimmt durch die Brechkraft des Auges und die Akkommodationskraft. Besteht z. B. eine Hypermetropie von drei Dioptrien und eine Akkommodationskraft von zehn Dioptrien, so ist ein solches Auge erst für die Ferne eingestellt, wenn es eine Akkommodation von drei Dioptrien aufgewendet hat. Es verfügt dann noch über eine weitere Akkommodationsfähigkeit von sieben Dioptrien. Der Nahepunkt liegt also $\frac{1}{7}$ Meter vor dem Auge. Besteht Myopie von drei Dioptrien und eine Akkommodationskraft von zehn Dioptrien, so liegt der Fernpunkt $\frac{1}{3}$ Meter vor dem Auge. Wendet dieses Auge seine volle Akkommodationskraft auf, so liegt sein Nahepunkt $\frac{1}{13}$ Meter vor dem Auge. Beim Hypermetropen liegt also der Nahepunkt weiter vor dem Auge, beim Myopen näher als beim Emmetropen. Beide Augen werden dem des Emmetropen gleich, wenn ihre abnorme Refraktion durch Gläser korrigiert ist.

b. Die Veränderungen des Auges bei der Akkommodation.

Die Zunahme der Brechkraft des Auges bei der Akkommodation kann erfolgen durch Änderung der Distanz der brechenden Flächen oder durch Änderung der Brechungsindizes oder endlich der Krümmungen. Eine Änderung der Indizes kommt nach den bisherigen Beobachtungen nicht vor. Durch Verkleinerung des Abstandes zwischen Hornhaut und Linse stellen Schlangen und Amphibien ihr Auge für die Nähe ein.

Bei Fischen ist das ruhende Auge für die Nähe eingestellt. Durch Annäherung der Linse an die Netzhaut stellen sie für die Ferne ein.

Säugetiere und Vögel akkommodieren durch Änderung der Krümmung der brechenden Flächen.

Beim Menschen erfolgt die Akkommodation im wesentlichen durch Zunahme der Krümmung der vorderen Linsenfläche, in geringem Grade nimmt auch die Krümmung der Hinterfläche der Linse zu (Abb. 144). Es ist selbst-

verständlich, daß die Linse dabei dicker wird. Der Krümmungsradius der Vorderfläche nimmt dabei von 10 mm auf 5,33 mm, der der Hinterfläche von 6 mm auf 5,33 mm ab. Die Linsendicke nimmt von 3,6 mm auf 4 mm zu. Besonders groß sind nach *Gullstrand* die Veränderungen der äquivalenten Kernlinse, bei welcher der Radius der Vorderfläche von 7,911 auf 2,655 mm, der Radius der Hinterfläche von $-5,76$ mm auf $-2,655$ mm abnimmt. Ihre Dicke nimmt von 2,42 auf 2,66 mm zu. Durch diese Dickenzunahme der stark lichtbrechenden zentralen Linsenschicht (Index 1,416)

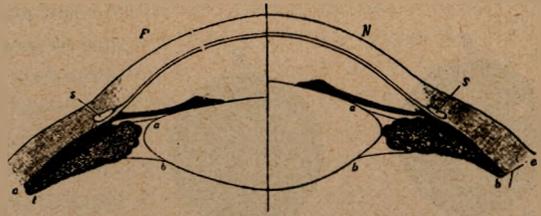


Abb. 144.

Querschnitt durch den vorderen Abschnitt des Auges. F Zustand der Ruhe, N Zustand der Akkommodation.

wird erreicht, daß die Krümmungszunahme der freien Linsenflächen verhältnismäßig gering ist. Würde die Linse homogen sein, so müßte ihr Index 1,426 betragen, wenn die Zunahme der Brechkraft mittels der angegebenen Krümmungsänderungen an den freien Linsenflächen erzielt werden sollte.

Die optischen Konstanten des Auges ändern sich bei der Akkommodation wie die folgende Tabelle zeigt.

Schematisches Auge.

	Akkommodationsruhe	Maximale Akkommodation
Brechungsindex		
Kammerwasser und Glaskörper	1,336	1,336
Linse	1,409	1,424
Ort		
Hornhaut	—	—
Optisches Zentrum der Linse	5,85	5,2
Krümmungsradius		
Hornhautfläche	7,8	7,8
Vordere Linsenfläche	10	5,33
Hintere Linsenfläche	-6	-5,35
Brechkraft		
Hornhaut	43,08	43,08
Vordere Linsenfläche	7,7	16,5
Hintere Linsenfläche	12,83	16,5

Die Änderungen der Linsenkrümmung sind mit Hilfe der Spiegelbilder der Linsenflächen festgestellt worden. Die Beobachtung zeigt, daß bei der Akkommodation das Spiegelbild der vorderen Linsenfläche kleiner wird (Abb. 145).

Aus der Größe der Spiegelbilder kann man, wie S. 253 ausgeführt ist, den Radius der Krümmung berechnen. Man muß dabei natürlich die zweimalige Brechung an der Hornhaut berücksichtigen.

c. Mechanismus der Akkomodation.

Die Kräfte, welche die Veränderung der Linsenform erzeugen, liegen im Ziliarmuskel (*Brückescher Muskel*). Dieser liegt im Ziliarkörper; er bildet einen Ring mit dreieckigem Querschnitt. Wie die Abb. 147 zeigt, heften sich die Muskelfasern an der Grenze von Hornhaut und Sklera einerseits und an der Aderhaut andererseits an. Die äußersten Muskelschichten verlaufen meridional, sie bilden einen sehr spitzen Winkel mit der Aderhaut. Je weiter nach innen die Muskelfasern liegen, um so mehr nimmt der Muskel zu, der Verlauf wird radialer. Den vordersten inneren Teil des Ziliarmuskels bilden zirkuläre Fasern (*Müllercher Muskel*).

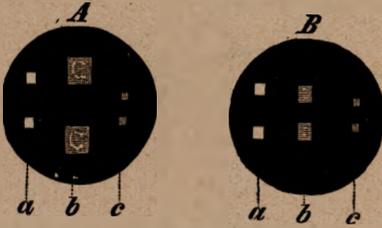


Abb. 145.

Spiegelbilder des Auges von zwei leuchtenden Flächen im Ruhezustand A und bei der Akkomodation B. a Spiegelbilder der Hornhaut, b der vorderen, c der hinteren Linsenfläche.

Vorderfläche der Linse geht, eine mittlere, die sich unmittelbar hinter dem Äquator der Linse ansetzt, und eine hintere, die zur hinteren Linsenfläche

geht. Man vergleiche die Abb. 146.

Die Mehrzahl der Forscher folgt der Meinung von *Helmholtz*, daß die Akkomodation durch eine Entspannung der Zonula Zinnii bewirkt wird. *Helmholtz* nimmt an, daß die Linse ein elastischer Körper sei, auf welchen in der Ruhe durch die Zonula ein Zug ausgeübt wird. Denken wir uns die Linsenflächen durch federnde Bänder ersetzt, so ist klar, daß durch einen Zug an der Peripherie eine Abflachung der Flächen erfolgen muß.

Wenn die Zonula erschlafft, so strebt die Linse derjenigen Form

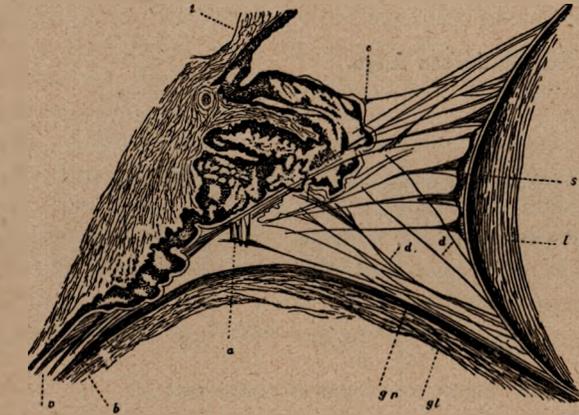


Abb. 146.

Zonula Zinnii. l Linse, gl Glaskörper, gr vordere Grenzschicht, o Orbicularraum, i Iriswurzel, a Anheftungsfasern der hinteren Zonulabalken, b aus der Glashaut entspringende Zonulafasern, c vordere Zonulafasern, Ursprung vom Ziliarfortsatz, d vom Ziliarfortsatz entspringende Zonulafasern, welche die Zonulabalken kreuzen und teilweise an ihnen haften, e Räume zwischen der Linsenkapsel und der perikapsulären Membran. (Nach *Retzius*.)

zu, welche sie annehmen würde, wenn keine Kräfte auf sie wirken. Die Krümmung der Flächen nimmt daher zu.

Die Erschlaffung der Zonula wird nach *Helmholtz* durch die Zusammenziehung des Ziliarmuskels bewirkt. Dieser Muskel hat seinen festen Insertions-

punkt vorn im Hornhaut-Skleralwinkel. Dies zeigt die folgende Beobachtung: Sticht man eine Nadel durch die Sklera in den Ziliarmuskel ein, so zeigt sich, daß, gleichgültig, wo die Einstichstelle liegt, das freie Ende der Nadel sich bei der Akkommodation stets nach hinten bewegt. Die Nadel bildet einen Hebel, dessen Drehpunkt in der Sklera liegt. Aus der Bewegung des freien Nadelendes geht hervor, daß das Muskelende der Nadel wie die Masse des Ziliarmuskels sich nach vorn und innen verschiebt. Hierdurch wird der Ring des Ziliarkörpers kleiner. Das zeigen die Veränderungen am Ziliarkörper, wie sie die beiden Abbildungen (Abb. 147, 148) veranschaulichen.

In demselben Sinne wirkt die Kontraktion der ringförmigen Fasern. Durch die Verkleinerung des Ziliarkörperringes wird die Spannung der Zonula verringert, somit der Zug am Linsenäquator aufgehoben, so daß die Linsenelastizität die beschriebenen Formveränderungen erzeugen kann.



Abb. 147.

Ziliarmuskel nicht kontrahiert.
(Nach Heine.)

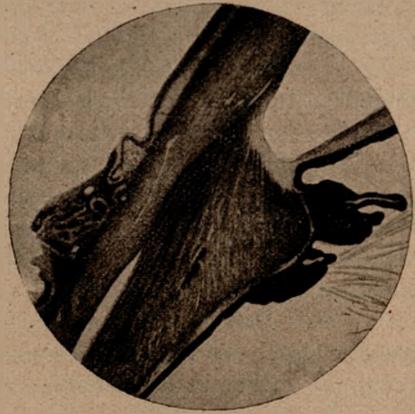


Abb. 148.

Ziliarmuskel kontrahiert.
(Nach Heine.)

Bei maximaler Kontraktion des Ziliarmuskels wird die Zonula so entspannt, daß die Linse bei Bewegungen des Kopfes schlottert. An einer Linsentrübung beobachtete Heß bei maximaler Akkommodation eine Verschiebung, wie sie durch Herabsinken der Linse erzeugt wird. Er schließt daraus, daß die Linse der Schwere folgend im Auge herabsinkt. Bei horizontaler Lage des Kopfes ist diese Veränderung, wie zu erwarten, nicht nachweisbar.

Mit zunehmendem Alter wird die Linse starrer. Das hat zur Folge, daß der Brechungsindex der äußeren Linsenschichten zunimmt und außerdem, daß sie bei der Entspannung der Zonula ihre Form nicht mehr so ausgiebig ändert wie eine jugendliche Linse. So nimmt die Akkommodationskraft mehr und mehr ab. Hierin liegt die Ursache der Presbyopie (s. S. 258).

Hand in Hand mit der Akkommodation geht eine Verengerung der Pupille.

Die Innervation des Akkommodationsapparates besorgt der N. oculomotorius.

7. Die Iris und die Pupille.

Die Ableitungen über den Gang der Strahlen sind unter der Voraussetzung gemacht worden, daß alle auf die brechende Fläche auffallenden Strahlen

kleine Winkel mit der Achse bilden. Diese Bedingung ist am Auge nicht verwirklicht; die sogenannten Randstrahlen sind nicht vollkommen von der Brechung ausgeschaltet. Die Erfahrung lehrt aber, daß sie die Abbildung im Auge nicht stören. Der Grund liegt darin, daß die Randstrahlen, soweit es nötig ist, durch die Iris abgeblendet werden.

Die Iris ist ein ringförmiges Gebilde, dessen zentrales Loch Pupille genannt wird. Sie dient einmal der Ablendung der Randstrahlen, zweitens der Regulierung der Lichtmenge, welche ins Auge einfällt. Die Weite der Pupille ist veränderlich.

Dies wird bewirkt durch zwei glatte Muskeln, deren einer *M. sphincter pupillae* den Rand der Pupille kreisförmig umgibt, deren anderer *M. dilatator pupillae* aus radiären Fasern besteht, welche an der Rückseite der Iris liegen. Die Irismuskeln der Vögel sind quergestreift.

Innerviert wird die Irismuskulatur beim Menschen durch den Okulomotorius — Sphinkter —, und durch den Sympathikus — Dilator. Das Zentrum des Sphinkters liegt im Okulomotoriuskern, in den als kleinzellige paarige Lateralkerne beschriebenen Zellgruppen, beim Hunde am Boden des dritten Ventrikels hinter dem Akkommodationszentrum (s. Abb. S. 190). Von hier ziehen die Fasern im Okulomotorius, treten mit Zellen des Ganglion ciliare in Verbindung und gehen von hier in den Muskel. Das Dilatorzentrum (Centrum ciliospinale) liegt an der Grenze vom Hals- und Brustmark (*Budge*). Es wird von höheren Zentren, deren eines im Zwischenhirn liegt (*Karplus* und *Kreidl*) beeinflusst. Vom Zentrum treten die Dilatorfasern in den vorderen Wurzeln des siebenten und achten Hals- und des ersten bis zweiten Brustnerven aus dem Rückenmark, ziehen zum ersten Thorakalganglion durch den vorderen Schenkel der Ansa Vieussensii zum unteren Zervikalganglion, von hier in den Halsympathikus zum oberen Halsganglion. Hier treten sie in die Ganglienzellen ein, laufen dann zum *Gasserschen* Ganglion, weiter im ersten Ast des Trigeminus und durch die langen Ziliarnerven direkt zum Muskel.

Dementsprechend bewirkt Reizung des Okulomotorius Pupillenverengung; Reizung des Sympathikus Erweiterung.

Durchschneidung des Okulomotorius erzeugt eine Erweiterung der Pupille, Durchschneidung des Sympathikus eine Verengung derselben. Man schließt daraus, daß durch die beiden Nerven dauernd Innervationsimpulse zu ihren Muskeln ablaufen, daß sie tonisch innerviert sind. Der Tonus des Sphinkters wird vom Optikus unterhalten. Nach dessen Durchschneidung wirkt Okulomotoriusdurchschneidung nicht mehr pupillenerweiternd.

Die Bewegungen der Pupille erfolgen teils reflektorisch, teils aus zentraler Ursache. Reflektorische Verengung der Pupille erfolgt auf Lichteinfall, auch momentanen, ins Auge. Sie ist um so stärker, je heller das Licht und je größer die belichtete Netzhautfläche ist und je näher diese der Macula lutea liegt. Die Verengung beginnt 0,4—0,5 Sekunden nach der Belichtung und erreicht ihr Maximum nach weiterer 0,1 Sekunde. Bei allen Tieren, die eine partielle Kreuzung der Sehnervenfasern haben, wie beim Menschen, Affen, Raubtieren und einigen Nagetieren verengert sich bei Lichteinfall in ein Auge auch die Pupille des anderen, wenn auch in geringerem Betrage (konsensuelle Pupillenreaktion). Reflektorische Erweiterung der Pupille wird durch jede Erregung sensibler Nerven bewirkt.

Durch assoziative Erregung des Okulomotorius verengert sich die Pupille bei Konvergenz der Augenachsen. Hierin liegt auch der Grund für die Pupillenverengung bei der Akkommodation; denn sie bleibt aus, wenn die Konvergenz der Augenachsen sich bei der Akkommodation nicht ändert.

Pupillenerweiterung tritt ein bei Muskelanstrengungen und während der Dyspnoe.

Im Schlafe sind die Pupillen dauernd eng.

Gewisse Gifte, Mydriatica genannt, lähmen die Nervenendigungen im Sphincter pupillae und im Akkommodationsmuskel, während andere, die Miotica, diese Endigungen erregen. Demgemäß erzeugen Mydriatica maximale Erweiterung der Pupille und Einstellung des Auges für den Fernpunkt, Miotica dagegen Pupillenverengung und Einstellung des Auges auf den Nahepunkt. Zu den Mydriaticis gehört Atropin und Adrenalin, zu den Mioticis Physostigmin, Nikotin, Muscarin.

8. Das Augenleuchten und der Augenspiegel.

Es ist eine jedermann bekannte Erscheinung, daß die Pupille von Tieren und Menschen gelegentlich rot aufleuchtet. Die alte Anschauung, daß dies von einer Lichterzeugung im Auge herrühre, ist von *Johannes Müller* widerlegt worden, der beobachtete, daß das Leuchten im Dunkeln aufhört. Die Bedingungen, unter denen das Leuchten entsteht, hat *Brücke* festgestellt. Die Pupille kann nur dann

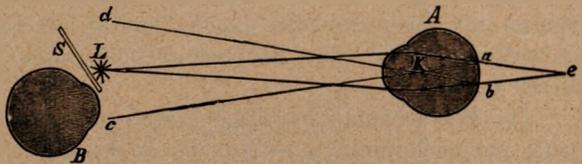


Abb. 149.

Schematische Versuchsanordnung für das Augenleuchten.
(Nach *Hermann*.)

hell erscheinen, wenn vom Augenhintergrunde der beobachteten Person in das Auge des Beobachters Lichtstrahlen fallen. Man kann dies dadurch bewirken, daß man (Abb. 149), vor das Auge A des Beobachteten eine Lichtquelle L bringt, den Beobachteten aber auf einen ferneren oder näheren Punkt als L akkomodieren läßt. In diesem Falle bildet sich auf der Netzhaut ein Zerstreungskreis a b der Lichtquelle L ab. Von diesem wird Licht nach außen reflektiert. Der leuchtende Raum ist ein Kegel c k d, dessen Spitze im Knotenpunkt des Auges liegt, dessen Mantel durch die Linien begrenzt wird, welche den Knotenpunkt mit der Peripherie des Zerstreungskreises a b verbinden. Wenn das Auge eines Beobachters B im Bereiche dieses Kegels das Auge A betrachtet, so sieht es die Pupille rot leuchten (*Brücke*).

Dieselbe Erscheinung sieht man, wenn man zwischen beide Augen eine Glasplatte bringt, welche Licht in das beobachtete Auge A reflektiert. Die Lichtstrahlen werden aus diesem Auge auf demselben Wege reflektiert, auf dem sie eingefallen sind. Ein Teil des Lichtes geht so zur Lichtquelle zurück, während ein Teil durch die Glasplatte hindurch in das Auge des Beobachters gelangt. Daher sieht er die Pupille rot leuchten (*Helmholtz*).

Sind beide Augen emmetrop und in Akkommodationsruhe, so müssen die Strahlen, welche von einem Punkte der Netzhaut des Auges A reflektiert werden, sich auf der Netzhaut des Auges B in einem Punkte vereinigen. Den

Gang der Strahlen gibt die Abb. 150 wieder. Ist im beobachteten Auge fa ein leuchtender Netzhautpunkt, so sind die von ihm ausgehenden Strahlen jenseits der Hornhaut parallel, fallen parallel auf das Auge des Beobachters B, auf dessen Netzhaut sie zu einem scharfen Bilde fb vereinigt werden. In analoger Weise bilden sich alle Netzhautpunkte des Auges A umgekehrt auf der des Auges B ab. Der Beobachter B sieht daher die Netzhaut in ihrer wirklichen Lage. Auf die beschriebene Weise kann man also die Netzhaut eines lebenden Auges betrachten. Die Versuchsanordnung gibt das Schema des von *Helmholtz* 1851 erfundenen Augenspiegels wieder.

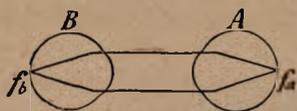


Abb. 150.

Ist das Auge des Beobachteten oder des Beobachters ametrop, so bleibt die Möglichkeit, bei Akkommodationsruhe beider Augen die Netzhaut zu sehen, wenn die Ametropie durch geeignete Linsen korrigiert wird. Man sieht ohne weiteres, daß bei Emmetropie des Beobachters der Grad der Ametropie des beobachteten Auges durch die Brechkraft derjenigen Linse gegeben wird, welche dem Beobachter die Beobachtung der Netzhaut ermöglicht.

Anstelle der oben erwähnten Glasplatte wird gegenwärtig allgemein ein Spiegel mit einem zentralen Loche benutzt, um Licht in das beobachtete Auge zu werfen (*Ruete*). Der Beobachter sieht dann den Augenhintergrund durch dieses Loch.

Die Betrachtung des Augenhintergrundes auf die beschriebene Weise ist heute nur noch wenig im Gebrauch. In der Regel verfährt man so, daß von dem Augengrunde des Beobachteten durch eine Sammellinse, die vor das Auge gebracht wird, ein umgekehrtes reelles im Brennpunkte dieser Linse liegendes Bild erzeugt, welches man beobachten oder photographieren kann.

Störend für die Betrachtung des Netzhautbildes sind die Spiegelungen an den brechenden Flächen des Auges. Man vermeidet sie, indem man die Beleuchtung des Augengrundes mittels der einen Hälfte der Pupille, die Beobachtung mittels der anderen vornimmt: reflexloser Augenspiegel.

9. Das Auflösungsvermögen des Auges und die Sehschärfe.

Auflösungsvermögen eines optischen Systemes nennt man seine Fähigkeit, getrennte Punkte getrennt abzubilden. Das Auflösungsvermögen ist um so größer, je näher zwei Objektpunkte unter sonst gleichen Bedingungen einander rücken können, ohne daß die getrennte Abbildung beider dadurch beeinträchtigt wird. Wegen der Beugung des Lichtes hat, wie bei jedem optischen Instrument, auch beim Auge dieses Vermögen seine Grenze. Diese ist abhängig von der Wellenlänge des Lichtes und der numerischen Apertur des Systemes.

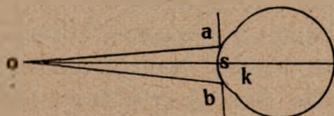


Abb. 151.

Unter numerischer Apertur versteht man das Produkt aus dem Brechungsindex des Mediums, in welchem das Objekt sich befindet, und dem Sinus des halben Öffnungswinkels. Ist in Abb. 151 $ab = d$ die Weite der Pupille des reduzierten Auges, $OS = s$ die Entfernung des Objektes O von der Pupillen-

ebene, $\rightarrow aOb = 2\alpha$ der Öffnungswinkel, n der Brechungsindex der Luft, so ist die numerische Apertur $n \cdot \sin \alpha$. Es sei ferner λ die Wellenlänge der von O ausgehenden Strahlen. Die Entfernung e zweier um O symmetrisch liegender Punkte, welche vom optischen System des Auges getrennt abgebildet werden, darf nicht größer sein als

$$e = \frac{\lambda}{n \cdot \sin \alpha}$$

Das Auflösungsvermögen ist also gleich dem Quotienten aus der Wellenlänge des Lichtes und der numerischen Apertur des Systemes.

Wie aus der Abb. 151 hervorgeht, ist $\text{tg} \alpha = \frac{d}{2s}$. Da es sich beim Sehen um sehr kleine Winkel α handelt, kann man $\text{tg} \alpha = \sin \alpha$ setzen. Es ist dann der Abstand der beiden Objektpunkte e gegeben durch

$$e = \frac{2 \lambda s}{n \cdot d}$$

Um aus dem Abstände e der beiden Objektpunkte p und q die zugehörige Entfernung ϵ der Bildpunkte p' und q' auf der Netzhaut zu berechnen, hat

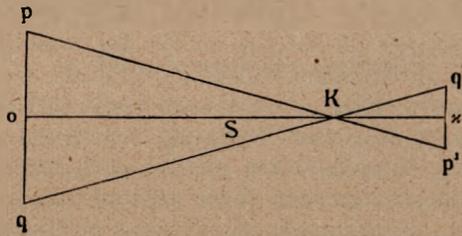


Abb. 152.

man, wie Abb. 152 es zeigt, die Objektpunkte mit dem Knotenpunkte K des Auges zu verbinden und bis zu den Schnittpunkten mit der Retina p' und q' zu verlängern. Ist $pq = e$, $p'q' = \epsilon$, $OS = s$, $SK = k$, $Kx = a$, so ist

$$\epsilon = \frac{e \cdot a}{s + k}$$

$$\epsilon = \frac{2 a \lambda s}{n d (s + k)}$$

Diese Formel liefert in ϵ die kleinste Entfernung, welche zwei Bildpunkte auf der Netzhaut haben können. Wenn wir die Formel für ϵ folgendermaßen schreiben:

$$\epsilon = \frac{\lambda}{d} \frac{2 a s}{n (s + k)}$$

so leuchtet unmittelbar ein, daß ϵ um so kleiner wird, je größer die Weite der Pupille d und je kleiner die Wellenlänge des Lichtes ist. Von den übrigen Größen der Formel ist $a = 17,09$ mm die Entfernung der Netzhaut vom Knotenpunkt; $k = 5,7$ mm die Entfernung des Knotenpunktes von der brechenden Fläche; $n = 1$ der Index der Luft. Der Abstand der Objektpunkte sei $s = 120$ mm, $\lambda = 0,0005$ mm die Wellenlänge des blaugrünen Lichtes.

Dann ist:

Pupillenweite in mm	Kleinster Abstand zweier Objektpunkte (120 mm Abstand) in mm	Kleinster Abstand der zugehörigen Bildpunkte auf der Netzhaut in mm
d	e	ϵ
2	0,060	0,0082
3	0,040	0,0054
4	0,030	0,0041
5	0,024	0,0033
6	0,020	0,0027
7	0,017	0,0023
8	0,015	0,0020

Aus der Tabelle geht hervor, daß das Auflösungsvermögen des Auges mit zunehmender Pupillenweite zunimmt. Für blaugrünes Licht hat es die in der Tabelle angegebenen Werte, die für einen Objektstand von 120 mm gelten. Natürlich sind es Zahlen, die nur die Größenordnung angeben, aber keinen Anspruch auf absolute Genauigkeit machen. Für rotes Licht würden die Zahlen um $\frac{1}{3}$ größer, für violettes Licht um $\frac{1}{4}$ kleiner.

Die Zahlen geben uns die Grenze an für das, was im günstigsten Falle durch das Sehorgan an Raumunterscheidung geleistet werden kann. Es ist von Interesse, das, was wirklich geleistet wird, damit zu vergleichen. Hierüber steht ein reichliches Material zur Verfügung auf Grund der Messungen der Sehschärfe. Für die Sehschärfe gibt die Grenze des Abstandes zweier Netzhautindrücke, in welchem sie eben nicht getrennt erscheinen, ein Maß. In Analogie zum Tastsinn kann man diesen Abstand als Durchmesser eines Empfindungskreises der Netzhaut bezeichnen. Je kleiner dieser ist, um so größer ist die Sehschärfe. Experimentelle Prüfungen des Auflösungsvermögens des Auges haben Durchmesser für die Empfindungskreise von 0,002—0,0037 mm ergeben.

Es ist von Interesse, diese Werte mit den Maßen der Zapfendurchmesser zu vergleichen. Die Angaben hierüber bewegen sich zwischen 0,0016 und 0,0025 mm. Man muß nun erwarten, daß die getrennte Wahrnehmung zweier Lichtpunkte auf der Netzhaut nur dann möglich ist, wenn sie zwei Elemente erregen, zwischen denen ein unerregtes sich befindet. Ein Blick auf die Zahlen lehrt, daß die Durchmesser der Empfindungskreise etwas größer sind als die Durchmesser der Zapfen, so daß also die Bedingung eines unerregten Zwischenelementes gewahrt ist. Ein weiterer Vergleich mit den oben errechneten Zahlen über das Auflösungsvermögen des Auges zeigt, daß die beobachteten Größen und die errechneten gut übereinstimmen. Das Auge leistet also an physiologischer Auflösung soviel, wie es als optisches Instrument leisten kann. Eine feinere Struktur etwa der Zapfen wäre also überflüssig.

Die Messung des Auflösungsvermögens geschieht mit Hilfe feiner paralleler Linien, die in gleichbleibender Entfernung vom Auge einander genähert werden, bis sie nicht mehr getrennt wahrgenommen werden können. Durch Rechnung findet man aus dem Abstände der Linien den Abstand ihrer Netzhautbilder.

In der augenärztlichen Praxis wird die Sehschärfe nicht als reziproker Wert des Durchmessers der Empfindungskreise bestimmt, sondern aus der Entfernung, in welcher eine Schrift oder Figurenprobe erkannt wird. Wenn d der Abstand ist, in dem ein normales Auge die Probe erkennt, D der Abstand für das untersuchte Auge, so ist die Sehschärfe des letzteren $S = \frac{d}{D}$ (*Donders*).

10. Unvollkommenheit des dioptrischen Apparates des Auges.

a. Chromatische Aberration.

Das Auge ist nicht achromatisch, vielmehr hat es für Lichtstrahlen verschiedener Wellenlänge verschiedene Brennweiten. Die Differenz der Brennweiten für Lichter aus der Gegend der *Frauenhoferschen* Linien B und H ist $\frac{3}{4}$ mm. Man weist die chromatische Aberration nach, indem man gegen eine helle Fensterscheibe blickt und die Pupille von untenher größtenteils verdeckt; es zeigt sich dann, daß der untere Rand der Fensterscheibe gelb-rot, der obere blau gesäumt ist. Bei gewöhnlichem Sehen wird die chromatische Aberration nicht wahrgenommen, weil das Auge auf Lichter mittlerer Wellenlänge sich einstellt. Die hierbei notwendigen Zerstreungskreise der länger- oder kürzerwelligen Lichter decken sich so, daß sie sich zu Weiß mischen.

b. Monochromatische Aberration.

Auch für Strahlen einfachen Lichtes, welche von einem Objektpunkt ausgehen, ist die Abbildung nicht punktförmig. Es hat dies seinen Grund in der allgemeinen Eigenschaft kugelig gekrümmter brechender Flächen, daß sie Randstrahlen stärker brechen als Zentralstrahlen. Die störende Wirkung der Randstrahlen wird durch die Pupille abgeschwächt. So beträgt die Brechkraft der Hornhaut bei minimaler Pupillenweite 43,27 Dioptrien, bei einem Radius von 3 mm 44,64. Hieraus ersieht man deutlich den Einfluß der stärkeren Brechung der Randstrahlen. Die Differenz zwischen der Brechkraft des Hornhautscheitels und des Randes beträgt 4 Dioptrien. Daher liegt der Brennpunkt für die Randstrahlen und die zentralen Strahlen 1,2 mm auseinander.

c. Astigmatismus.

In allen normalen Augen sind die beiden Hornhautmeridiane, der vertikale und der horizontale nicht gleich stark gekrümmt. In der Jugend überwiegt die Krümmung des vertikalen Meridians meistens, im Alter die des horizontalen. Das Auge hat daher statt eines Brennpunktes eine nähere horizontale und eine entferntere vertikale Brennlinie. Für horizontale Linien ist das Auge etwas kurzsichtiger als für vertikale.

Außer der beschriebenen kommen vielfach Unregelmäßigkeiten in der Krümmung vor. Ihr Betrag ist aber normalerweise so gering, daß sie vernachlässigt werden können. So hat die Hornhaut kleine Unebenheiten, die Linse infolge ihrer radialen Faserung in den verschiedenen Meridianen nicht denselben Index. Diese Unregelmäßigkeiten bedingen es, daß fern leuchtende Gebilde, wie z. B. die Sterne, nicht punktförmig, sondern mit Strahlen umgeben, erscheinen. Die Unvollkommenheit der ersten Art bezeichnet man als regelmäßigen, die der zweiten Art als unregelmäßigen Astigmatismus.

III. Erregung der Licht- und Farbenempfindung.

1. Ort der Erregung.

Die Umwandlung der Lichtenergie im Sehorgan in eine andere unbekanntere Form von Energie geschieht in der Netzhaut. Man hat anzunehmen, daß hier gewisse, durch Luft veränderbare chemische Substanzen sich befinden, die man Sehstoffe genannt hat. Die Zersetzung der Sehstoffe wäre somit der erste Vorgang und die Ursache für eine Reihe von Prozessen, welche schließlich mit einer Gesichtsempfindung abschließen.

Der Ort der Netzhaut, in welchem diese Stoffe ihren Sitz haben, ist die Schicht der Stäbchen und Zapfen. Hierfür gibt es eine Reihe von direkten und indirekten Beweisen.

1. Die Schicht der Nervenfasern kann nicht der Sitz der Sehstoffe sein, denn die Stelle des Auges, an welcher sich ausschließlich Nervenfasern befinden, nämlich die Eintrittsstelle des Sehnerven, ist vollkommen blind und wird daher der blinde Fleck oder nach seinem Entdecker der *Mariottesche Fleck* genannt. Man kann sich von der

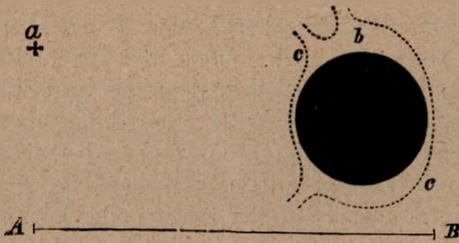


Abb. 153.

Existenz dieser Stelle leicht an der folgenden Abb. 153 überzeugen.

Das Kreuz a wird aus der dreifachen Entfernung AB mit dem rechten Auge fixiert. Dabei verschwindet der Fleck b, genauer die von der punktierten Linie cc umrandete Stelle, der Ursprünge von Blutgefäßen entsprechen.

2. Zwingend weist auf die Stäbchen- und Zapfenschicht als Sitz der Sehstoffe die Tatsache hin, daß die Stelle des deutlichsten Sehens, die Fovea centralis, nur aus Zapfen besteht.

3. Es hat sich zeigen lassen, daß die Wahrnehmung des Schattens der Netzhautgefäße (siehe unter *Purkinjescher Aderfigur*, S. 280) durch Erregung der Schicht der Stäbchen und Zapfen erzeugt wird.

2. Veränderung der Netzhaut durch Licht.

Von dem chemischen Geschehen in der Netzhaut wissen wir nichts¹⁾. Dagegen sind einige direkte Folgen der Belichtung der Netzhaut bekannt. Sie bestehen in Veränderungen der Reaktion, Bewegungen von Netzhautelementen, sowie in galvanischen Vorgängen.

a. Veränderungen der Farbe.

Bei ausgeruhten Augen von Wirbeltieren sind die stäbchenführenden Teile der Netzhaut purpurrot. Diese Farbe rührt von einem Farbstoff in den Stäbchen her, man hat ihn Sehpurpur genannt. Durch Belichtung wird er schnell gebleicht, dagegen durch eingreifende Veränderungen der organischen Netzhautsubstanz, wie die Fäulnis, nicht zerstört. Die Bleichung erfolgt am schnellsten durch gelbgrünes Licht. Es folgen: grün, blau, gelb, orange, violett, ultraviolett, rot. Man vergleiche die Kurve (auf S. 274). Die Bleichung erfolgt auch im lebenden Auge. Man kann auf diese Weise durch Ausbleichung des

¹⁾ Nach den neuesten Untersuchungen spielen sich hier bei Belichtung analoge Vorgänge ab wie bei der Muskelkontraktion im Muskel.

Sehpurpurs Netzhautbilder erzeugen, sogenannte Optogramme. Beim Aufenthalt im Dunkeln regeneriert sich der Sehpurpur unter Mitwirkung des Pigmentepithels der Netzhaut; dies geht daraus hervor, daß eine von Pigmentepithel isolierte Netzhaut nach Bleichung den Sehpurpur nur regeneriert, wenn sie auf das Pigmentepithel zurückgelegt wird.

Netzhäute, welche im Lichte gebleicht, also vollkommen purpurfrei sind, sind zum Sehen durchaus geeignet; hieraus geht hervor, daß der Sehpurpur nicht der einzige Sehstoff sein kann. Vielleicht dient er nur dazu, die Erregbarkeit der Stäbchen zu erhöhen.

b. Chemische Änderungen der Netzhaut.

Nach mehrfachen Angaben wird die Reaktion in der Netzhaut durch Belichtung sauer.

c. Morphologische Veränderungen.

Bei niederen Wirbeltieren, z. B. bei Fröschen, schwellen die Fortsätze des Pigmentepithels der Netzhaut im Lichte an und werden an Pigment reicher. An demselben Tier kann man infolge von Belichtung eine Verkürzung und Verdickung der Innenglieder der Zapfen beobachten. Im Dunkeln gehen beide Veränderungen wieder zurück. Beides illustriert Abb. 154.

Diese Veränderungen zeigen sich an beiden Augen, bei Belichtung nur eines, ja auch bei Belichtung der Körperoberfläche.

Nach Durchschneidung eines Sehnerven bleiben die Veränderungen auf das belichtete Auge beschränkt. Hieraus folgt, daß der Sehnerv auch zentrifugale Fasern enthält.

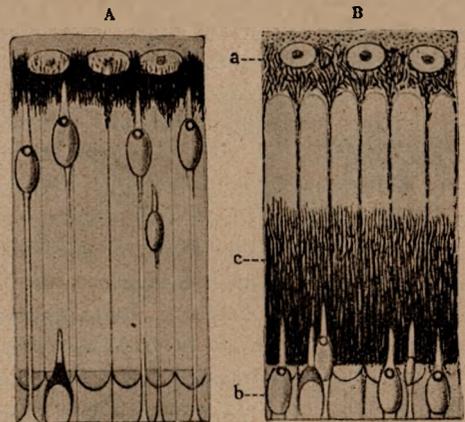


Abb. 154.

Durchschnitt durch die Froschnetzhaat. A nach Aufenthalt im Dunkeln, B nach Aufenthalt im Hellen. (Nach Engelmann.)

d. Galvanische Vorgänge.

In der Ruhe kann man an der Netzhaut einen Strom beobachten, welcher vom Sinnesepithel zu den Nervenfasern gerichtet ist: einsteigender Strom. Bei Belichtung sowohl als auch beim Wiederverdunkeln tritt ein dem Ruhestrom gleichsinniger Strom auf. Dieser nimmt schnell an Stärke ab. Oftmals beobachtet man vor diesem Strom einen entgegengesetzt gerichteten: aussteigender Strom. Das Wesen dieser Erscheinungen ist dunkel.

3. Lichtempfindungen.

Jede Erregung der Netzhaut durch Lichtstrahlen hat eine Lichtempfindung zur Folge, deren Qualität farblos oder farbig erscheint. Bei mangelnder Erregung durch Strahlen ist die Qualität der Empfindung schwarz.

Die Abhängigkeit der Empfindung von der Art und Intensität des Reizes ist nicht absolut; vielmehr hängt bei gleicher Reizart die Empfindung von

dem Orte der Netzhautreizung sowie von der Größe der gereizten Netzhautfläche und endlich von der Stimmung, d. h. dem Erregbarkeitszustande der Netzhaut ab.

a. Helligkeitsempfindung.

Die Intensität oder Helligkeit einer Lichtempfindung ist von der Intensität des einwirkenden Lichtes in erster Linie abhängig. Außerdem ist von erheblichem Einfluß der Erregbarkeitszustand der Netzhaut.

Der Einfluß der Intensität des einwirkenden Lichtes drängt sich unmittelbar auf bei Vergleichung verschieden heller Lichtquellen. Daß auch der Erregbarkeitszustand der Netzhaut von großer Bedeutung ist, ist nicht so unmittelbar wahrnehmbar, doch lehrt es die tägliche Erfahrung. Nach Aufenthalt im Dunkeln wirkt helles Licht so intensiv hell, daß es unangenehm blendend ist. Diese Wirkung hört sehr bald auf. Es ist klar, daß die Netzhaut im Dunkeln beträchtlich an Empfindlichkeit zugenommen hatte und durch die Belichtung wieder ermüdet. Der entgegengesetzte Vorgang zeigt sich beim Übergang aus dem Hellen ins Dunklere. Hier werden zunächst schwache Lichtreize nicht empfunden, erst allmählich können schwache Lichter wahrgenommen werden. Man bezeichnet diese Änderungen der Erregbarkeit als Helladaptation und Dunkeladaptation.

Das Auge vermag sich an jeden Helligkeitsgrad zu adaptieren. Die Empfindlichkeit wird um so geringer, je heller das Licht ist. Das zeigt sich auch in dem Einfluß des Lichtes auf die Pupillenweite, welche für alle Lichter mittlerer Helligkeit gleich 3—4 mm ist. Im Laufe des Tages verliert das Auge 50% an Empfindlichkeit, die Abnahme erfolgt anfangs sehr schnell, danach langsamer.

In analoger Weise verläuft auch die Dunkeladaptation. Sie geschieht zunächst schnell, danach langsamer, die Empfindlichkeit kann man auf mehr als das 8000fache steigern. Beim Sehen mit beiden Augen ist die Steigerung 1,6—1,7mal größer als bei monokularer Beobachtung.

Die Dunkeladaptation verläuft nicht an allen Netzhautorten gleich, sie nimmt von der Netzhautperipherie zum Netzhautzentrum ab, in der Fovea ist sie ein Minimum. Die Empfindlichkeit ist hier etwa auf das 20—30fache steigerbar.

Aus dieser Eigenschaft der Netzhaut folgt der örtliche Unterschied der Reizwirkung. Infolge der ungemeinen Zunahme der Empfindlichkeit der Netzhautperipherie können hier Lichter wahrgenommen werden, welche zur Erregung der Fovea zu schwach sind. Die absolute Reizschwelle liegt bei $1,21 \cdot 10^{-11}$ Erg.

Auch die Dauer der Einwirkung des Reizlichtes ist von Einfluß auf die Empfindung. Diese erreicht nicht momentan ihre volle Höhe, sondern bedarf Zeit: Zeit des Anklingens. Sie beträgt für intensive Lichter etwa 0,16 Sek. Daher kommen sehr kurze Lichtreize nicht voll zur Wirkung. Nach dem Aufhören des objektiven Reizes verschwindet die Erregung nicht momentan, sondern braucht hierzu Zeit: Zeit des Abklingens.

Auf dieser Tatsache beruht die Möglichkeit, eine Reihe schnell aufeinander folgender Lichtreize zu verschmelzen. Fällt der nachfolgende Reiz in die Zeit des Abklingens, so mischen sich die beiden Reizen zukommenden Empfindungen miteinander. So wirkt eine schwarze Scheibe, welche einen hellen Sektor trägt (Abb. 155) bei schneller Rotation so, als ob die Helligkeit des Sektors in

dem Verhältnis der Sektorgröße zur Gesamtfläche geschwächt wäre (*Talbot'scher Satz*), sie ist also so groß, als ob das Licht des weißen Sektors über die ganze Scheibe verteilt wäre. Die Helligkeit ist am größten, wenn das Weiß 17—18 mal in der Sekunde erscheint. Man beobachtet dies mittels der Scheibe der Abb. 156. Wenn sie so gedreht wird, daß ein mittlerer Ring 17—18 Wechsel zwischen Weiß und Schwarz in der Sekunde zeigt, so erscheint dieser Ring am hellsten.



Abb. 155.
Talbot'sche
Scheibe.

Mathematisch formuliert würde das sagen: Wenn eine Netzhautstelle periodisch im schnellen Wechsel von Licht einer bestimmten Intensität während der Zeit a getroffen wird und danach die Zeit b unerregt bleibt, so ist die Empfindung stetig, ihre Intensität ist so, als ob sie durch ein Licht von der Stärke $\frac{a+b}{a}$ erzeugt wäre.

Die Dauer der Periode $a + b$ muß um so kürzer sein, je heller das Licht ist, bei hohen Lichtstärken muß sie 0,006, bei mittleren 0,04 Sekunden sein. Im dunkel adaptierten Auge kann sie erheblich länger sein.

Auf der Existenz einer Zeit des Abklingens ist der Kinematograph konstruiert. Eine Reihe von Einzelbildern eines Vorganges, die in Zeitintervallen von $\frac{1}{17}$ — $\frac{1}{18}$ Sekunden aufgenommen sind, werden in den gleichen Intervallen dem Auge dargeboten. Die Einzelbilder werden als kontinuierliche Handlung wahrgenommen.



Abb. 156.
Brückesche Scheibe.

b. Farbenempfindungen.

1. Begriff und Grenzen.

Im Vergleich mit der farblosen Helligkeit ist die Farbenempfindung durch einfache physikalische Vorgänge erzeugt. Das weiße Tageslicht ist, wie die spektroskopische Zerlegung lehrt, aus einer Reihe einfacher Lichter zusammengesetzt, welche die Empfindung der Farbe erzeugen. Physikalisch unterscheiden sich die farbigen Reizlichter durch ihre Wellenlängen. Die Zahl der Wellenlängen im sichtbaren Teile des Spektrums ist unendlich. Dementsprechend ist natürlich die Zahl der Farbenempfindungen sehr groß. Man hebt gewöhnlich der Reihenfolge im Spektrum nach die folgenden hervor:

Farben:	Wellenlängen:
Rot	0,00068 mm
Orange	0,00064 „
Gelb	0,00059 „
Grün	0,00053 „
Blau	0,00048 „
Indigo	0,00045 „
Violett	0,00039 „

Die Wellen des Spektrums von mehr als 800 $\mu\mu$ Länge erregen die Netzhaut nicht, dagegen rufen die Wellen von 390—310 $\mu\mu$ Länge die Empfindung des Lavendelgrau hervor. Diese Wirkung ist nicht direkt, sie beruht auf Fluoreszenzerregung im Auge.

Selbstverständlich gibt es auch bei der Reizung mit einfachen Lichtern eine Zeit des Anklingens und des Abklingens.

Bei verschiedenen Farben sind diese Zeiten verschieden lang. Das zeigt sich daran, daß die Scheibe der Abb. 155 bei mittlerer Drehgeschwindigkeit Farbenflimmern zeigt. Auch treten bei kurzem Darbieten die verschiedenen Farben des Spektrums bei verschiedenen langer Wirkung über die Reizschwelle.

Wie man farblose Helligkeiten mischen kann, so auch farbige. Das kann geschehen mittels des Farbenkreisels, welcher Scheiben mit farbigen Sektoren in so schnelle Rotation versetzt, daß die Reize der nachfolgenden Sektoren in die Zeit des Abklingens der vorhergehenden (subjektive Mischung) fallen. Man kann aber auch die Farben zweier Spektren übereinanderfallen lassen und auf diese Weise eine Mischung herbeiführen (objektive Mischung).

2. Farbmischung.

a. Mischung zweier Farben.

Wenn zwei Farben des Spektrums miteinander gemischt werden, so ergeben sich folgende Resultate: 1. die Mischung wird farblos, 2. die Mischung ergibt eine Farbe, die im Spektrum nicht vorkommt, 3. die Mischung ergibt eine Spektralfarbe, 4. die Mischung ergibt eine ungesättigte Spektralfarbe. (Ungesättigt nennt man Farben, die außer der farbigen noch eine weiße oder farblose Komponente enthalten, reine Farben nennt man gesättigt.)

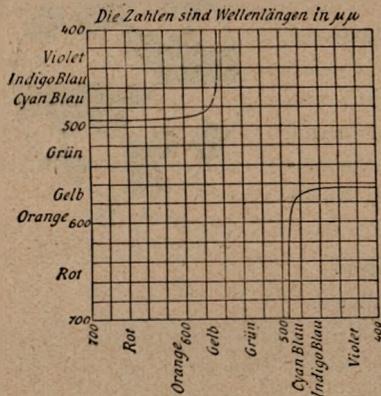


Abb. 157.

1. Farblose Mischungen kann man durch Mischung eines jeden langwelligen Lichtes mit einem für jedes zu bestimmenden kurzwelligen erzielen. Man nennt zwei Farben, welche gemischt Weiß ergeben, Komplementärfarben.

Solche sind:

Rot	Grünlichblau
Orange	Zyanblau
Gelb	Indigo
Grünlichgelb	Violett.

Alle Spektralfarben haben ihre Komplementärfarbe im Spektrum, mit Ausnahme der grünen Töne. In der Abb. 157 sind in horizontaler Richtung die Wellenlängen der Spektralfarben aufgetragen, in vertikaler die der zugehörigen Komplementärfarben. Die Kurven drücken also die Wellenlänge der Komplementärfarbe als Funktion der Wellenlänge jeder einfachen Farbe aus. Man sieht, daß die grünen Töne keine Komplementärfarbe im Spektrum haben. Diese ist der Purpur, welcher im Spektrum nicht vertreten ist.

2. Mischung roten Lichtes mit violetter ergibt Purpur.

3. Mischung langwelliger Lichter bis zum Gelb des Spektrums ergibt eine zwischen diesen Farben im Spektrum enthaltene Farbe.

4. Mischung aller übrigen Farben des Spektrums ergibt ebenfalls eine zwischen den Komponenten liegende Spektralfarbe, welche jedoch ungesättigter ist als die reine Spektralfarbe.

β. Mischung dreier oder mehrerer Lichter.

Prinzipiell neue Qualitäten der Empfindung kann man durch Mischung dreier oder mehrerer Lichter nicht erzeugen, wohl aber wird der Sättigungsgrad der Farbe mit der Vermehrung der Komponenten verringert.

Wenn man drei Farben richtig auswählt, z. B. eine langwellige (Rot), eine mittelwellige (Grün) und eine kurzwellige (Blau), so kann man alle Qualitäten der Lichtempfindung durch deren Mischung erzeugen, sowohl die Farbenempfindungen als auch die farblosen (Rot + Blau = Purpur, Purpur + Grün = Weiß).

3. Einflüsse auf die Farbenempfindung.

Von großer Bedeutung für die Empfindung der Farbe ist 1. die Helligkeit des farbigen Lichtes, 2. der Adaptationszustand der Netzhaut, 3. der Ort der Netzhaut.

1. Der Eindruck aller Farben wird bei hoher Intensität weiß, ebenso werden alle farbigen Reizlichter bei sehr geringen Intensitäten farblos. Auch kurzdauernde farbige Reizlichter erscheinen farblos. Die Helligkeitswirkung der Farben eines Spektrums ist sehr verschieden. Man sieht ohne weiteres, daß das Licht im Gelb, etwa bei der *Fraunhoferschen* Linie D, die größte Helligkeit hat. Dieser Reizwert stimmt weder mit den Werten der Wärmeenergie im Spektrum noch mit den Werten der chemischen Wirkung überein. Dies leuchtet aus der folgenden graphischen Darstellung ein. Die Abzisse ZZ' (Abb. 158) bedeutet

Wellenlängen des Spektrums, A bis R sind die *Fraunhoferschen* Linien. W die Kurve der Wärmeenergie, L die Helligkeitskurve für das Auge, Ch die Kurve der chemischen Wirkung. Die

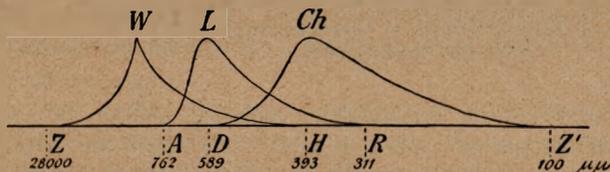


Abb. 158.

Sehstoffe des Auges müssen also in ihrer Reaktion gegen einfache Lichter eine Kategorie von Stoffen für sich bilden.

2. Das eben ausgeführte Verhalten gilt für die helladaptierte Netzhaut, die dunkeladaptierte verhält sich ganz anders. Wenn dem dunkeladaptierten Auge ein sehr lichtschwaches Spektrum präsentiert wird, so erscheint es vollkommen farblos, seine größte Helligkeit liegt im Vergleich mit dem lichtstarken Spektrum nach dem violetten Ende verschoben, etwa bis zum Grün. Das rote Ende des Spektrums kann vollkommen auslöschen. Diese geringe Empfindlichkeit des Auges gegen Rot bei abnehmender Belichtung ist als *Purkinjesches* Phänomen seit langer Zeit bekannt: Von zwei bei Tageslicht gleichhellen blauen und roten Flächen erscheint bei sinkendem Abend die blaue erheblich heller als die rote.

3. Bei Untersuchung der verschiedenen Bezirke der Netzhaut hat sich gezeigt, daß bei helladaptiertem Auge die Empfindlichkeit für farbige Lichter

in der Fovea am größten ist und nach der Peripherie schnell abfällt. Bei einer Exzentrizität von 35° beträgt sie nur noch den vierzigsten Teil der fovealen Empfindlichkeit.

Ganz anders verhält sich das dunkeladaptierte Auge. Hier nimmt nur die Empfindlichkeit für Rot nach der Netzhautperipherie in geringem Grade ab, während sie für alle übrigen Reizlichter stark ansteigt. Dabei erscheinen alle Reizlichter farblos.

Man kann also in der Netzhaut zwei Apparate unterscheiden, einen Hellapparat, welcher Farbenempfindungen vermittelt, und einen Dunkelapparat, welcher nur farblose Empfindungen auslöst.

Der Dunkelapparat hätte also folgende Eigenschaften: 1. Farbenblindheit. Alle Reizlichter rufen farblose Empfindungen hervor. 2. Große Adaptationsfähigkeit. Im Dunkeln vermag er seine Empfindlichkeit enorm zu steigern (s. S. 270). 3. Ungleiche Reizbarkeit für die verschiedenen einfachen Lichter mit dem Maximum im Grün. 4. Ort: Vorwiegend die Peripherie der Netzhaut.

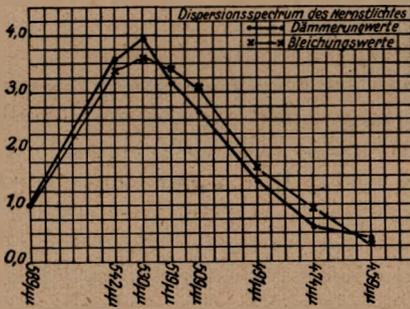


Abb. 159.

Bleichungswerte des Sehpurpurs und Helligkeitsverteilung im Dispersionsspektrum des Nernstlichtes.

barkeit durch verschiedene einfache Lichter mit dem Maximum der Empfindlichkeit im Gelb. 4. Ort: Vorwiegend die Netzhautmitte.

Die Netzhautperipherie mit ihrer hohen Empfindlichkeit für Intensitätsunterschiede ist vorzüglich geeignet, Bewegungen in der Peripherie des Gesichtsfeldes wahrzunehmen, das Netzhautzentrum mit hoher Sehschärfe und Unterschiedempfindlichkeit für verschiedene einfache Lichter ist ein guter Apparat, um die Wahrnehmungen der Peripherie zu analysieren.

Bemerkenswert ist, daß das Netzhautzentrum nur Zapfen, die Peripherie fast nur Stäbchen aufweist. Tiere mit nächtlicher Lebensweise, wie Mäuse, Katzen, Eulen, haben eine vorwiegend Stäbchen führende Netzhaut. Man ist daher zu der Annahme gekommen, daß die Zapfen den Hellapparat, die Stäbchen den Dunkelapparat vorstellen. Hierfür würde auch sprechen, daß die Helligkeitsverteilung im lichtschwachen Spektrum und die Bleichungswerte des Sehpurpurs (s. Abb. 159) miteinander übereinstimmen, wenn man annimmt, daß die Bleichung des Sehpurpurs für die Erregung der Stäbchen von Bedeutung ist.

Andererseits ist geltend gemacht worden, daß zahlreiche Tiere eine gute Dunkeladaptation haben, welche weder Stäbchen noch Sehpurpur besitzen, wie z. B. die Schildkröten. Man sieht aus diesen Beobachtungen, daß die Frage

kein einfaches anatomisches Problem ist; für die Funktion ist die Form ziemlich bedeutungslos.

a. Die Nachbilder und der sukzessive Kontrast.

Das Abklingen der farblosen wie farbigen Erregung wird häufig empfunden, indem die Empfindung nach dem Aufhören des Reizes noch andauert: positives Nachbild. Ein Beispiel hierfür bildet die Tatsache, daß ein leuchtender Kreis erscheint, wenn ein glühender Span schnell im Kreise gedreht wird.

Die Ursache für das Nachbild liegt in der Netzhaut; denn bei Bewegungen des Auges erleidet dasselbe entsprechende Verschiebungen. Die Nachbilder sind besonders leicht nach intensiven Lichtreizen zu beobachten, sie sind oft von beträchtlicher Dauer, nach Momentanreizen bis zu $\frac{3}{4}$ Sekunden.

Dem positiven Nachbild folgt häufig bei farblosen Eindrücken eine Empfindung, in welcher die hellen Teile des Objektes dunkel, die dunklen hell erscheinen. Häufig zeigt sich dies auch ohne vorhergehendes positives Nachbild. Man nennt die Erscheinung negatives Nachbild oder sukzessiven Kontrast, auch sukzessive Induktion.

Bei farbigen Erregungen tritt der sukzessive Kontrast in komplementär gefärbten Bildern zutage. Rote Objekte hinterlassen grünlichblaue, gelbe violette, blaue orangene Nachbilder.

Auch sehr helle weiße Eindrücke hinterlassen farbige Nachbilder, deren Farbe wechselt (farbiges Abklingen).

β. Der simultane Kontrast.

Durch die Empfindung eines Netzhautbildes wird die Umgebung des Bildes beeinflußt. So sind die Grenzen von weißen und schwarzen Feldern viel weißer und schwärzer als die Feldflächen. Dieselbe Erscheinung zeigt sich auch bei farbigen Flächen, die aneinanderstoßen. Man bezeichnet die Erscheinung als Simultankontrast.

Wenn farbige Flächen an weiße oder graue angrenzen, so erscheinen diese letzteren in der Komplementärfarbe. So sind graue Maulwurfshügel auf grüner Wiese rötlich, weiße Wolken im blauen Himmel gelblich.

Durch den Simultankontrast erklärt sich auch eine Erscheinung an farbigen Schatten. Wenn ein Objekt vom Monde und von einer Kerze beleuchtet wird, so wirft es zwei Schatten; der Mondschatten ist rötlich gelb vom Kerzenlicht, der Kerzenschatten ist aber nicht weiß wie das Mondlicht, sondern blau, indem er gegen die rötlichgelb erleuchtete Fläche in der Kontrastfarbe erscheint.

4. Farbenblindheit.

Ein Normaler vermag sämtliche Farbentöne des Spektrums aus drei einfachen Farben (s. S. 273) herzustellen. Es gibt aber auch Menschen, welche hierzu nur zweier Grundfarben benötigen, ja auch solche, die dazu nur einer Grundfarbe bedürfen. Man bezeichnet die beiden letzteren Kategorien als Farbenblinde.

Individuen mit normalem Farbensinn nennt man Trichromaten, Farbenblinde der ersten Kategorie Dichromaten, der letzteren Monochromaten. Zu den Dichromaten gehören etwa 3–4% der männlichen Individuen von Geburt an, unter weiblichen findet man sie selten.

Bei den Dichromaten unterscheidet man Protanopen, Deuteranopen und Tritanopen. Bei den Protanopen ist im Dämmerungssehen kein Unterschied gegen den Normalen bemerkbar, im Hellsehen dagegen ist das Maximum der Helligkeit im Spektrum gegen das Grün verschoben (Abb. 160).

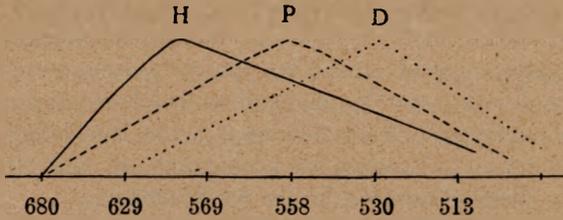


Abb. 160.

Verteilung der Helligkeit im Sonnenspektrum: H für das helladaptierte, D für das dunkeladaptierte Auge des Normalen, P für den Protanopen. Die Abszissen bedeuten Wellenlängen, die Ordinaten Helligkeitsweite.

Für den Deuteranopen und Tritanopen ist die Helligkeitsverteilung nicht wesentlich anders als für den Normalen.

Protanopen und Deuteranopen sehen im Spektrum am kurzwelligen Ende blau, am langwelligen Ende gelb. Zwischen beiden liegt eine Strecke, welche farblos erscheint, die neutrale Zone.

Für Tritanopen besteht das Spektrum aus roten und grünen Lichtern. Der blaue und gelbe Teil wird farblos gesehen.

Bei Monochromaten oder total Farbenblinden erscheinen alle Reizlichter in dem gleichen Farbenton. Die Helligkeitsverteilung im Spektrum kann nach allen drei Typen der Abb. 160 geschehen.

5. Farbenschwäche.

Außer diesen Formen der Farbenblindheit kommen noch Erscheinungen vor, welche auf geringere Empfindlichkeit für einzelne Farben hinweisen. Man bezeichnet den Zustand als anomale Trichromasie. Man unterscheidet hierbei Protanomale oder Rotschwache und Deuteroanomale oder Grünschwache. Diese Anomalien lassen sich bei der Mischung von Farben erkennen. So braucht zur Mischung von Gelb aus Rot und Grün der Normale eine bestimmte Menge Rot und Grün. Um dasselbe Gelb durch Mischung dieser beiden Farben zu erzeugen, braucht der Rotanomale mehr Rot, der Grünanomale mehr Grün als der Normale.

c. Theorie der Gesichtsempfindungen.

1. Dreifarben Theorie von Young-Helmholtz.

Von der Beobachtung ausgehend, daß jede Gesichtsempfindung durch die Mischung dreier Grundfarben erzeugt werden kann, nimmt die Theorie drei Arten photochemischer Substanzen in der Netzhaut an. Zersetzung der einen soll die Empfindung Rot, der zweiten Grün, der dritten Violett erzeugen. Dabei wird weiter angenommen, daß jedes homogene Licht (Rot, Grün, Violett) auf alle drei photochemischen Substanzen wirkt, nur soll die Rotsubstanz durch langwelliges Licht am stärksten

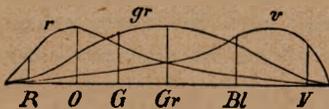


Abb. 161.

zersetzt werden, die Grüns substanz durch mittelwelliges, die Violettsubstanz durch kurzwelliges, etwa so wie es die Kurven der Abb. 161 zeigen, welche auf dem Spektrum als Abzisse konstruiert worden sind.

Dasjenige Verhältnis zwischen den Zersetzungsstärken der drei Stoffe, welches durch Sonnenlicht erzeugt wird, ist mit der Empfindung Weiß verbunden.

Durch diese Theorie wird eine Reihe von Erscheinungen erklärt. So die Abnahme der Sättigung bei Mischung zweier oder mehrerer Farben, da die gleichzeitige Zersetzung der drei Stoffe ein bestimmtes Quantum Weißerregung bedingt; ferner das Weißwerden der Farben bei intensiver Erregung, indem hierdurch alle drei Stoffe zersetzt werden. Auch die Identität der subjektiven und objektiven Farbenmischung erklärt die Theorie; denn im Effekt ist es gleich, ob ein gewisses Intensitätsverhältnis der drei Erregungen durch gleichzeitige oder alternierende Wirkung auf die drei Substanzen erzeugt wird. Der sukzessive Kontrast wird durch Ermüdung erklärt. Für den Simultankontrast fordert die Theorie psychologische Momente. Die Farbenblindheit erklärt die Theorie durch Fehlen einer bzw. zweier photochemischer Substanzen.

2. Herings Theorie der Gegenfarben¹⁾.

Die Mannigfaltigkeit der Gesichtsempfindungen wird auf sechs einfache Empfindungskomponenten zurückgeführt: Weiß, Schwarz, Urrot, Urgrün, Urgelb, Urblau. Diese können sich untereinander in wechselndem Verhältnis verbinden. So ist z. B. Grau zerlegbar in eine schwarze und weiße Komponente, Kastanienbraun in eine gelbe, rote und dunkelgraue.

Die farblosen Empfindungen bilden eine kontinuierliche Reihe vom tiefen Schwarz über alle Graustufen zum hellen Weiß. Die farbigen Empfindungen kann man auf einer in sich geschlossenen Linie (Ring) ordnen.

Wenn man vom Urrot ausgeht, so gelangt man über die rotgelben und gelbroten Töne zum Urgelb, von diesem durch die gelbgrünen und grüngelben zum Urgrün, weiter durch die grünblauen und blaugrünen zum Urblau, endlich durch die blauroten und rotblauen zum Urrot zurück. Auf dieser Farblinie erscheinen die Urfarben als Wendepunkte, die zwischen zwei Urfarben liegenden Töne als deren Zwischenfarben. Es gibt also keine Gesichtsempfindungen, welche zugleich eine rote und eine grüne, oder zugleich eine gelbe und eine blaue Komponente enthalten.

Jede farbige Empfindung hat neben ihrer einfachen oder doppelten farbigen Komponente auch eine weiße und schwarze: je weniger letztere merklich sind, desto schöner oder freier, je mehr sie hervortreten, desto weißlicher, graulicher oder schwärzlicher ist die Farbe. Von jeder möglichst freien Farbe führt eine stetige Reihe von Übergängen zu jedem Gliede der oben erwähnten Reihe der farblosen Empfindungen.

Die Gesichtsempfindungen sind bedingt durch die chemischen Prozesse, welche das Leben der Sehsubstanz, d. i. der nervösen Substanz des Auges und der zugehörigen Hirnteile, ausmachen. In derselben gehen, wie in jeder lebenden Substanz, Zersetzungs- oder Dissimilierungsprozesse und Ernährungs- oder Assimilierungsprozesse nebeneinander her. Jeder der sechs Empfindungskomponenten entspricht ein Prozeß besonderer Art: dem Weiß, Urgelb, Urrot je eine Art der Dissimilierung (D), dem Schwarz, Urblau, Urgrün je eine Art der Assimilierung (A). Was die Sehsubstanz durch den weißempfundenen

¹⁾ Die Darstellung geschieht im engsten Anschluß an *Herings* Abhandlung in *Müller-Pouillet's* Lehrbuch der Physik.

D-Prozeß verliert, gewinnt sie durch den schwarzempfundenen A-Prozeß, und ebenso steht dem gelbempfundenen D-Prozeß der blauempfundene, dem rotempfunden D-Prozeß der grünempfundene A-Prozeß gegenüber. Die dem Weiß und den vier Urfarben entsprechenden Prozesse werden durch die Ätherschwingungen geweckt bzw. gesteigert; der dem Schwarz entsprechende A-Prozeß aber wird stets ohne direkte Mitwirkung einer Lichtenergie in der Sehsubstanz erzeugt. Auch bei dauernd verdunkeltem Auge sinken die dem Weiß und Schwarz entsprechenden Prozesse nie bis auf Null und werden als das Eigen grau (sog. innerer Lichtnebel, s. S. 279) empfunden.

Das Vermögen des Lichtes, die genannten fünf D- oder A-Prozesse und die entsprechenden Empfindungen zu wecken, heißt seine optische Valenz. Die optische Valenz jedes homogenen Lichtes läßt sich in eine farbig wirkende und eine schwächere weißwirkende Komponente oder Sondervalenz zerlegt denken. Die dem Urgelb, Urgrün und Urblau entsprechenden Lichter (von beiläufig $575\mu\mu$, $495\mu\mu$ und $472\mu\mu$ Wellenlänge) haben neben ihrer weißwirkenden nur eine einfache, alle übrigen eine doppelte farbigwirkende Sondervalenz. Die genannten drei Lichter teilen als Kardinalpunkte des Spektrums dasselbe in vier Strecken. Alle Lichter, vom schwachgelblichen Endrot bis zum Urgelb haben zugleich rote und gelbe Sondervalenz; zwischen Urgelb und Urgrün haben alle Lichter gelbe und grüne, zwischen Urgrün und Urblau grüne und blaue, und vom Urblau bis zum Endviolett blaue und violette Sondervalenz. Ein dem Urrot entsprechendes homogenes Licht mit nur roter Sondervalenz gibt es nicht, vielmehr hat auch das längstwellige sichtbare Licht außer seiner roten noch eine schwache gelbe Sondervalenz.

Die weißwirkende Sondervalenz, welches jedes homogene Licht neben der ein- oder zweifachen farbigen Valenz besitzt, ist am kleinsten in den roten und gelbroten, am größten in den grünen, und wieder kleiner in den blauen und violetten Lichtern des Sonnenspektrums. Für den total Farbenblinden (Monochromaten) haben alle homogenen Lichter überhaupt nur diese weiße Valenz, weil seiner Sehsubstanz das Vermögen zur Erzeugung der den farbigen Empfindungen entsprechenden Prozesse fehlt; das ganze Spektrum erscheint ihm weiß bzw. grau und am hellsten in der für uns grünen Gegend. Für die partiell farbenblinden (rot-grünblinden) Augen (Dichromaten) entfallen aus analogem Grunde nur die roten und grünen Sondervalenzen, daher ihnen alle Lichter vom Endrot bis zum Urgrün mehr oder weniger gelb, das urgrüne Licht selbst grau oder weiß, und alle Lichter vom Urgrün bis zum Endviolett mehr oder weniger blau erscheinen. (Äußerst selten sind gelb-blaublinde Augen, für welche die dem Urgelb und Urblau entsprechenden Lichter nur weiße, die übrigen Lichter des Spektrums außer ihrer weißen nur rote oder grüne Sondervalenz haben.)

Da eine gelbe Sondervalenz entgegengesetzt auf die Sehsubstanz wirkt, als wie eine blaue, so heben zwei zusammenwirkende Lichter, deren eines gelbe, das andere blaue Sondervalenz besitzt, ihre farbige Wirkung gegenseitig mehr oder weniger bzw. bei ganz bestimmtem Mischungsverhältnisse gänzlich auf, und dasselbe gilt von den roten und grünen Sondervalenzen; die gleichzeitigen Wirkungen der weißen Sondervalenzen solcher zweier Lichter aber addieren sich. Ist, wie im weißen Tageslichte, die Summe aller gelben Sondervalenzen der einzelnen homogenen Lichter eines zusammengesetzten Lichtes

gleich der Summe aller blauen, die der roten gleich der Summe der grünen Sondervalenzen, so erscheint das Licht weiß, entsprechend der alleinübrigbleibenden Wirkung sämtlicher weißen Sondervalenzen. Mischt man zwei homogene Lichter, welche den beiden Enden des Sonnenspektrums nahe liegen, in bestimmtem Verhältnisse, so heben die gelbe Sondervalenz des gelblichroten und die blaue des violetten Lichtes ihre Wirkung gegenseitig auf, während die Wirkungen der roten und weißen Sondervalenzen beider Lichter sich addieren, und man erhält eine Empfindung vom Tone des Urrot. Jedes andere Mischungsverhältnis der beiden Lichter ergibt eine jener Zwischenfarben, welche vom Endviolett des Spektrums zu seinem etwas gelblichen Endrot zurückführen und im Spektrum selbst fehlen. Zwei homogene oder zusammengesetzte farbige Lichter, welche, in bestimmtem Verhältnis gemischt, sich gegenseitig ihre farbigen Wirkungen auf das Sehorgan unmöglich machen und deshalb weiß erscheinen, sind sog. komplementäre Lichter.

Die *Heringsche* Theorie erklärt auch den Simultankontrast durch Vorgänge im Sehorgan. Zwei benachbarte Stellen a und b im Gesichtsfelde beeinflussen sich derart, daß Vermehrung der Reizung von a die Reizbarkeit der Stelle b herabsetzt und daß umgekehrt jede Herabsetzung der Reizbarkeit von b die Reizbarkeit von a erhöht. Ist also a ein helles, b ein dunkles Feld, das an a angrenzt, so vertieft Hellerwerden von a die Dunkelheit von b und Dunklerwerden von b die Helligkeit von a.

Ist das Feld a farbig, b farblos, so erscheint b in der Komplementärfarbe.

IV. Die Wahrnehmung der Gegenstände.

1. Das uniokulare Gesichtsfeld.

Von dem Erregungszustand eines jeden Punktes der lichtempfindlichen Netzhaut hat die Seele in jedem Augenblick Kenntnis. Da alle Gesichtsempfindungen ein Lokalzeichen haben, so haftet an der Erregungsvorstellung gleichzeitig eine Ortsvorstellung. Die Ursache der Erregung wird nach außen verlegt, und zwar von jedem Punkte der Netzhaut in die Richtung des Sehstrahles oder der Richtungslinie, das ist diejenige Gerade, welche den erregten Punkt mit dem Knotenpunkt verbindet. Der Inbegriff aller Punkte im Raum, von denen die Psyche auf diese Weise mittels der Retina eines Auges benachrichtigt wird, nennt man das Gesichtsfeld dieses Auges.

Wenn jede äußere Erregung mangelt, so erscheint das Gesichtsfeld schwarz. Dieser Satz gilt jedoch nicht in aller Strenge, denn selbst im absoluten Dunkel kommen aus dem Gesichtsfeld beständig Erregungen, welche in unbestimmtem Hin- und Herfluten schwacher Lichterscheinungen bestehen. Man bezeichnet diese als den Lichtnebel oder das Eigenlicht der Netzhaut.

Wenn objektives Licht im Außenraum im Bereiche des Gesichtsfeldes wirkt, so wird die Netzhaut erregt. Dabei ist das Netzhautbild umgekehrt im Verhältnis zu dem gesehenen Gegenstand, der im Gesichtsfeld aufrecht erscheint.

Die Ausdehnung des Gesichtsfeldes mißt man nach dem Winkel, welchen die Richtungslinien der Randpunkte des Gesichtsfeldes einschließen. Es erstreckt sich weiter temporalwärts als nasalwärts. Bei geradeaus gerichtetem Blick ist der genannte Winkel in der Horizontalen 135° bis 145° . Bei nach

außen gerichtetem Blick etwas größer, weil die beschränkende Wirkung der Nase wegfällt. In der Vertikalen beträgt der Winkel $100-120^\circ$.

Der blinde Fleck wird auch beim Sehen mit einem Auge nicht wahrgenommen. Das ist natürlich, denn der Mangel optischer Erregung kann nur von lichtempfindlichen Organen empfunden werden. Diese fehlen aber am blinden Fleck, infolgedessen kann von ihm der Mangel optischer Erregung ebensowenig wahrgenommen werden, wie von irgendeinem Teile des übrigen Körpers.

Über die Feinheit der Unterscheidung im Gesichtsfeld (siehe Sehschärfe S. 266).

2. Die Irradiation.

Wie die Abb. 162 zeigt, erscheint ein schwarzes Quadrat auf weißem Grunde kleiner, als ein gleich großes weißes Quadrat auf schwarzem Grunde. Man hat

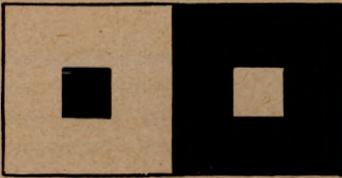


Abb. 162.

früher geglaubt, daß diese Erscheinung auf einer Ausstrahlung der weißen Erregung auf benachbarte Elemente durch nervöse Einflüsse zurückzuführen sei. Heute erklärt man das Phänomen im allgemeinen durch unscharfe Abbildung. Es ist klar, daß dann die weißen Flächen auf Kosten der schwarzen vergrößert

sein müssen, weil bei unscharfer Abbildung jeder weiße Punkt als Kreis abgebildet wird.

3. Die entoptischen Erscheinungen.

Unter entoptischen Erscheinungen versteht man Gesichtseindrücke, deren Ursache im Auge gelegen ist. Sie sind größtenteils Schattenerscheinungen.

1. *Purkinjesche Aderfigur* nennt man eine Erscheinung, welche durch den Schatten der Netzhautgefäße erzeugt wird. Sie besteht in einem, je nach den Versuchsbedingungen mehr oder weniger vergrößerten Bilde der Gefäße des Augenhintergrundes. Man erzeugt diese Erscheinung, indem man im Dunkeln ein Licht langsam vor dem Auge hin- und herbewegt, oder durch intensive Belichtung eines Sklerapunktes. Der Schatten ist selbstverständlich immer vorhanden, wenn das Auge belichtet ist. Er wird aber nicht wahrgenommen, solange er immer auf dieselben Netzhautelemente fällt. Erst wenn der Schatten durch die genannten Manipulationen bewegt wird, wird er sichtbar.

2. Die *mouches volantes* und die fixierten Augentrübungen haben ihren Grund in Schatten, welche Trübungen in den brechenden Medien des Auges bei Belichtung desselben auf die Netzhaut werfen. Sie haben meistens das Aussehen von Fasern oder Perlschnüren. Je nach ihrer Lage in flüssigen oder festen Medien des Auges sind sie beweglich oder feststehend. Sie erscheinen um so schärfer begrenzt, je näher sie der Netzhaut liegen. Wenn man im vorderen Brennpunkt des Auges eine Lichtquelle anbringt, so werden infolge des Parallelismus der gebrochenen Strahlen alle Trübungen auf die Netzhaut scharf projiziert. Man sieht dann, wie das ganze Gesichtsfeld von feinen hellen und dunklen Punkten erfüllt ist, zwischen denen die größeren Trübungen sich befinden.

3. Der Kapillarstrom der Netzhautgefäße wird wahrgenommen beim Blicken gegen den blauen Himmel. Er ist eine Erscheinung, welche an den Blutkreislauf in den Kapillaren erinnert, in bestimmten Bahnen sieht man helle und dunkle Punkte sich bewegen. Man kann die Erscheinung sich auch vorführen durch Applikation von hellem intermittierendem Lichte sowie durch Betrachten der Sonne mit einem dunkelblauen Glase. Die Erscheinung fehlt, wenn in dem einwirkenden Licht diejenigen Farben, welche das Hämoglobin absorbiert, nicht enthalten sind. Daher wird angenommen, daß die Erscheinung von der Bewegung der Blutkörper in den Netzhautkapillaren herrührt. Ein Teil der Autoren hält sie für eine Absorptionsercheinung infolge des Hämoglobingehaltes der Blutkörper, ein anderer Teil für eine Reizercheinung. Sie bedarf der Aufklärung.

4. Die *Haidingerschen* Büschel bestehen in einem gelben Doppelbüschel, welches man auf blauem oder weißem Grunde durch ein *Nicolsches* Prisma wahrnehmen kann. Bei Drehung des Nicols dreht sich das Büschel mit. Seine Achse liegt in der Polarisationssebene des Nicols. Die Ursache für die Erscheinung soll in der strahlenförmig um die Fovea angeordneten Lage der schrägliegenden Radialfasern im gelben Fleck liegen, welche doppelt brechend sind.

V. Augenbewegungen.

Die Bewegungen des Auges werden mittels der Augenmuskeln erzeugt. Der Bulbus liegt im Fettpolster der Orbita wie der kugelige Kopf eines Gelenkes in der Gelenkpfanne. Er hat daher drei Grade von Bewegungsfreiheit (s. S. 60ff.).

Die Bewegungen erfolgen beim Augapfel durch Drehung um Achsen, welche sich in einem Punkte schneiden, welcher daher seinen Ort nicht ändert. Er wird der Drehpunkt des Auges genannt und liegt in der Mitte des Auges, etwa 13,5 mm hinter dem Scheitel der Hornhaut.

Man beschreibt die Wirkung der drei Augenmuskelpaare, indem man durch den Drehpunkt drei zueinander senkrechte Koordinatenachsen legt. Die eine ist die Gesichtslinie, die beiden anderen als Querachse und Höhenachse bezeichneten stehen im Drehpunkt senkrecht zur Gesichtslinie.

Wenn man von geringen Abweichungen absieht, kann man sagen, daß die drei Muskelpaare Antagonisten enthalten. Die Drehachsen liegen für Rectus externus und internus in der Höhenachse, — sie bewegen also die Hornhaut nach innen und außen, — für Rectus superior und inferior im Horizontalschnitt des Auges von der Querachse nach vorn innen um 20° abweichend, — sie bewegen also die Hornhaut nach oben und unten innen; — für die Obliqui im Horizontalschnitt von der Querachse nach vorn außen um 60° abweichend, — sie bewegen die Hornhaut nach außen unten (superior) und außen oben (inferior). Den Weg, welchen der Hornhautscheitel unter dem Antriebe der

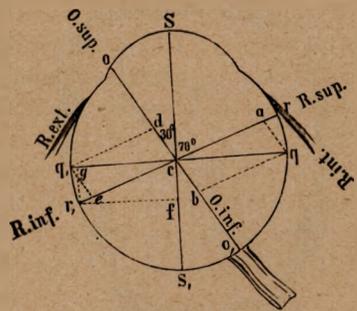


Abb. 163.

einzelnen Muskeln beschreibt, illustriert Abb. 164. S ist darin der Hornhautscheitel, die Längen der Bahnen entsprechen einer Drehung von 50° .

Da diese Bewegungen nur schematisch sind, in Wirklichkeit aber zahlreiche Abweichungen vorkommen, folgt daraus, daß für nahezu alle Augenbewegungen mehrere Muskeln gleichzeitig wirken müssen.

Die Zahl der Bewegungen jedes Auges, welche es mit Hilfe seines Muskelapparates ausführen kann, ist unendlich groß. Sie könnten bestehen in Hebungen und Senkungen, Seitenwendungen nach innen und außen, Rollungen um die Gesichtslinie und in Kombination aller dieser Bewegungen. Wir werden sehen, daß von diesen zahlreichen Bewegungsarten nur gewisse Formen wirklich geschehen.

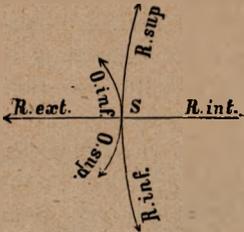


Abb. 164.

Den Bereich, welchen eine Gesichtslinie durchschweifen kann, bezeichnet man als monokulares Blickfeld, entsprechend bedeutet der Bereich, der bei Bewegung beider Augen durch beide Blicklinien umfaßt werden kann, das binokulare Blickfeld.

Die Abb. 165 gibt das binokulare Blickfeld wieder. Darin ist *m* der Fixationspunkt auf einer unendlich entfernten vertikalen Ebene. Die beiden Blicklinien haben beim Blicken ein gemeinsames Feld, das mit *l* bezeichnete ist lediglich für die Blicklinie des linken, das mit *r* bezeichnete für die des rechten Auges zugänglich. Das eigentliche binokulare Blickfeld ist aber durch das Feld repräsentiert, dessen Umrandung die Buchstaben *aa* trägt; denn nur auf diesem Bereiche können beide Blicklinien in jedem Punkte sich schneiden, d. h. gleichzeitig auf jeden Punkt gerichtet werden.

Zum Verständnis der Bewegungsgesetze des Auges ist folgende Nomenklatur voranzuschicken. Visierebene heißt die Ebene, in welcher die Gesichtslinien beider Augen liegen. Unter Primärlage der Gesichtslinien versteht man parallele Lage der Gesichtslinien in horizontaler Visierebene (s. Anm. S. 283). Alle anderen Lagen heißen Sekundärlagen. Horizontaler Netzhautmeridian ist derjenige, welcher bei Primärlage in die Visierebene fällt; vertikaler der zu ihm senkrechte.

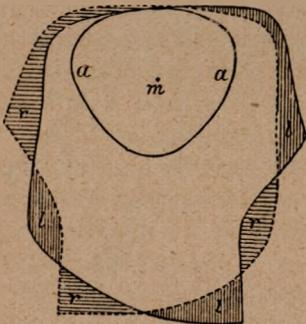


Abb. 165.

Diese beiden Meridiane hat man sich im Auge festgelegt zu denken, so daß sie sich mit dem Auge bewegen. Die Stellung des Auges ist völlig definiert, wenn man kennt: 1. die Lage der Gesichtslinie bezogen auf das Koordinatensystem der Primärlage; 2. die Lage des horizontalen (und vertikalen) Meridians bezogen auf die Visierebene.

Die Abb. 165 zeigt das Feld, welches die Gesichtslinie durchschweifen kann. Bestimmen wir, daß sie das Feld im Punkte *m* schneide, so kann die Stellung des Bulbus dieser Bedingung auf unendlich viele Weisen genügen; denn die Bedingung wird vollkommen erfüllt, wenn der Augapfel sich wie ein Rad um die Gesichtslinie als Achse rollt. Dabei kann er unendlich viele Stellungen, entsprechend der Möglichkeit einer Rollung durch 360 Grade hindurch, annehmen.

Welche Schwierigkeiten sich für die Wahrnehmung der Objekte ergeben würden, wenn diese Rollung des Bulbus wirklich vorkäme, ist leicht einzusehen. Es seien (Abb. 166) vv' der vertikale und hh' der horizontale Meridian des Auges, k das Netzhautbild eines Kreuzes. Dieses Kreuz erscheine in der Wahrnehmung mit vertikalem und horizontalem Schenkel. Wenn sich nun der Bulbus dreht, so daß der vertikale und der horizontale Meridian in eine andere Lage z. B. die punktiert gezeichnete kommen, so werden die Schenkel des Kreuzes nunmehr nicht mehr im vertikalen und horizontalen Meridian abgebildet, sondern in anderen. Wenn es in der Wahrnehmung aber trotzdem als Kreuz mit vertikalem und horizontalem Schenkel gesehen werden soll, so kann dies nur der Fall sein, wenn die Lokalzeichen nicht in der Netzhaut, sondern im Bewegungsapparat des Auges begründet sind. Um die Richtung der beiden Schenkel zu erkennen, müßte man daher sowohl die Stellung der Gesichtslinie zum Kopf als auch die Orientierung der Netzhautmeridiane zum Kopfe kennen. In Wirklichkeit sind die Lokalzeichen aber an die Netzhaut geknüpft. Hieraus folgt also, daß die im vorstehenden angenommene Rollung nicht ausgeführt wird.

In der Tat ist gezeigt worden, daß bei gleicher Lage der Blicklinien auch die Netzhautlage die gleiche ist, d. h. also, daß für jede Richtung der Gesichtslinie die Stellung des vertikalen Meridians ein für allemal gegeben ist (Gesetz der konstanten Orientierung von *Donders*).

Die Bewegungen des Auges geschehen also, ohne daß beliebige Rollungen um die Gesichtslinie vorkommen. Dies wird dadurch erreicht, daß die Bewegungen um Achsen erfolgen, welche sämtlich in einer Ebene liegen, die den Drehpunkt einschließt und senkrecht zur Gesichtslinie in Primärlage steht. Die jeweilige Drehungsachse steht im Drehpunkte senkrecht zu der Ebene welche die Gesichtslinie bei der Bewegung beschreibt (Gesetz der Augenbewegungen von *Listing*).

Bei reinen Erhebungen und Seitenwendungen des Auges von der Primärlage aus bleibt der horizontale Meridian in der Visierebene und der vertikale senkrecht zu dieser. Bei gleichzeitiger Erhebung und Seitenwendung trifft das nicht mehr zu, der horizontale Meridian bildet mit der Visierebene einen Winkel, den „Raddrehungswinkel“¹⁾.

Der Betrag desselben läßt sich leicht errechnen. Ist β der Erhebungswinkel, α der Seitenwendungswinkel, so findet man den Raddrehungswinkel aus der Gleichung

$$-\operatorname{tg} \frac{\gamma}{2} = \operatorname{tg} \frac{\alpha}{2} \operatorname{tg} \frac{\beta}{2}.$$

Die Augenbewegungen dienen der Orientierung im Raume. Durch das *Listingsche* Gesetz wird erreicht, daß das Auge bei jeder Stellung eine und

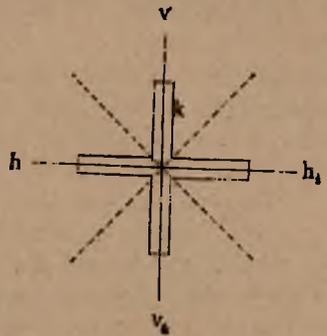


Abb. 166.

¹⁾ Die Primärlage ist also die Augenstellung, aus welcher Erhebung und Seitenwendung ohne Raddrehung erfolgen.

dieselbe Orientierung zu seinem Gesichtsfelde behält, das bewegte Auge kann daher wie ein ruhendes mit erweitertem Gesichtskreise und erweiterter Wahrnehmungsfähigkeit angesehen werden. Man kann mathematisch beweisen, daß dieser Zweck durch kein anderes Gesetz einfacher erreicht werden kann als durch das *Listingsche*. Durch diese Art der Bewegungen ist daher die Orientierung auf die einfachste Weise ermöglicht (Prinzip der leichtesten Orientierung von *Meißner* und *Helmholtz*).

Motorische Korrespondenz beider Augen.

Beim Gebrauche der Augen liegen die beiden Blicklinien stets in einer Ebene, der Visierebene, und schneiden sich in einem Punkte, dem Fixationspunkte, d. h. sie konvergieren oder sind parallel. Die beiden Augen sind also wie ein einziger Apparat.

Abweichungen von diesem Verhalten nennt man Schielen. Hierbei visiert ein Auge am Fixationspunkte vorbei. Unter diesen Umständen erscheint das fixierte Objekt doppelt.

Die motorische Korrespondenz der beiden Augen geschieht also im Interesse des binokularen Einfachsehens, sie ist angeboren; denn bereits der Neugeborene fixiert binokulär. Zur Erklärung wird angenommen (*Hering*), daß das Doppelauge zwei Bewegungstendenzen hat, 1. gleiche Erhebung und gleiche und gleichsinnige Seitenwendung, 2. gleiche Einwärts- und Auswärtsdrehung.

Über die zentrale Innervation des Augenmuskelapparates s. S. 189, 199.

Zum Schluß sei bemerkt, daß die oben entwickelten Gesetzmäßigkeiten der Augenbewegungen den Rahmen darstellen, in welchem die wirklichen Augenbewegungen sich abspielen. Im Interesse des Sehens finden vielfache Abweichungen von der strengen Gesetzmäßigkeit statt.

VI. Binokulares Sehen.

Auch in sensorischer Beziehung wirken beide Augen wie ein einziges zusammen. Hierdurch wird erreicht, daß das binokulare Gesichtsfeld völlig lückenlos ist, da der blinde Fleck jedes Auges einer sehenden Stelle des anderen entspricht. Außerdem ermöglicht die Abbildung räumlich ausgedehnter Objekte in jedem von beiden Augen infolge der Verschiedenheit der beiden Netzhautbilder eine unmittelbare Wahrnehmung der Raumdimensionen.

1. Sensorische Korrespondenz der Netzhäute.

Aus der Tatsache, daß wir die beiden Netzhautbilder beim Sehen mit beiden Augen einfach sehen, folgt unmittelbar, daß es auf den beiden Netzhäuten eine Reihe von Punkten geben muß, welche bei gleichzeitiger Erregung eine einzige Empfindung auslösen. Netzhautpunkte, welche diese Eigenschaft haben, nennt man zugeordnete, korrespondierende oder identische Netzhautpunkte. Nichtidentische Punkte heißen disparat.

Die Erregung zweier identischer Netzhautpunkte hat eine Empfindung zur Folge, welche in dem gemeinsamen Gesichtsfelde beider Augen an einen und denselben Ort lokalisiert wird.

Werden zwei identische Punkte durch Reize verschiedener Qualität erregt, so ist der Effekt entweder ein Alternieren der zugehörigen Empfindungen,

indem abwechselnd die eine und die andere zum Bewußtsein kommt, sogenannter Wettstreit der Gesichtsfelder, oder die Empfindungen verschmelzen zu einer Mischempfindung. So kann man beispielsweise Farben und Helligkeiten binokular mischen, ja von einem Auge auf das andere simultanen und sukzessiven Kontrast erzeugen. Indessen gelangen diese Versuche der binokularen Verschmelzung nicht allen Beobachtern.

Welche anatomischen Grundlagen die Identität ermöglichen könnten, ist unbekannt. Bemerkenswert ist, daß das Identitätsgesetz nicht in aller Strenge gilt, so können Schielende eine neue Identität erwerben.

2. Lage der identischen Punkte.

Die Lage der identischen Punkte auf den beiden Netzhäuten ist vielfach experimentell bestimmt worden. Es sei in Abb. 167 C ein Punkt, welcher bei Fixation mit beiden Augen L und R einfach gesehen werde. Sein Bild liegt in den beiden Netzhautmitten cc , die also identisch sind. Ist ABC ein Objekt, welches bei Fixation von C als Ganzes einfach gesehen wird, so müssen auch A und B sich auf korrespondierenden Netzhautpunkten abbilden, mithin auch aa und bb identische Punkte sein. Derartige Beobachtungen haben gezeigt, daß die Zentren beider Netzhäute identisch sind. Die übrigen korrespondierenden Punkte liegen in beiden rechten und in beiden linken Netzhauthälften, auch die beiden oberen und die beiden unteren sind identisch. In der Abb. 168, welche die rechte und linke Netzhaut darstellen, sind also die Mitten und die gleich-bezeichneten Quadranten der Netzhäute identisch. Die Meridiane hh und vv , welche die identischen Quadranten trennen, heißen Trennungslinien. Es hat sich gezeigt, daß beim Zusammenfallen der horizontalen Trennungslinien — man denke sich die beiden Netzhäute aufeinander gelegt — die vertikalen sich meist nicht decken, sondern nach unten konvergieren; der Konvergenzwinkel schwankt zwischen 0° und 3° auch bei demselben Individuum.

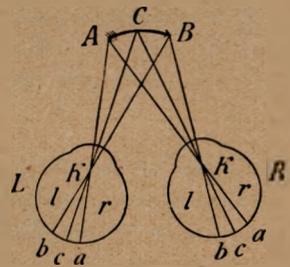


Abb. 167.

Lage der identischen Netzhautpunkte.
(Nach Hermann.)

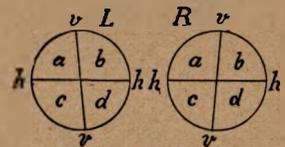


Abb. 168.

3. Horopter.

Nimmt man an, daß die Punkte, welche sich beim Aufeinanderlegen der Netzhäute decken, identische Punkte seien, so kann man für jede beliebige Augenstellung leicht feststellen, welche Punkte im Gesichtsfelde identische Netzhautpunkte erregen. Es sind offenbar nur diejenigen Punkte im Gesichtsfelde, deren Sehstrahlen die beiden Netzhäute in identischen Punkten schneiden. Die Summe dieser Punkte im binokularen Gesichtsfelde nennt man den Horopter. Er ist für die verschiedenen Augenstellungen verschieden. Für die meisten besteht er aus einzelnen Linien und Punkten im Raume. Trotzdem kommen uns die Doppelbilder, in denen die meisten Objekte im

Gesichtsfelde demnach erscheinen müssen, nicht zum Bewußtsein. Das hat seinen Grund darin, daß die Aufmerksamkeit auf die zentral abgebildeten Objekte gerichtet ist, welche auf identischen Punkten abgebildet werden, und auch darin, daß die binokular einfach gesehenen Dinge heller wirken. Der

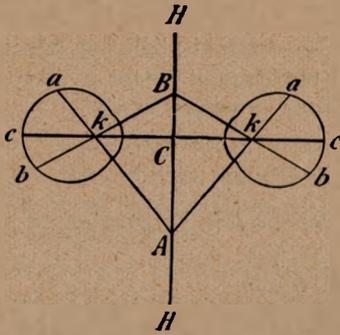


Abb. 169.

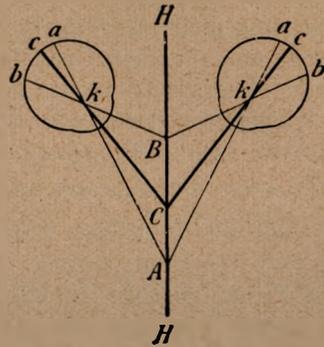


Abb. 170.

(Nach Hermann.)

Horofter ist bei Primärstellung der Gesichtslinien eine der Visierebene parallele Ebene, welche durch die Schnittlinien der Ebene der vertikalen Trennungslinien (vv der Abb. 168) geht. Sie fällt mit der Ebene des Fußbodens zusammen, so daß also beim Gehen die Straße deutlich gesehen wird für den Fall, daß der Blick in die Ferne schweift.

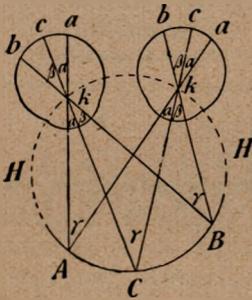


Abb. 171.

(Nach Hermann.)

Bei symmetrischen Konvergenzen der Blicklinien (Abb. 169) schneiden sich die Ebenen der vertikalen Trennungslinien in einer Geraden HH, welche durch den Fixationspunkt geht. Sie steht wegen der Konvergenz der vertikalen Trennungslinien nicht senkrecht zur Visierebene cCc, wie es Abb. 169 zeigt, sondern schief, wie in Abb. 170 ausgeführt.

Für die horizontalen Trennungslinien ist der Horopter nur dann eine horizontale Linie, wenn die Visierebene Primärlage hat, d. h. wenn die Konvergenz ohne Raddrehung erfolgt. Wie Abb. 171 zeigt, ist der Horopter eine Kreislinie. Erfolgt bei symmetrischer Konvergenz eine Raddrehung der Augen,

so schneiden sich identische Richtungslinien, die von Punkten der horizontalen Trennungslinien ausgehen, nicht.

Bei unsymmetrischen Konvergenzen ist der fixierte Punkt der Horopter; denn hier schneiden sich auch die Richtungslinien, die von Punkten der vertikalen Trennungslinien ausgehen, nicht mehr.

4. Binokulare Projektion.

Beide Augen sehen Objekte, welche sich auf identischen Punkten abbilden, in derselben Richtung. Das erscheint merkwürdig. Es sei (Abb. 172) L das Linke, R das rechte Auge, F das von beiden fixierte Objekt. Dieses wird vom linken Auge in der Richtung Ll vom rechten in Rr gesehen, also in verschiedenen

Richtungen. Lokalisiert wird es beim binokularen Sehen nach seiner wirklichen Lage in der Medianebene des Körpers. Dasselbe geschieht auch mit anderen Objekten der Medianebene. In analoger Weise wird das Objekt G auf die linke Seite lokalisiert.

Die Beobachtungen werden veranschaulicht, wenn man sich die beiden Augen wirkend denkt wie eines, das in der Medianebene des Körpers liegt: Zyklopenauge von *Hering*. Man ersetzt dann die beiden Sehrichtungslinien Rr und Ll durch eine ZZ und in analoger Weise die im Punkte G sich schneidenden Sehrichtungslinien. Die Richtung, in welcher die Objekte lokalisiert werden, ist also die Sehrichtungslinie des Zyklopenauges.

Objekte, welche sich auf disparaten Netzhautpunkten abbilden, erscheinen doppelt. Besonders deutlich tritt dies bei Schielenden hervor, bei denen die Blicklinie eines Auges an dem Objekt vorbei visiert. Man kann sich aber jederzeit leicht davon überzeugen, daß auf nicht identische Punkte fallende Bilder doppelt erscheinen, indem man in der Medianebene des Kopfes vor den

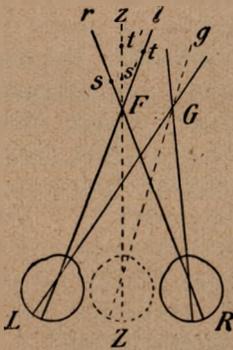


Abb. 172.

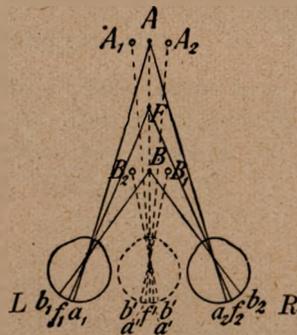


Abb. 173.

Augen in Sehweite zwei Bleistifte hintereinander hält. Bei Fixation des einen erscheint der zweite doppelt. Ist der fixierte Bleistift näher, so verschwindet von den Doppelbildern des fernerer beim Schließen eines Auges das ungleichseitige Doppelbild, also bei Schluß des linken das rechte. Ist der fixierte Bleistift ferner, so verschwindet beim Schließen des linken Auges das linke Doppelbild und umgekehrt. Auch durch Vorsetzen eines farbigen Glases vor ein Auge kann man Analoges feststellen. Man nennt Doppelbilder der ersten Art gleichseitige, der zweiten Art gekreuzte.

Verständlich wird das Gesagte, wenn man die Abbildungsverhältnisse im Zyklopenauge betrachtet. Es seien L und R linkes und rechtes Auge, F der fixierte Gegenstand. Er bilde sich in den beiden Augen L und R in f_1 und f_2 ab, ebenso das fernere Objekt A und das nähere B in a_1, a_2 und b_1, b_2 . Die Abbildungen von A liegen also in den nasalen, die von B in den temporalen Netzhauthälften. Entsprechend sind sie im Zyklopenauge zu lokalisieren. Die Abbildung erläutert die Verhältnisse.

5. Wahrnehmung der Tiefendimension.

Die beiden Netzhautbilder von einem räumlichen Objekte können nicht gleich sein, weil jedes Auge den Gegenstand in anderer Perspektive sieht. Dies

erläutert Abb. 174. Es sei $cabd$ der Durchschnitt durch ein Gefäß mit kreisförmigem Boden und Deckel, L und R die beiden Augen. Es bilden sich die genannten Punkte wie gezeichnet ab. Werden diesen Abbildungen entsprechend Boden und Rand des Gefäßes gezeichnet, so sind die Bilder wie in Abb. 175 für das linke Auge wie L, für das rechte wie R. Wenn man also

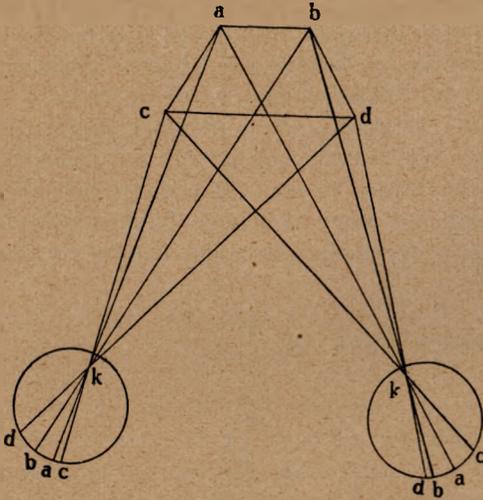
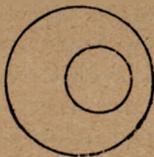


Abb. 174.

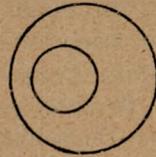
korrespondierende Teile der Bilder aufeinanderlegt, z. B. die Kreise, welche dem Rande entsprechen, so fallen die Bilder entfernterer Teile des Objektes in der Horizontalen um so weiter auseinander, je ferner sie sind. Man bezeichnet diese Verschiebung als stereoskopische Parallaxe oder als Querdissipation. Sie ist natürlich um so größer, je weiter beide Augen voneinander abstehen. Der Abstand der Drehpunkte beider Augen beträgt zwischen 60 und 70 mm. Man kann ihn durch optische Instrumente künstlich vergrößern (Telestereoskop, Relieffernrohr) und dadurch ferne Objekte körperlich sehen,

welche bei unbewaffneten Augen flächenhaft erscheinen, weil infolge des geringen Augenabstandes ihre Netzhautbilder identisch sind.

Der beste Beweis dafür, daß das räumliche Sehen auf der Querdissipation beruht, wird dadurch erbracht, daß zwei flächenhafte Bilder einen körper-



L



R

Abb. 175.

lichen Eindruck hervorrufen, wenn sie vom Standpunkte des linken und rechten Auges aufgenommen worden sind und bei der Betrachtung jedes Bild nur von dem zugehörigen Auge gesehen wird (Stereoskopie).

Werden die Bilder vertauscht, so wird auch der Tiefeneindruck verkehrt, Hohlkörper erscheinen massiv und umgekehrt (Pseudoskopie).

VII. Lichtempfindungen infolge nichtoptischer Reize.

Man kann sowohl durch mechanische als auch durch elektrische Reize Lichtempfindungen erzeugen.

Nicht einig sind die Angaben der Forscher darüber, ob Durchschneidung des Sehnerven eine Lichtempfindung macht, die einen bestreiten es, die anderen behaupten es ebenso bestimmt. Druck auf den Bulbus erzeugt diametral gegenüber dem Druckorte eine meist ringförmige Druckfigur mit dunklem Zentrum und heller Peripherie. Auch plötzliche Änderungen des Gefäßkalibers, besonders der Augenvenen soll Lichterscheinungen erzeugen können. So wird eine beim Niesen oder Husten in die Gegend des Durchtrittes der Wirbelvenen lokalisierte Lichterscheinung erklärt.

Bei plötzlicher Akkommodation im Dunkeln erscheint am Rande des Gesichtsfeldes ein leuchtender Ring: Akkommodationsphosphen.

Welche Teile des nervösen Apparates bei den beschriebenen Insulten gereizt werden, läßt sich nicht sicher sagen. Die Empfindungen werden in der Richtungslinie des gereizten Ortes nach außen projiziert.

Auch durch elektrische Reize kann man Lichtempfindungen mannigfachster Art erzeugen.

VIII. Subjektive Erscheinungen.

Gesichtswahrnehmungen ohne objektive Ursache nennt man Halluzinationen oder Phantasmen. Sie erscheinen im Traume, in Krankheiten oder durch willkürliche Vorstellung. Ihre Ursache liegt nicht in der Netzhaut; denn sie bewegen sich bei Bewegungen des Bulbus nicht mit.

IX. Augenmaß.

1. Schätzung der Größe und Entfernung.

Die Schätzung der Größe eines Objektes hängt nicht ausschließlich von der Größe seines Netzhautbildes ab; vielmehr spielen Erfahrung, Akkommodations- und Konvergenzgrad eine Rolle dabei. Einen sehr wesentlichen Einfluß hat die Erfahrung. So erscheinen uns Gegenstände unseres täglichen Gebrauches, ebenso Personen, in den verschiedensten Entfernungen gleichgroß.

Auch die Stellung der Gesichtslinien ist von großer Bedeutung. Das zeigt sich in dem sogenannten Tapetenphänomen. Wenn man auf eine gemusterte Fläche, z. B. eine Tapete oder das Geflecht eines Stuhles die Augen so richtet, daß die Gesichtslinien sich hinter dem Muster schneiden, so erscheint das Muster ferner, die Maschen größer als bei Konvergenz auf die Fläche desselben. Wird ein Punkt vor dem Muster fixiert, so erscheint es näher, die Maschen kleiner. Ebenso erscheinen Nachbilder von leuchtenden Objekten, z. B. von der Sonne um so kleiner, je näher die Wand ist, auf welche sie projiziert werden. Die Objekte erscheinen im allgemeinen um so kleiner, je größer die Konvergenz der Gesichtslinien ist.

Die Akkommodationsanstrengung ist ebenfalls von Bedeutung. So erscheinen auf einer rot und blau gemusterten Fläche die roten Felder näher, weil auf sie stärker akkommodiert werden muß. Bei beginnender Atropinisierung erscheinen bekannte Objekte kleiner, weil zu ihrer Wahrnehmung ein stärkerer Akkommodationsimpuls aufgebracht wird. Sie erscheinen aber zugleich ferner,

weil in der Erfahrung ihnen eine gewisse Größe zukommt, deren Abnahme eine größere Entfernung vortäuscht.

Eine zuverlässige Schätzung der Entfernung und der Größe ist daher auch bei binokulärem Sehen nicht unmittelbar möglich. Sie kann aber durch Übung sehr vervollkommenet werden.

2. Schätzung der Dimensionen und Winkel in der Ebene.

Sehr vielen Täuschungen unterliegt auch die Schätzung der Größe von Objekten, welche in einer Ebene liegen, die senkrecht zur Gesichtslinie des

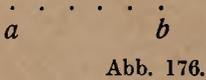


Abb. 176.

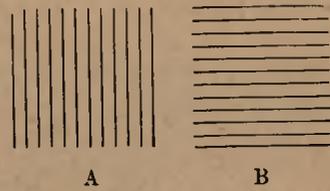


Abb. 177.

Zyklopenauges steht. Es scheint, daß hier die Anstrengung, welche die Augenbewegung bei dem Abtasten des Objektes mit dem Blick erfordert, von großem Einfluß ist. So erklärt sich vielleicht die Erscheinung (Abb. 176), daß eine

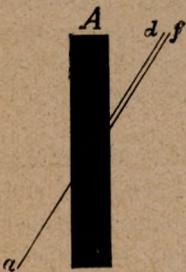


Abb. 178.

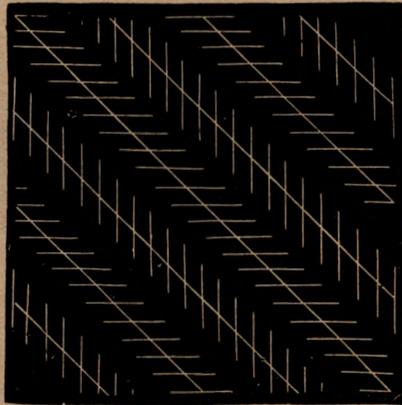


Abb. 179.

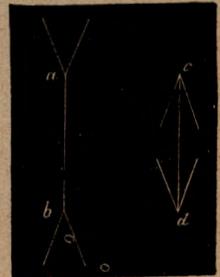


Abb. 180.

mit Punkten erfüllte Strecke länger erscheint als eine gleichlange leere. Der Blick hat bei der punktierten Strecke mehr Hemmungen. Auf demselben Prinzip beruht auch die Täuschung Abb. 177. A scheint in den Vertikalen kürzer, in der Horizontalen länger als B.

Vielumstritten ist die Erscheinung, daß Gestirne am Horizont größer als im Zenith erscheinen und daß das Himmelsgewölbe nicht kugelig, sondern uhrglasförmig erscheint, ohne daß der Grund für diese Erscheinung festgestellt wäre. Daß vielfach psychologische Momente bei den Gesichtswahrnehmungen

eine Rolle spielen, zeigt auch die Erfahrung, daß stumpfe Winkel zu klein, spitze zu groß erscheinen. Hierauf läßt sich die Täuschung der Abb. 178 zurückführen, in der als Fortsetzung der Linie a die Linie f erscheint, während die Linie d es wirklich ist.

Weitere Täuschungen sind in Abb. 179 und Abb. 180 dargestellt. Die durchstrichenen Parallelen der Abb. 179 scheinen konvergent, die Länge ab der Abb. 180 erscheint länger als cd, obwohl beide gleich lang sind.

Bei nacheinanderfolgender Vergleichung zweier Linien, die in gleicher Weise dem Auge geboten werden, ist die Schätzung mit einem Fehler von 1% behaftet. Das *Webersche* Gesetz hat also auch hier Gültigkeit.

X. Ernährung und Zirkulation des Auges.

Die Ernährung der blutgefäßhaltigen Teile des Bulbus geschieht durch das Blutgefäßsystem. Das Netzhautgewebe wird durch zwei Quellen ernährt, die voneinander unabhängig sind. Das Sehepithel wird durch die Aderhautgefäße versorgt, während die inneren Schichten der Netzhaut von den Netzhautgefäßen ihre Nahrung beziehen. Schädigung eines jeden der beiden Gefäßsysteme hat Erblindung des geschädigten Netzhautteiles zur Folge.

Der Stoffwechsel der gefäßlosen Teile des Bulbus der Hornhaut und der Linse, sowie des Glaskörpers, kann nur gering sein. Unsere Kenntnisse darüber sind gleich null. Bekannt ist, daß das Endothel der Hornhaut nur bei Gegenwart von Sauerstoff seine Durchsichtigkeit bewahrt. Für die Durchsichtigkeit der Linse ist die Integrität ihrer Kapsel, für die Durchsichtigkeit der Hornhaut die Integrität ihres Epithels eine unerläßliche Bedingung. Verletzungen dieser Gebilde haben Trübungen in beiden Organen zur Folge.

Der Glaskörper und der Humor aqueus, welche Linse und Hinterfläche der Hornhaut bespülen, müssen Stoffaufnahme und -abgabe der Linse vermitteln. Der Humor aqueus dient vielleicht auch der Stoffabgabe und -aufnahme der Hornhaut. Ob die genannten Augenflüssigkeiten eine Erneuerung im Auge infolge Abflusses und Zuflusses unterliegen, ist zurzeit umstritten.

Im Inneren des Auges herrscht ein Druck von 20—30 mm Quecksilber. Er hängt vor allem von dem Füllungszustand der Blutgefäße ab, deren pulsatorische Schwankungen entsprechende Schwankungen des Augendruckes erzeugen.

XI. Schutzapparate des Auges.

Die wichtigsten Schutzvorrichtungen des Auges sind die Lider und der Tränenapparat.

1. Lider.

Die Lider können durch ihren Schluß den Bulbus nach außen gegen Licht, Berührung und Eintrocknen abschließen. Dauernd geschieht dies während des Schlafes. Außerdem wird die freie Fläche des Augapfels durch den häufigen Lidschlag gleichsam abgewischt und Fremdkörper auf diese Weise entfernt.

Der Lidschluß erfolgt reflektorisch. Die wirksamen Reize sind: Belichtung des Auges, Abkühlung und Eintrocknung der freien Bulbusfläche. Ausschaltung dieser drei Reize läßt den Lidschlag erlöschen. Unter normalen

Verhältnissen wirken im wachen Zustande diese Reize andauernd, so daß in kurzen Zeitabständen Lidschlag um Lidschlag erfolgt.

Das Zentrum für den Blinzelreflex bei Berührung des Bulbus oder der Lider liegt im Kopfmak, es reicht nach hinten bis zur Mitte der Alae cinereae und nach vorn bis zum proximalen Rande der Brücke. Die afferente Bahn ist der Trigemini, die efferente der Fazialis. Bei Tieren mit gemeinschaftlichem Gesichtsfeld ist der Reflex bilateral, bei Fröschen, Vögeln, Kaninchen wird nur das Auge der gereizten Seite geschlossen.

Für den bei Wirkung blendenden Lichtes erfolgenden reflektorischen Lidschluß (Blendungsreflex) ist die Lage des Zentrums unbekannt. Die afferente Bahn verläuft im Optikus, nicht im Trigemini. Nach Resektion des Trigemini bleibt der Reflex bestehen, während Sehnervendurchschneidung ihn aufhebt. Die efferente Bahn liegt im Fazialis.

Plötzliche Annäherung eines Gegenstandes an das Auge erzeugt ebenfalls reflektorischen Lidschluß (Bedrohungsreflex). Bei dieser Reaktion wirkt die Großhirnrinde mit.

Der Lidschluß wird durch den Musculus orbicularis bewirkt, die Öffnung am Oberlid durch den Levator palp. sup. Das untere Lid soll, der Schwere nachgebend, sinken.

Die glatten Muskeln des Lides stehen unter der Herrschaft des Sympathikus. Reizung desselben vermehrt den Tonus, Durchschneidung hebt ihn auf (siehe S. 212).

Der Lidschlag dauert 0,3—0,4 Sek. Hiervon entfallen auf den Schluß 0,09, auf die Öffnung 0,14—0,18 Sekunden. Den Rest der Zeit sind die Lider geschlossen. Die Reflexzeit beträgt bei Trigeminireizung 0,04, bei Optikusreizung 0,06—0,13 Sekunden. Jeder Reiz hinterläßt eine refraktäre Phase. Beim Heben und Senken des Blickes machen beide Lider der Bulbusbewegung gleichsinnige Bewegungen.

Beim Lidschluß bewegt sich der Bulbus erst nach oben innen, dann nach oben außen und verharrt in dieser Lage: *Bellsches* Phänomen. Dieselbe Stellung hat der Bulbus bei Lähmung aller seiner Muskeln durch Narkose oder im Tode. Das *Bellsche* Phänomen ist also vermutlich durch eine Entspannung sämtlicher Muskeln bedingt. Die Zweckmäßigkeit dieser Einrichtung liegt auf der Hand.

2. Tränenapparat.

Der Tränenapparat dient zur Feuchthaltung der freien Bulbusfläche, ohne welche die Durchsichtigkeit der Hornhaut verloren gehen würde. Die Anfeuchtung geschieht durch den Lidschlag, welcher die Feuchtigkeit des Konjunktivalsackes über den Bulbus verteilt. Die Tränenabsonderung ist ein Reflexakt. Sie tritt ein auf Erregungen des Optikus und des Trigemini. Letzterer kann durch Luftströmungen gegen die freie Bulbusfläche, durch chemische Alterationen derselben und durch mechanische, wie Berührung mit Fremdkörpern, gereizt werden. Auch Reizung des Trigemini in der Nase erzeugt Tränenabsonderung, z. B. beim Niesen. Tränen können auch auf zentrale Impulse hin fließen, wie beim Weinen und Gähnen.

Unter normalen Bedingungen scheint die Tränenabsonderung nur in dem Maße zu erfolgen, wie es die Befeuchtung der Bulbusoberfläche bei der hier

stattfindenden steten Verdunstung erfordert. Die Salze der Tränen werden dabei vermutlich durch die Gewebe des Bulbus resorbiert. Bei vermehrter Tränenabsonderung fließen die Tränen durch die Tränenröhrchen in den Tränensack und von hier durch den Tränennasengang in die Nase. Man nimmt an, daß beim Lidschlag der Tränensack durch die Kontraktion der Pars palpebralis musculi orbicularis erweitert wird und auf diese Weise die Tränen aus dem Tränensee in den Tränensack angesaugt werden. Von hier gelangen sie bei Öffnung der Lider durch Kompression des Sackes mittels der Pars lacrimalis in den Tränennasengang. Diese Anschauung von der Mechanik der Tränenableitung ist jedoch nicht ohne Widerspruch geblieben. Über die Innervation des Tränenapparates siehe S. 164.

IX. Kapitel.

Tierische Wärme.¹⁾

I. Temperatur des Körpers.

Die im vorstehenden geschilderten Energieleistungen der lebenden Organismen sind mit Wärmebildung verknüpft, daher ist die Temperatur der Lebewesen im allgemeinen höher als die Umgebungstemperatur. Von den Wirbeltieren haben die Säugetiere und Vögel eine ziemlich konstante Körpertemperatur, alle übrigen Tiere sind in ihrer Temperatur von der Temperatur des Milieus abhängig, in welchem sie leben. Man unterscheidet daher gleichmäßig temperierte, homoiotherme Tiere oder Warmblüter, und wechselwarme, poikilotherme Tiere oder Kaltblüter. Zwischen beiden bilden die Monotremen und Winterschläfer einen Übergang.

Beim erwachsenen Menschen ist die Temperatur im Mastdarm $36,7^{\circ}$ bis $37,2^{\circ}$ C, in der Achselhöhle bis $0,6^{\circ}$ tiefer. Bei großen Säugern kann sie ebenso hoch oder tiefer sein wie die des Menschen, bei kleinen ist sie höher bis zu $40,5^{\circ}$. Die Temperatur der Vögel liegt zwischen $39,5^{\circ}$ und 44° , die Monotremen und die Winterschläfer im Schlafzustande haben wechselnde Temperaturen, bei den ersteren schwankt die Körperwärme um 30° herum, bei den letzteren liegt sie nur wenig über der Außentemperatur. Diese letzteren verhalten sich also wie Poikilothermen.

Die Temperatur der verschiedenen Organe der Warmblüter ist verschieden, sie soll in der tätigen Leber am höchsten sein. Die Hauttemperatur hängt von der Blutfülle und der Temperatur der Umgebung ab. Sie ist an der Hautoberfläche am tiefsten und nimmt nach dem Körperinneren zu.

Kaltblüter nehmen in ruhendem Zustande die Temperatur der Umgebung an. Daß sie dauernd Wärme erzeugen, erkennt man daran, daß das Milieu, in welchem sie leben, durch sie erwärmt wird. So ist Wasser, in dem sich Frösche oder Krebse befinden, wärmer als die gleiche Wassermenge ohne Tiere. Die Differenz beträgt bei $4-5^{\circ}$ nur $0,1^{\circ}$ bis $0,2^{\circ}$, bei 35° dagegen 3° . In Bienenkörben ist die Temperatur bis zu 20° höher als außerhalb derselben. Dies wird vorwiegend durch die Bewegungen der Bienen bewirkt.

II. Einflüsse auf die Temperatur des Körpers.

Der bekleidete Mensch ist von der Temperatur der Umgebung ziemlich unabhängig, er kann noch bei -68° leben, ohne daß die Eigentemperatur sich

¹⁾ S. a. Grundriß der Biochemie.

ändert. Von geringem Einfluß sind die Temperaturen der genossenen Speisen, Muskelbewegungen sowie geistige Arbeit.

Erheblich ist der Einfluß der Tageszeit. Die Tagestemperatur schwankt etwa um 0,5°, das Maximum liegt nachmittags zwischen 2 und 4 Uhr, das Minimum zwischen Mitternacht und 7 Uhr früh.

Im Alter sinkt die Temperatur etwas, ebenso ist sie bei Kachexien und bei schwächlichen Individuen tiefer. Kinder und Frauen haben etwas höhere Temperaturen als Männer.

III. Größe der Wärmeerzeugung.

Wärmemengen mißt man nach Kalorien. Eine große Kalorie ist diejenige Wärmemenge, welche für die Erwärmung von einem Kilo Wasser von 15 auf 16 Grad nötig ist.

Für Warmblüter ist die von einem Kilo Tier erzeugte Wärme um so größer, je kleiner das Tier ist. Sie beträgt bei Kaninchen etwa 5,6 Kalorien, beim Menschen etwa 1,5 Kalorien pro Kilo Körpergewicht in der Stunde. Die höhere Wärmeproduktion kleiner Tiere erklärt sich dadurch, daß die Oberfläche im Verhältnis zum Körpergewicht um so größer ist, je kleiner das Tier ist. Die Oberfläche ist proportional der Kubikwurzel aus dem Körpergewicht. Von der Oberflächengröße hängt aber die Wärmeabgabe ab. Kleine Tiere geben daher relativ mehr Wärme ab als große. Über das Verhältnis der Körperoberfläche zum Gewicht gibt die folgende Tabelle Aufschluß:

Tierart	cm ² Oberfläche pro Kilo Körpergewicht
Ratte	1650
Huhn	1014
Kaninchen	946
Hund	726—344
Mensch	287

Berechnet auf die gleichen Oberflächengrößen wird die Wärmeproduktion ziemlich konstant, wie die folgende Tabelle von Hunden lehrt.

Körpergewicht in Kilo	Kalorien in 24 Stunden	
	1 Kilo	1 m ² Oberfläche
31,2	38,18	1109
19,4	44,37	1153
9,61	61,19	1112
6,50	68,06	1188
3,19	90,90	1252

IV. Wärmebilanz des Körpers.

Die Körperwärme rührt von der Oxydation der organischen Nahrungstoffe her. Sie liefern pro Gramm an Kalorien bei dem Abbau im Körper: Eiweiß 4,1, Kohlehydrat 4,1, Fett 9,3 Kalorien. Bei dem Eiweiß kommt nur die eben angegebene Wärmemenge in Frage, weil es im Körper nicht vollkommen oxydiert wird.

Wenn der Körper mechanische Arbeit leistet, so ist diese in Kalorien umzurechnen (1 Kilogrammometer ist gleich $\frac{1}{427}$ Kalorie). Die Summe der freien Wärme und des Arbeitsäquivalentes ist gleich der Verbrennungswärme der organischen Verbindungen.

Die Ausgabe der Wärme geschieht durch Strahlung von der Oberfläche des Körpers, durch Leitung an die Luft, die Kleider, Nahrung, ferner durch Verdunstung von den Schleimhäuten der Atmungsorgane und besonders der Haut. Die Wärmeausgaben verteilen sich etwa wie folgt in Kalorien:

	Ruhe	Arbeit
Leitung und Strahlung	1683	3340
Erwärmung der Ingesta	31	26
Wasserverdunstung durch Atmung u. Schweiß	548	859
Äquivalent der Arbeit	—	451

V. Temperaturregulation.

Aus der obigen Tabelle folgt, daß die Wärmeproduktion durch die Arbeit erheblich vergrößert wird (s. S. 45ff.). Trotzdem ist die Körpertemperatur den ganzen Tag über ziemlich konstant. Das hat seinen Grund in regulatorischen Einrichtungen des Körpers, welche sowohl die Bildung als auch die Ausgabe der Wärme beeinflussen. Die Wärmebildung wird bei Abkühlung des Körpers erhöht. Dies geschieht durch Steigerung des Stoffwechsels vorwiegend infolge von Muskelaktionen, welche in tonischer Erregung oder in klonischer bestehen, wie Zähneklappern und Schüttelfrost. Man bezeichnet diese Art der Wärmeregulation als chemische Regulation.

Auch die Wärmeausgabe kann in bedeutendem Maße reguliert werden durch die Wirkung der Nerven der Hautgefäße. Die Wärmeausgabe wird gesteigert durch Erweiterung der Hautgefäße, falls die Außentemperatur tiefer ist als die Körpertemperatur. Vermindert wird die Wärmeausgabe durch Verengung der Hautgefäße.

Temperaturherabsetzend wirkt auch Beschleunigung der Atmung, hauptsächlich infolge von Vermehrung der Wasserverdampfung. Sie spielt beim Hunde eine bedeutende Rolle. Hier zeigt sie sich in schnellen flachen Atemzügen bei offenem Maule und heraushängender Zunge (Tachypnoe, Wärmedyspnoe s. S. 149).

Bei hohen Graden von Wärmeproduktion durch Arbeit oder bei zu dicker Bekleidung tritt Schweißabsonderung auf. Durch Verdunsten des Schweißes wird der Körper abgekühlt. Allein diese Art der Wärmeabgabe kommt in Frage, wenn die Außentemperatur höher ist als die Körpertemperatur. Durch die Schweißverdunstung ist es dem Menschen möglich, in Gegenden zu leben, deren Temperatur bis auf $+56^{\circ}$ C ansteigt, ja für kurze Zeit im Backofen bei $+200^{\circ}$ C. Man nennt die zuletzt beschriebenen Regulationen physikalische Regulation.

Den Reiz für die kontinuierliche Regulation der Körpertemperatur bildet die Temperatur des Blutes. Ihr Steigen bewirkt das Einsetzen der Abkühlungsmittel des Organismus, ihr Sinken erzeugt Herabsetzung der Wärmeausgabe und Erhöhung der Wärmebildung. Beide Mechanismen sind soeben erörtert worden.

Die Temperaturregulierung wird durch das sogenannte „Wärmezentrum“ beherrscht (s. S. 191). Es liegt auf beiden Seiten in den ventralen Gebieten des Zwischenhirnes. Durchtrennung der Bahnen, welche im medianen Teile des Zwischenhirnes an der Hirnbasis verlaufen, hebt das Temperaturregulierungsvermögen auf, die Tiere werden poikilotherm. Dagegen hat die Ausrottung des Vorderhirnes und des Corpus striatum keine Wirkung auf die Regulierung der Temperatur.

Dieses Temperaturregulierungszentrum wird durch Herabsetzung der Bluttemperatur stärker erregt als bei normaler Körpertemperatur, bei der Erhöhung der Bluttemperatur schwächer, bei normaler Körpertemperatur ist sein Erregungszustand konstant. Die Wirkungen der erhöhten Erregung dieses Zentrums äußert sich in Erhöhung des Stoffwechsels und in der Tätigkeit der physikalischen Mittel für eine erhöhte Wärmeabgabe. Die Herabsetzung der Erregung zeigt sich in Verringerung des Stoffwechsels und in der Funktion der physikalischen Mittel, welche die Wärmeabgabe erhöhen. Diese Tatsachen sind mittels Kühlung und Erwärmung der Gegend des Temperaturregulierungszentrums gefunden worden.

Reizung des Zentrums z. B. durch einen Stich in den vorderen medianen Teil des Zwischenhirnes, „Wärmestich“, durch elektrische Erregung dieser Stelle oder durch chemische Stoffe auf dem Wege der Blutbahn erzeugt Temperaturerhöhung des Körpers: „Fieber“. Störung des Verhältnisses der Natrium- und Kalziumionen im Blute wirkt z. B. in diesem Sinne: „Kochsalzfieber“. Analog wirken Bakteriengifte, verschiedene Abbauprodukte des Eiweißes, einige organische Basen, wie Kokain, Tetrahydronaphthylamin, Adrenalin.

Das weist darauf hin, daß bei der Temperaturregulierung chemische Stoffe eine Rolle spielen können. In der Tat sind hierfür eine Reihe von Hormonen von größter Bedeutung. Ausrottung der Schilddrüse oder Mangel derselben hat Neigung zu niedriger Temperatur zur Folge und erschwert das Versetzen in Fieberzustand; umgekehrt fiebern Menschen, deren Schilddrüse hypertrophisch ist (*Basedowsche Krankheit*), leichter als normale. Der Einfluß des Schilddrüsenhormons geschieht auf das Zentrum direkt, vor allem aber auf die Organe, wie am Kaninchenherzen gezeigt worden ist. Ausrottung der Schilddrüse hebt die Erhöhung des Traubenzuckerverbrauches im Herzen, wie ihn fiebernde Tiere zeigen, auf. Auch beim „frierenden“ Tiere geschieht die Erhöhung des Stoffwechsels unter dem Antriebe eines Schilddrüsenhormons. Wenn man nämlich dem Herzen eines warm gehaltenen Tieres Blut eines frierenden zuführt, so steigt der Traubenzuckerverbrauch, ein Zeichen, daß das stoffwechselbeschleunigende Hormon im Blute des frierenden Tieres enthalten ist. Weiter soll die Schilddrüse ein „Kühlhormon“ liefern. Der Zuckerverbrauch wird im Herzen künstlich überhitzter Tiere herabgesetzt, im Herzen normaler geschieht das gleiche, wenn das Herz mit dem Blute überhitzter Tiere gespeist wird.

Auch Hypophysen- und Nebennierenhormon haben einen Einfluß auf die Körpertemperatur. Ausrottung dieser Organe erzeugt starkes Sinken der Temperatur, Injektion ihrer Hormone läßt die Temperatur steigen.

Bei Winterschläfern kann man den Schlafzustand, der mit einer starken Herabsetzung der Körpertemperatur verbunden ist, durch Injektion von Schild-

drüsen-, Hypophysen- oder Nebennierenhormon für einige Stunden unterbrechen, wobei die Temperatur auf normale Höhe steigt. Bemerkenswert ist, daß im Winterschlaf die Schilddrüse stark atrophiert ist. Es scheint daher, daß der Ausfall gewisser Hormonwirkungen den Winterschlaf der Warmblüter auslöst.

Außer den eben besprochenen, mit der Organisation gegebenen Temperaturregulierungsmitteln, gibt es noch eine ganze Reihe willkürlicher und instinktiver Temperaturregulationen, wie Kleidung, Heizung, Bäder, Genuß warmer und kalter Getränke, Auswahl der Nahrung.

Nach dem Tode hört die Regulierung der Temperatur auf. Die Körpertemperatur sinkt daher bis zu der Umgebungstemperatur ab. Es kann vorkommen, daß die Körpertemperatur nach dem Tode ansteigt, wenn die wärmebildenden chemischen Prozesse andauern. Auch die Ausbildung der Totenstarre kann dabei eine Rolle spielen. Die Steigerung kommt dadurch zustande, daß infolge des Wegfallens der Regulationen die Wärmebildung die Ausgabe übertrifft.

VI. Temperaturgrenzen des Lebens.

Die obere Grenze der Temperatur, bei welcher das Leben noch bestehen kann, ist für verschiedene Organismen sehr verschieden. Bei Poikilothermen liegt sie zwischen 18° und 47° C. Auch für Homoeothermen liegt sie etwa bei 47° C. Niedere Organismen können an sehr viel höhere Temperaturen gewöhnt werden. So hat man in den heißen Quellen von Ischia Algen bei einer Temperatur von 60° lebend gefunden, ja Wimperinfusorien und Rädertierchen selbst bei 81° bis 85° C. Noch höhere Temperaturen vermögen Bakterien zu ertragen; viele wachsen noch bei 50 bis 55°. Die Sporen können Temperaturen bis zu 140° ertragen.

Flagellaten hat man an Temperaturen bis zu 71° langsam gewöhnen können. Die obere Lebensgrenze der Stämme lag ursprünglich bei +60°.

Auch die untere Temperaturgrenze liegt sehr verschieden. Niedere Organismen, wie *Bacterium phosphorescens*, hat man ohne Schaden 10 Stunden auf -252° abkühlen können; Milzbrandsporen ertragen eine Woche lang Temperaturen von -192°. Schnecken hat man nach mehrtägigem Aufenthalt bei -120° wieder beleben können. Fische ertragen Temperaturen bis -15°, nicht aber bis zu -20°, Frösche bis -28°, Tausendfüße bis zu -50°, Rädertiere bis zu -90°, Amöben dagegen nur bis zu 0°. Warmblüter sterben, wenn ihre Temperatur auf (je nach Art) 26° bis 29° gesunken ist: Tod durch Erfrieren.

Sachregister.

<p>A.</p> <p>Abbildung im Auge 242 ff.</p> <p>Abduzens 178</p> <p>Aberration des Auges 267</p> <p>— chromatische 267</p> <p>— monochromatische 267</p> <p>Abklingen eines Tones 240</p> <p>Absolute Kraft des Muskels 42</p> <p>— — des glatten 53</p> <p>Absorptionskoeffizient 137</p> <p>Absteigende Leitungsbahnen 177 ff.</p> <p>— kurze Bahnen 179</p> <p>— aus dem Kleinhirn 178 f.</p> <p>— Pyramidenbahn 177 f.</p> <p>— zum Thalamus 178</p> <p>— zu den oberen Vierhügeln 178</p> <p>Adams-Stokessche Krankheit 90</p> <p>Adaptation des Auges 270</p> <p>Aderfigur, Purkinjesche 280</p> <p>Adrenalin, Wirkung auf autonome Nerven 212</p> <p>Akkommodation 257 ff.</p> <p>— Veränderungen des Auges bei der 258</p> <p>— Mechanismus der 260</p> <p>Akkommodationsgebiet 257</p> <p>Akkommodationskraft 257</p> <p>Aktionsstrom des Herzens 108 f.</p> <p>— des Muskels 45</p> <p>— des Nerven 23</p> <p>— anderer Organe 55</p> <p>Akustikus 175</p> <p>Akzelerans 92</p> <p>Akzessorische Atembewegungen 146 f.</p> <p>Akzessorius 176</p> <p>Alles- oder Nichts-Gesetz 6, 109</p>	<p>Alterationstheorie d. Nervenleitung 26</p> <p>Alveolen 142</p> <p>Amöboide Bewegung 30</p> <p>Amplitude 234</p> <p>Amyostatische Erscheinungen 192</p> <p>Anärobe Organismen 3</p> <p>Anelektrotonus 17</p> <p>Anisotropie des Muskels 36</p> <p>Anklingen eines Tones 240</p> <p>Anspannungszeit 102</p> <p>Antagonismus zwischen Tier und Pflanze 3</p> <p>Antagonisten, Erschlaffung bei Reflexen 157</p> <p>Apnoe 148</p> <p>Apperzeptionszeit 210</p> <p>Arbeit des Herzens 104 f.</p> <p>— des Muskels 44</p> <p>Arterien, Druck 111 ff.</p> <p>— Puls 112 ff.</p> <p>— Geschwindigkeit d. Strömung 114 ff.</p> <p>Aschoff-Tawarascher Knoten 86</p> <p>Asphyxie 148</p> <p>Assimilation 2</p> <p>— der Stärke 2</p> <p>— des Fettes 2</p> <p>— der Proteine 2</p> <p>— Einfluß der Ionen auf die 2</p> <p>Assoziationsfasern des Rückenmarks 173</p> <p>Assoziationszentren 204 ff.</p> <p>Asthenie nach Kleinhirnausröttung 183</p> <p>Astigmatismus 267</p> <p>Ataxie nach Kleinhirnausröttung 183, 185</p> <p>— vestibuläre 185, 230</p> <p>— bei Wurmerkrankung 185</p>	<p>Atemapparat, Bewegungen 140 ff.</p> <p>— Innervation 147 ff.</p> <p>Atembewegungen 142 ff.</p> <p>— zeitlicher Verlauf 146</p> <p>— Druck in den Luftwegen 146</p> <p>— Begleitbewegungen 146</p> <p>Atemtypen 145 f.</p> <p>Atemzentrum 147</p> <p>— Lage 147 f.</p> <p>— Nerveneinfluß 149</p> <p>Atemzüge 142</p> <p>— Zahl 142</p> <p>— Tiefe 142</p> <p>Atmung 136 ff.</p> <p>Atonie nach Kleinhirnausröttung 183</p> <p>Atrioventrikularklappen 98</p> <p>Atrioventrikularknoten 86</p> <p>Atrophie des Nerven 28</p> <p>— des Muskels 50</p> <p>Atropin, Wirkung auf autonome Nerven 212</p> <p>Auerbachscher Plexus 128</p> <p>Auflösungsvermögen des Auges 264 ff.</p> <p>Aufsteigende Leitungsbahnen des Rückenmarks 171 ff.</p> <p>— der Hirnnerven 174 ff.</p> <p>Auge, Abstände der brechenden Flächen 253</p> <p>— Indizes 252 f.</p> <p>— Konstanten 254 f.</p> <p>— Radien 253</p> <p>— reduziertes 255</p> <p>— schematisches 254</p> <p>Augenbewegungen 281 ff.</p> <p>— kompensatorische 266</p> <p>— Listings-Gesetz der — 283</p> <p>Augenleuchten 263</p> <p>Augenlider 291</p> <p>Augenmaß 289 f.</p>
----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

Augenmuskeln	281 f.	Bogengänge	229 ff.	Differenzton	239
Augenspiegel	263	— Ausschaltung	229 ff.	Digastrikus	122, 124
Ausatmung	144 f.	— Reizung	231 f.	Dikrotie	113
Auslösungsprozesse	6	Brechkraft	245	Dilatator pupillae, M.	262
Austreibungszeit	102	Brechzentrum	127	— Zentrum	262
Autogene Regeneration der Nerven	28	Brennpunkt	245	Dioptrie	245
Autolyse	10	Brennweite 245, 248, 250, 251	208	Disparate Netzhautpunkte	284
Automatie	159	Brocasches Zentrum	36, 40, 168	Dissimilation	3
— des Herzens	87 ff.	Brondgeestscher Tonus	29	Dissonanz	240
Autonomes Nervensystem	210 ff.	Brownsche Molekularbewegung	189	Dondersscher Druck	140
— kraniales	211	Brücke	86 f.	Doppelbilder	287
— sakrales	211	Brückenmuskulatur des Herzens	260	Doppelsinniges Leitungsvermögen des Nerven	12
— sympathisches	211 f.	Brückescher Muskel	144	— — des Muskels	42
Axenzylinder	11	Brustbeinbewegung	74	Dromotrope Herznerven	93
B.					
Bahnung der Reflexe	157	Brustregister	74	Druck in den Luftwegen	146
Balken, Bedeutung	201	Bruststimme	123	— im Thorax	140
Bathmatrope Herznerven	93	Bukzinator	131	Druckablauf im Herzen	100 ff.
Bauchpresse	129	Bulbokavernosus	400	Druckpunkte	217 f.
Bedrohungsreflex	292	C.			
Befruchtung, Ort	132	Centrum anospinale	129	Drucksinn	217
Beißen	122	Circumflexus palati	124	Ductus thoracicus	122
Bellsches Phänomen	292	Cisterna Chyli	122	Dünndarm	127 f.
Bewegung durch Änderung des spezif. Gewichtes	30	Chemotaxis	8	— Bewegungen	127
Bewegungsempfindungen	224 ff.	Cholin, Wirkung auf autonome Nerven	212	— Innervation	128
Bewegungsfreiheit in Gelenken	60 f.	Chronotrope Herznerven	92	Dunkeladaptation	270
— in Gelenkssystemen	61	Cochlearis, N., aufsteigende Bahn	175	Dunkelapparat des Auges	274
Bewegungscontrast, sukzessiver	226	Constrictor pharyngis sup.	124	Durst	217
Binokulare Projektion	286 f.	Contractio venae	81	Dyspnoe	148
Binokulares Sehen	284 ff.	Corpus striatum	191 f.	E.	
Blase s. Harnblase		Corpus subthalamicum	191	Ei	132
Blasenzentren	135	Cowpersche Drüsen	130	Eigenlicht der Netzhaut	279
Blendungsreflex	292	D.			
Blickfeld	282	Degeneration des Muskels	50	Eigenschwingungen	235
Blinder Fleck	268	— des Nerven	28	Eilösung	129
Blinzelreflex	292	Dekrement der Erregung im Muskel	42	Einatmung	142 f.
— Zentrum desselben	292	Demarkationsstrom des Nerven	22	Einfluß der Ionen auf die Assimilation	2
Blutdruck	111 ff.	— anderer Organe	55	Ejakulation des Samens	131
— in der Pulmonalis	117	Depressor	95, 120.	Elastizität des Muskels	36
Blutdruckschwankungen, respiratorische	117 f.	Derivatorische Kreislaufrichtungen	118	— des glatten	53
Blutgefäßmuskulatur	116	Detrusor vesicae	134	Elektrische Fische	56
— lokale Reaktionen derselben	120 f.	Deuteranopie	276	Elektrische Organe	56 f.
Blutgehalt des Körpers	118	Diastole	96, 103 f.	— — Bau	57
Blutkörper, Rolle bei der Atmung	139	Diastolischer Druck	112	— — Dauer der Entladung	57
Blutkreislauf	77 ff.	Dichromaten	275	— — Einfluß des Nerven	57
— Organe desselben	77 ff.	Dickdarm	128 f.	— — Lähmung durch Kurare	57
Blutmenge	118	— Bewegungen	128	— — Potential ihrer Entladungen	57
Blutversorgung der Organe	116	— Innervation	129	— — Wärmebildung	57
				— — Leitungswiderstand	57
				Elektrische Erscheinungen am Muskel	45
				— — am glatten	53
				Elektrizitätsentwicklung, Theorie	26
				Elektrizitätserzeugung	55 f.

Elektrizitätserzeugung in bebrüteten Eiern	56	Faserverlauf im Zentralnervensystem	170 ff.	Geruchssinn	222 f.	
— in Drüsen	56	Fazialis	166	Geschmacksknospen	221	
— in keimenden Pflanzen	56	Fechnersches Gesetz	216	— Innervation	222	
— in Zellen	55	Fermente	4	Gesichtsfeld	279 f.	
Elektrokardiogramm	109	Fernpunkt	256	Gesichtssinn	241 ff.	
Elektrotonische Ströme der Nerven	25	Fibrillen	11	Geschwindigkeit des Blutstromes	114 ff.	
Elektrotonus	17	Fibrillentheorie	151	— — in Kapillaren	115	
— Erregbarkeit im	17	Fliegen	67	— — in Venen	116	
— des Muskels	45	Fliegende Mücken	280	— der Flüssigkeitsströmung	81 ff.	
Elementarorganismus	2	Flimmerbewegung	34 f.	Glatte Muskeln	53 f.	
Emmetropie	255	— Modus	34	— — absolute Kraft	53	
Empfindung	213 ff.	— Theorie	35	— — Dehnbarkeit	53	
Entoptische Erscheinungen	280 f.	Flimmern des Herzens	110	— — elektrische Erscheinungen	53	
Entwicklung v. Elektrizität in lebenden Gebilden	55	Flinke Muskeln	37	— — Erregungsleitung	53	
Enzyme	4	Förderbewegungen d. Dünndarmes	126 f.	— — Hemmungserscheinungen	53	
Erbrechen	127	Förderungsnerve des Herzens	92	— — Kontraktionsablauf	53	
Erektionszentrum	131	Follikel des Ovariums	132	— — Refraktäre Periode	53	
Erfolgsorgan	11	Formant des Vokals	77	— — Reizung	53	
Erholung	7	Fortpflanzung	10	— — Rhythmische Kontraktionen	54	
— des Muskels	48	Führende Herzteile	88	— — Theorie	54	
Erigens, N.	134	Fundus	126	— — Tonische Kontraktion	54	
Ermüdung	7	G.			— — Zuckungsablauf	53
— des Muskels	48	Gähnen	146	Gleitbewegung	30	
— — Ursache	49 f.	Gasspannung	136 ff.	Glitschbewegung	30	
Ernährung des Auges	291	— im Blute	139	Glossopharyngismus	166 f.	
Erregung des Muskels	44	Galvanotaxis	8	Gaswechsel des Menschen	138	
— adäquate	44	Galvanotropismus	9	— Ort desselben bei Tieren	139	
— inadäquate	44	Gaswechsel des Menschen	138	Goltzcher Klopfversuch	95	
Erregung des Nerven s. Nerven-erregung.		Gaugensiegel	124	Graue Substanz der Zentralorgane	150	
Erregungsgesetz	14	Geburt	132	Großhirn	192 ff.	
— polares	19	Gefäßnerven	118 ff.	— Ausrottung bei Wirbeltieren	193 ff.	
Erregungsleitung	13	Gefäßnervenzentrum	168	— Rindenfelder, motorische	197 ff.	
— Bedingungen dafür	13	Gefäßzentren	120	— — sensorische	202 ff.	
— Geschwindigkeit der	13	— spinale	120	Großhirnschenkel	190 f.	
— im Muskel	42	— Tonus derselben	120	H.		
— — im glatten	53	Gegenschlagpfeife	73	Haidingersche Büschel	281	
Erregungstonus des Muskels	40	Gehen	63 ff.	Harnblase	133 f.	
Erschlaffungszeit	103	— Energieentwicklung beim	66	— Entleerung	134, 136	
Exspiraion	144	Gehirnnerven	164 ff.	— Innervation	134 ff.	
Extrasystole	110	Gehörgang	235	— Kapazität	133	
Extrauterine Entwicklung	132 f.	Gehörknöchelchen	236	— Zentra	135 f.	
F.		Gehörsinn	233 ff.	Harndrang	134	
Facettenaugen	241 f.	Gehörschwärmungen	241	Harnentleerung	134	
Falsettregister	74	— entotische	241	Hauptebene	254 f., 249 ff.	
Falsettstimme	74	— subjektive	241	Hauptpunkt	245 ff.	
Farbenblindheit	275 f.	Geißel	34	Hautreflexe	152 f.	
Farbenempfindung	271 ff.	Gelenk	60	Hautsinne	217 ff.	
— Theorien	276 ff.	Gemeingefühle	217	Heliotropismus	9	
Farbenmischung	272 f.	Geniohyoideus	122, 124	Helladaption	270	
Farbenschwäche	276	Geotaxis	8	Hellapparat des Auges	274	
		Geotropismus	9			
		Geräuschwahrnehmung	238			

Helligkeit	270	Hirnrinde	135	Kehlkopf-Knorpel	68
Hemmungsnerven des Herzens	92 f.	Hörgrenze für hohe und tiefe Töne	238	— Muskeln	69 ff.
Hemmungsvorrichtungen an Gelenken	60	Hörsphäre	204	Kern, Beziehung zum Protoplasma	33
Herz	85 ff.	Hörtheorie	239 f.	Kernleiter	26
— Aktionsströme oder Elektrokardiogramm	108	Hormon	5	Kiefergelenk	123
— Alles- oder Nichtsgesetz	109	Horopter	285	Kiemen	139
— Anspannungszeit	102	Hunger	217	Kinetonukleus	35
— Arbeit	104 f.	Husten	217	Klang	238
— Atrioventrikularknoten	86	Hydrolytische Spaltung	4	— Wahrnehmung d. Stärke	238
— Ausschaltung der Innervation	93	Hypermetropie	255	— — der Klangfarbe	239
— Austreibungszeit	102	Hypnotismus	210	— — der Höhe	238
— Automatie	87 ff.	Hypogastricus, N.	134	Klappen des Herzens	98
— Bedeutung der Kammer	98 ff.	Hypoglossus, N.	167	Klappen der Venen	116
— Bedeutung der Vorhöfe	97 f.	Hypothalamus	135	Kleinhirn	182 ff.
— Brückenmuskulatur	86			— afferente Nervenleitungen	182
— Druckablauf	100 f.	I.		— Ausrottung, totale	183
— Erschlaffungszeit	103	Identische Netzhautpunkte	284	— — partielle	184 ff.
— Extrasystole	110	Idiomuskulärer Wulst	42	— Ausschaltung einzelner Bahnen	185
— Flimmern	110	Ileum s. Dünndarm.		— Bau	182
— Form	97	Incontinentia urinae	135	— Bedeutung des Wurmes	185
— Innervation	91 ff.	Inotrope Herznerven	93	— Beziehung zum Vestibularapparat	185 f.
— Klappen	98 ff.	Inspiration	142 f.	— efferente Nervenleitungen	182
— Kompensatorische Pause	110	Intelligenz	209	— Einfluß auf Bewegungen	182 ff.
— Kraft	104	Intermedius, N.	166	— Funktion	182
— Leistungsmuskulatur	85 f.	— aufsteigende Bahn	174	— Mediane Durchschneidung	184
— Mechanik der Funktion	96 ff.	Intervertebralganglien	162	— Reizung	182 f.
— Natürliche Reize	110	Inzisierung	113	— Zentren	185 ff.
— Nerven	91 ff.	Iris	261 f.	Klopfforschung von Goltz	95
— Nervenzentra	93 ff.	Irradiation	280	Knochenreflexe	153
— Lage	93	Ischiokavernosus	131	Knotenpunkt	245, 247, 249, 251, 255
— — Tonus	94	Ischurie	135	Körperfühlsphäre	202 f.
— — Reizbarkeit	94	Isometrische Zuckung	42	Körperkreislauf	79
— — Beeinflussung durch andere Zentren	94	Isotonische Zuckung	42	Körperlufte	141
— — reflektorische Erregung	94			Kompensatorische Pause	110
— — physiologische Reizperiode	110	J.		Komplementärfarbe	272
— — refraktäre Periode	110	Jejunum s. Dünndarm.		Komplementärluft	141
— Reizleitung	89 ff.			Konsonanten	77
— — bei Limulus	90	K.		Konsonanz	240
— Reizung	109	Kaltpunkte	220	Kontraktion des Muskels	37
— Sinusknoten	87	Kammer des Herzens	98	— des glatten	53
— Spitzenstoß	105 f.	Kapillaren, Druck	111 f.	Kontrast, sukzessiver	275
— Töne	107 f.	— Geschwindigkeit in	115	— simultaner	275
— Treppe	111	Kapillarstrom der Netzhautgefäße	281	Konvergenz	244
Herzpause	96	Kardia	126	Kopfmark	161 ff.
Herzrevolution	96	Kardinalpunkte	247, 254	Korrespondenz beid. Augen,	
Herzstoß	105 ff.	Kardiopneumatische Bewegung	104	— motorische	284
Herztöne	107 f.	Kataleptische Starre	52	— — sensorische	284
		Katelektrotonus	17	Korrespondierende Netzhautpunkte	284 f.
		Kaudalherz	122		
		Kauen	122		
		— Zentrum der Bewegung	123, 169		
		Kehlkopf als Gegenschlagpfeife	73		
		— Gelenke	68 f.		

N.		Nervenleitung	Parabiotischer Zustand des Nerven
Nachbild	275	— Alterationstheorie	22
— negatives	275	— Geschwindigkeit	13
— positives	275	— Molekulare Theorie	26
Nachdehnung des Muskels	36	Nervenreizung	13 ff.
Nachschrumpfung des Muskels	36	— adäquate	14
Nahepunkt	257	— chemische	21
Naht der Knochen	60	— elektrische	14 ff.
Narkose	7	— inadäquate	14
Nase, Bedeutung für die Atmung	147	— künstliche	14
Natürliche Herzreize	110 f.	— mechanische	21
Nebenschluckstellen	125	— natürliche	14
Negativer Druck des Thorax	103, 140 f.	— Nutzzeit	15
Negative Schwankung des Nervenstromes	23	— thermische	21
Nerv, Aktionsstrom	23 f.	— osmotische	21
— Assimilation	28	Nervensystem, autonomes	210
— Atrophie	28	Netzhaut, Veränderung dch. Licht	268 f.
— Autogene Regeneration	28	Netzhautpunkte, zugeordnete, korrespondierende,	
— Degeneration	28	— identische	284
— Dissimilation	28	— disparate	284
— Elektrotonische Ströme	25	Neurogene Theorie der Reizleitung im Herzen	90
— Lebensbedingungen	27 f.	Neuronentheorie	151
— Negative Stromschwankung	23	Niesen	146
— Parabiotischer Zustand	22	Niveauzentra	168
— Polarisierbarkeit	24	Noduli Arantii	100
— Positive Nachschwankung	24	Nucleus caudatus	191 f.
— Refraktäre Periode	24	— lentiformis	191 f.
— Regeneration	28	Nystagmus	225 ff.
— Restitutive Synthese	28	— bei Drehung	226
— Ruhestrom	22	— kalorischer	232
— Spaltungsprozesse	3	O.	
— Stoffwechsel	27	Öffnungstetanus	20
— Tätigkeitsströme	23	Ohrmuschel	235
Nervenerregung		Okulomotorius	164
— adäquate	14	— Kern	189 f.
— inadäquate	14	Olfaktorius, N.	164, 176
— künstliche	14	— aufsteigende Bahn	177
— natürliche	14	Optische Täuschungen	289 f.
Nervenfaser	11 ff.	Optikus	164
— afferente	12	— aufsteigende Bahn	176
— Bau	11 f.	Organempfindungen	216 f.
— doppelsinniges Leitungsvermögen	12	Organische Lumineszenz	58
— efferente	12	— Einfluß des Nervensystems	58
— isolierte Leitung	12	— — des Sauerstoffs	59
— markhaltige	11	— Natur des Lichtes	59
— marklose	11	Orientierung, Gesetz der Konstanten	283
— motorische	12	— Prinzip der leichtesten	284
— sensorische	12	Otolithen	233
— spezifische Energie	12	P.	
— zentrifugale	12	Palatoglossus	124
— zentripetale	12		
		Passavantscher Wulst	124
		Pelvikus	129, 134 f.
		Pendelbewegungen des Dünndarmes	127
		Pendelschwingungen	234
		Peristaltik	125, 127
		Peristaltische Welle	125
		Peristaltischer Schluck	125
		Pflügers Gesetz des Elektrotonus	17
		Pflügers polares Erregungsgesetz	19
		Pflügers Zuckungsgesetz	18f.
		Pfortadersystem	79
		Pharyngopalatinus	124
		Phasenverhältnis von Schwingungen	235
		Phasenwechselton	239
		Phototaxis	8
		Pilokarpin, Wirkung auf autonome Nerven	212
		Piqüre	169 f.
		Plethysmographie	115
		Plexus cardiacus	87
		Plexus vesicalis	134
		Polarisierbarkeit des Nerven	24 f.
		Positive Nachschwankung des Nervenstromes	24
		Präsentationszeit	210
		Presbyopie	258
		Primärlage der Gesichtslinien	282, 283
		Projektion, binokulare	286 f.
		Projektionsfelder des Großhirns	197 ff.
		Prostata	130
		Protanopie	276
		Protoplasma, Beziehung zum Kern	33
		Protoplasmaabewegung	29 ff.
		— Bedingungen für	32
		— Geschwindigkeit	32
		— Kraft	32
		— Wirkung v. Reizen auf	33
		— Theorie	35
		Pseudoskopie	288
		Psychische Beziehungen der Zentralorgane	151 f.
		Psychogalvanisches Reflexphänomen	56
		Psychophysisches Gesetz von Fechner	216
		Psychophysischer Parallelismus	214

Pterygoideus externus	122	Refraktärzeit für Reflexe	154	S.	
Pterygoideus internus	122	Refraktion	255 f.	Sättigung einer Farbe	272
Pudendus, N.	135	Refraktorische Augen	242	Salpingspharyngeus	125
Pulmonalisdruk	117	Regeneration	9	Samenbildung	130
— Verhältnis zum Aorten-		— des Nerven	28	Samenblasen	130
druck	117	Reizbildung im Herzen	88 f.	Samenelement	130
Pulsweite	112 ff.	Reizleitung im Herzen	89 ff.	Samenentleerung	131
— Geschwindigkeit	112	— bei Limulus	90	Saugen	123 f.
Pulvinar	191	Reize, adäquate	7, 14, 44	— des Säuglings	123
Pupille	261 ff.	— äktinische	7	— Zentrum	169
Pupillenerweiterung, Zen-		— assimilatorische	5	Saugung des Thorax	103, 140 f.
trum	262	— automatische	7	Schall, Lokalisation	240
Pupillenreflex	189 f.	— chemische	7, 21	Scheintod durch Eintrocknen	10
Pupillenverengerung, Zen-		— dissimilatorische	5	Schielen	284
trum	190	— elektrische	7	Schlaf	209 f.
Purkinjesche Aderfigur	280	— inadäquate	7, 14, 44	Schlagvolumen	114
Purkinje-Sansonsche Spiegel-		— künstliche	7	Schließungstetanus	20
bilder	256	— mechanische	7, 21	Schlucken	124 ff.
Pylorus	126	— osmotische	21	— Zentrum	125, 169
Pylorusreflexe	126	— Summation der	7	Schluckreflexbahn	125
Pyramidenbahn	177 f.	— taktische	8	Schluckstellen	125
		— thermische	21	Schluckzentrum	125, 169
Q.		Reizschwelle	215	Schmeckbecher	221
Qualität der Empfindung		Reizung des Herzens	110 f.	Schmecksphäre	204
	214	Reizung des Muskels	44	Schmerz	216
Querdisparation	288	— des glatten	53	— Arten	216
		— des Nerven, s. Nerven-		— Nerven	216
R.		reizung	13 ff.	Schmerzleitung	180
Ranvierscher Schnürring	11	Reserueluft	141	Schreibzentrum	208
Raumsinn	215, 218	Residualluft	141	Schwannsche Scheide	11
Reaktionszeit	210	Resonanz	233	Schwebungen	239
Rektum s. Mastdarm.		Respirationsluft	141	Schweifkern	191
Reflektorische Hemmung	152	Respiratorische Blutdruck-		Schweißabsonderung,	
Reflexe	152 ff.	schwankungen	117 f.	Zentrum	169
— Anatomische Grundlage		Restitutive Synthese im		Schwerpunkt des Körpers	
	158 f.	Nerven	28	— der Körperteile	62 ff.
— Bedeutung der	156	R. G. T.-Regel	6	— Schwankungen beim	
— Bedingte	156	Rheotaxis	8	Gehen	66
— Begriff	152	Rheotropismus	9	Schwimmen	67
— Bilaterale	155	Rhythmische Kontraktionen		Schwindel, galvanischer	227 f.
— Fakultative	155	glatter Muskeln	54	Schwingungen, elastische	234
— Gekreuzte	155	Riechsphäre	204	Segmentationsbewegungen	
— Geordnete	156	Rindnepilepsie	201	des Dürndarms	127
Reflexabsonderung	152 f.	Ringersche Lösung	21	Segmentierung des Rücken-	
Reflexausbreitung	154 f.	Rippenbewegung	193 ff.	markes	162 ff.
Reflexbewegungen	152 ff.	Ritterscher Tetanus	20	Sehen, binokulares	284 ff.
Reflexbogen	152	Rotation	31	Sehhügel	191
Reflexentladung, reflektori-		Rückenmark	161 ff.	Sehnenreflexe	153
rische	152	— Leitungsbahnen	177 ff.	Sehpurpur*	263 f.
Reflexhemmung	157	— — absteigende	177 ff.	Sehschärfe	264 f.
Reflexkrämpfe	156	— — aufsteigende	171 ff.	Sehsphäre	203 f.
Reflexreize	154	— Nerven	161 ff.	Sekretion	5
Reflexzeit	156	— Segmentierung	162 ff.	Sekundärlagen der Gesichts-	
Reflexzentrum	152	Rückläufige Sensibilität	161	linie	282
Refraktäre Periode des		Ruhestrom des Nerven	22	Sekundenvolumen	114
Muskels	39	— anderer lebender Gebilde	55	Seminularklappen	99
— — im glatten	53	Ruhetonus des Muskels			
— — des Nerven	24		40, 48		
Refraktärzeit	7				

- Grundriß der Augenhellkunde.** Professor Dr. A. Brückner und Professor Dr. W. Meisner. Mit 126 Abbildungen und 1 farbigen Tafel. (1920.) M. 75.—, geb. M. 180.—
- Grundriß der physikalischen Chemie.** Priv.-Doz. Dr. M. Roloff. Mit 13 Abbildungen. (1907.) M. 120.—
- Diagnostischer Leitfaden für Sekret- und Blutuntersuchungen** (Theoretisches und Praktisches). San.-Rat Dr. C. S. Engel, Arzt und Laboratoriumsleiter. Zweite, völlig umgearbeitete Auflage (1920). 144 Abbildungen und 1 farbigen Tafel. M. 270.—, geb. M. 375.—
- Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte.** Professor Dr. H. Trierpel. Mit 173 Abbildungen. 2. Auflage. M. 84.—, geb. M. 150.—
- Kompendium d. Entwicklungsgeschichte des Menschen.** Mit Berücksichtigung der Wirbeltiere. Professor Dr. L. Michaelis. Mit 54 Abbildungen und 2 Tafeln. 9. Aufl. (1920.) Geb. M. 90.—
- Leitfaden für den geburtshilflichen Operationskurs.** Geh. Rat Prof. Dr. A. Döderlein. Mit 172 zum Teil farbigen Abbildungen. 13. Aufl. (1921.) Geb. M. 108.—
- Leitfaden der geburtshilflich-gynäkologischen Untersuchung.** Professor Dr. Karl Baisch. Mit 97 teils farbigen Abbildungen. 4. Aufl. (1920.) Geb. M. 120.—
- Lehrbuch der Geschlechtskrankheiten für Ärzte u. Studierende.** Professor Dr. M. Joseph. Mit 54 Abbildungen und 1 Tafel. Nebst einem Anhang von 89 Rezepten. 8. Aufl. M. 120.—, geb. M. 225.—
- Geschlechtskrankheiten, ihr Wesen, ihre Erkennung und Behandlung.** Ein Grundriß für Studierende und Ärzte. Professor Dr. Karl Zieler. Mit 17 Abbildungen. 2. Aufl. (1922.) Geb. M. 105.—
- Das Geschlechtsleben d. Menschen.** Grundriß für Studierende und Ärzte. Dr. med. S. Placzek. M. 90.—, kart. M. 105.—
- Taschenbuch der klinischen Hämatologie.** Dr. A. von Dörmann. Mit 8 Textabbildungen, 1 farbigen Doppeltafel und einem Anhang: Röntgenbehandlung bei Erkrankungen des Blutes und der blutbereitenden Organe von Professor Dr. H. Rieder, 2., verbesserte Auflage. (1919.) Geb. M. 114.—
- Lehrbuch der Hautkrankheiten für Ärzte und Studierende.** Professor Dr. M. Joseph. Mit 63 Abbildungen einschließlich 2 Tafeln nebst einem Anhang von 233 Rezepten. 9. Aufl. (1921.) M. 135.—, geb. M. 240.—
- Lehrbuch der Herzkrankheiten.** Dr. P. Schrupp. Mit zahlreichen Abbildungen. Erscheint im September 1922.
- Die Methoden der Immunodiagnostik und Immunotherapie und ihre praktische Verwertung.** Prof. Dr. Julius Citron. Vierte, erweiterte und verbesserte Auflage. Erscheint im Herbst 1922.
- Der Mensch als Kraftmaschine.** Professor Dr. C. Oppenheimer. (1921.) M. 75.—
- Die Leberkrankheiten.** Für Studierende u. Ärzte. Professor Dr. A. Ewald †. Mit 37 Textabbildungen und 7 Tafeln in Vierfarbendruck. (1913.) M. 300.—, geb. M. 390.—
- Kompendium der Lichtbehandlung.** Dr. H. E. Schmidt †. Dritte Aufl., bearbeitet von Ober-Reg.-Med.-Rat Dr. O. Srauß. Mit 49 Abbildungen. (1921.) Steif broschiert M. 105.—
- Lehrbuch der Lungenkrankheiten.** Professor Dr. A. Baccmeister. Mit 103 Abbildungen und 3 farbigen Tafeln. 2. Auflage. (1921.) M. 330.—, geb. M. 450.—
- Einführung in die Medizinalstatistik.** Professor Dr. Karl Kiepkait. Mit 4 Abbildungen. (1919.) M. 90.—, geb. M. 150.—
- Mikromethodik.** Quantitative Bestimmung der Harn- und Blutbestandteile in kleinen Mengen für klinische und experimentelle Zwecke. Dr. med. et phil. Ludwig Pincussen. Mit 19 Abbildungen. (1921.) M. 84.—
- Theoretische u. klinische Pharmakologie.** Ein Lehrbuch für Studierende und Ärzte. Professor Dr. Franz Müller. (1921.) M. 75.—, geb. M. 135.—
- Grundriß der Physik für Studierende, besonders für Mediziner und Pharmazeuten.** Oberstabsarzt Dr. Walter Guttman. Mit 185 Abbildungen. 17.—20. Aufl. (1919.) Geb. M. 150.—
- Pathologische Physiologie.** Ein Lehrbuch für Studierende u. Ärzte. Abt. I: Die Funktionsstörungen des Herzens, der Gefäße und des Blutes. Geh. Rat Prof. Dr. H. E. Hering. (1921.) M. 108.—
- Physikalisches Praktikum des Nichtphysikers.** Theorie und Praxis der vorkommenden Aufgaben für alle, denen Physik Hilfswissenschaft ist. Dr. F. Grünbaum und Ingenieur Dr. R. Lindt. Mit 133 Abbildungen. 3. erweiterte und verbesserte Auflage besorgt von Baurat Dr. R. Lindt und Priv.-Doz. W. Möbius. (1921.) Geb. M. 180.—
- Medizinische Psychologie.** Ein Leitfaden für Studium und Praxis. Priv.-Doz. Dr. Ernst Kretschmar. Mit 22 Abbildungen. (1922.) M. 54.—, geb. M. 105.—
- v. Ziemßen's Rezepttaschenbuch für Klinik und Praxis.** 13., neubearbeitete Aufl. Professor Dr. H. Rieder und Dr. M. Zeller. Erscheint im Herbst 1922.
- Grundriß der gesamten Röntgendiagnostik innerer Krankheiten für Ärzte und Studierende.** Professor Dr. Fritz Munk. 2. Auflage. Mit 193 Abbildungen. (1921.) Geb. M. 330.—
- Therapeutische Technik für die ärztliche Praxis.** Ein Handbuch für Ärzte und Studierende. Herausgegeben von Geh. San.-Rat Prof. Dr. J. Schwalbe. 6. Auflage. Erscheint im Herbst 1922.
- Roth's klinische Terminologie.** Zusammenstellung der in der Medizin gebräuchlichen technischen Ausdrücke mit Erklärung ihrer Bedeutung u. Ableitung. Dr. E. Oberndörffer †. 9., neubearb. Auflage von Dr. Franz Dörbeck. (1919.) Geb. M. 420.—
- Kurzes Lehrbuch der Zoologie.** Für Studierende der Medizin und Ärzte. Professor Dr. A. Kühn. Erscheint im Herbst 1922.

Vorstehende Preise sind zuschlagsfrei
Anpassung an die Geldentwertung vorbehalten

Deutsche Medizinische Wochenschrift

Herausgeber:

Geh. San.-Rat Prof. Dr. Julius Schwalbe
Professor Dr. R. von den Velden — Professor Rott

Mit dem 14tägig erscheinenden Beiblatt
„Praemedicus“

Verbandsorgan der Vereinigung Deutscher Medizinalpraktikanten und
des Verbandes deutscher Medizinerschaften

Für Studierende, Medizinalpraktikanten und Ärzte in unbezahlter Stellung
auf die Hälfte ermäßigter Vorzugspreis

Die „D. M. W.“ ist das vielseitigste und lehrreichste medizinische Fachblatt deutscher
Sprache. Außer sorgfältig ausgewählten Aufsätzen hervorragender Kliniker, Krankenhaus-
ärzte und praktischer Ärzte sollen die mit großem Beifall aufgenommenen

spezialärztlichen Ratschläge für den Praktiker

aus der Feder allgemein anerkannter Fachgelehrter fortgesetzt werden. — Als Ergänzung
hierzu erscheinen Aufsatzreihen über

spezialärztliche diagnostische und therapeutische Technik.

Der Praktiker gewinnt damit allmählich ein für seine Bedürfnisse sehr geeignetes

Kompendium der gesamten spezialärztlichen Ausbildung.

Beiträge aus der Feder berufener Fachmänner werden regelmäßig veröffentlicht über den
jetzigen Stand bedeutungsvoller wissenschaftlicher Probleme.

Als zuverlässiger Wegweiser durch die therapeutische Literatur dient eine
kritisch-therapeutische Rundschau.

Seit April 1922 erscheint als neue Beilage eine
Sozialhygienische Rundschau.

Probenummer unberechnet und portofrei

RAUBER-KOPSCH

Lehrbuch und Atlas

der

Anatomie des Menschen

XI. Auflage

- Abt. 1. Allgemeiner Teil. 238 teils farbige Abbildungen. Gr. Lex. IV, 191 S. 1920.
• 5. Nervensystem. 415 teils farbige Abbildungen. Gr. Lex. IV, 480 S. 1920.
• 6. Sinnesorgane, Generalregister. 279 teils farbige Abbildungen. Gr. Lex. IV,
370 S. 1920.

XII. Auflage

- Abt. 2. Knochen, Bänder. 430 teils farbige Abbildungen. Gr. Lex. IV, 353 S. 1922.
• 3. Muskeln, Gefäße. 430 teils farbige Abbildungen. Gr. Lex. VII, 517 S. 1922.
• 4. Eingeweide. 471 teils farbige Abbildungen. Erscheint Anfang Oktober 1922.

In Anbetracht der starken Schwankungen bitte ich, die Preise in einer Buchhandlung oder
direkt beim Verlag zu erfragen. Aktuelle Preisverzeichnisse stehen auf Wunsch zur Verfügung

KOLEKCJA
SWF UJ

326

Biblioteka Gl. AWF w Krakowie



1800053143