

LEHRBUCH

DER

PHYSIOLOGIE DES MENSCHEN

VON

DR. ROBERT TIGERSTEDT

PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT HELSINGFORS (FINNLAND)

ERSTER BAND

~~UNIwersYTET ŁÓDZKI
ZAKŁAD FIZJOLOGII
UKŁADU NERWOWEGO~~

Dr. inż. 8.

DRITTE UMGEARBEITETE AUFLAGE

MIT 146 TEILWEISE FARBIGEN ABBILDUNGEN IM TEXT

W. Niemiński

LEIPZIG

VERLAG VON S. HIRZEL

1905

Von Tigerstedt, Lehrbuch der Physiologie des Menschen befindet sich eine englische
Übersetzung von Dr. J. R. Murlin in New York in Vorbereitung.

~~UNIwersYTET ŁÓDZKI~~
~~ZAKŁAD FIZJOLOGII~~
~~UKŁADU NERWOWEGO~~

~~Str. i us. 8.~~

*Oskunplowano angliškovo
L.L.*



8555

D 174/64
rcin.org.pl

100.-

Vorwort zur ersten Auflage.

Den Lehrstoff der Physiologie zu umgrenzen ist sehr schwierig, denn zur Physiologie gehören, wenn sie richtig aufgefaßt wird, große Abschnitte der gesamten medizinischen und biologischen Wissenschaften. Ein für Mediziner bestimmtes Lehrbuch kann indes die Aufgabe etwas beschränkter fassen, da ja der angehende Arzt Gelegenheit hat, sein Wissen bezüglich der Verrichtungen des Körpers bei seinen übrigen Studien reichlich zu ergänzen. Daher ist in diesem Buch, wie auch sonst üblich, nur dasjenige zusammengestellt, was man als unsere Kenntnisse von den Leistungen des normalen menschlichen Körpers bezeichnen kann. Die für die Auffassung der Vorgänge im Körper in vielerlei Beziehungen so bedeutungsvollen Erfahrungen der praktischen Medizin, der experimentellen Pathologie und der Pharmakologie werden daher zum größten Teil übergangen. Ebenso sind die Tatsachen der vergleichenden Physiologie nur ausnahmsweise berührt worden, da eine eingehendere Darstellung derselben den Umfang des Buches in einem nicht unerheblichen Grade vergrößert hätte.

Aus demselben Gesichtspunkte hat die in mehreren Lehrbüchern übliche kurze Darstellung der Histologie hier keinen Platz finden können. Ich betrachte dies nicht als Fehler, denn eine notwendigerweise nur ganz kurze und oberflächliche Übersicht der wichtigsten histologischen Tatsachen kann von keinem wirklichen Nutzen sein, da ja der Studierende jedenfalls eine ausführlichere Kenntnis von dem feineren Bau des Körpers braucht und sich diese aus den dieser Aufgabe speziell gewidmeten Lehrbüchern holen muß. Ich verkenne also durchaus nicht die große Bedeutung der Histologie für die Physiologie, sondern finde es im Gegenteil geboten, beim Studium eines Lehrbuches dieser Wissenschaft ein solches der Histologie (und der Anatomie) immer zur Seite zu haben, um die physiologischen Tatsachen mit den histologischen und anatomischen zu kombinieren.

Auch die physiologische Chemie ist so weit entwickelt, daß sie immer mehr Anspruch darauf machen kann, als eine selbständige Wissenschaft betrachtet zu werden. Auf der anderen Seite ist es aber nicht möglich, die Physiologie ohne Bezugnahme auf die chemischen Vorgänge im Körper darzulegen. Wenn ich also gezwungen bin, auch die physiologische Chemie hier zu berühren, so habe ich indes bei der Erörterung derselben nur das Allerwichtigste mitgenommen und weise in Bezug auf alle Einzelheiten und kontroverse Fragen auf die Lehrbücher der physiologischen Chemie hin. Bei Ausarbeitung der betreffenden Abschnitte habe ich von meinem verehrten Freunde, Herrn Prof. Dr. K. A. H. MÖRNER, sehr wertvolle Ratschläge bekommen.

Ich erwähne noch, daß sich die Darstellung der chemischen Vorgänge im Körper wesentlich auf die Lehrbücher von HAMMARSTEN und NEUMEISTER stützt. Der kundige Leser wird auch finden, daß ich die in den letzten

Jahren erschienenen physiologischen Monographien vielfach benutzt habe; besonders ist zu erwähnen, daß die „Allgemeine Physiologie“ von VERWORN und „Die Zelle und die Gewebe“ von O. HERTWIG die Hauptquellen für das Kapitel von den Elementarorganismen bilden.

Betreffend die Physiologie der Sinnesorgane bemerke ich, daß ich dieselbe in diesem Buche hauptsächlich aus dem Gesichtspunkte des praktischen Arztes bearbeitet habe; auf Grund dessen sind die physikalischen Bedingungen der Sinnesempfindungen ziemlich ausführlich dargestellt worden, während die ins Grenzgebiet zwischen Physiologie und Psychologie fallenden, an und für sich so außerordentlich bedeutungsvollen Untersuchungen über die Sinneswahrnehmungen nur in ihren grössten Umrissen besprochen werden, da eine eingehende Erörterung derselben den Umfang des Buches wesentlich vergrößert hätte.

In Bezug auf die Zitation von Autorennamen habe ich versucht, einen Mittelweg zwischen den in mehreren Lehrbüchern vorkommenden sehr zahlreichen Angaben und dem in anderen Lehrbüchern stattfindenden gänzlichen Mangel an solchen einzuhalten. Nachdem das Buch jetzt fertig vorliegt, fürchte ich jedoch, daß es mir nicht immer gelungen ist, diesen richtigen Mittelweg gefunden zu haben.

Die wenigen Literaturangaben wollen nur den Leser auf die neueren monographischen Darstellungen der betreffenden Abschnitte aufmerksam machen. Vielleicht hätte ich das von HERMANN redigierte „Handbuch der Physiologie“ überall anführen sollen; ich begnüge mich aber, dasselbe hier ein- für allemal zu zitieren.

Unter den zahlreichen, schönen Illustrationen, welche ich der Liberalität des Herrn Verlegers verdanke, habe ich die Mehrzahl aus Originalarbeiten des bei jeder Figur zitierten Autors genommen. Die Figuren 1—3, 5, 9, 11, 53, 59, 75, 78, 83—85, 117, 118 sind mit Bewilligung der Verlags-handlung der „Physiologischen Graphik“ von LANGENDORFF entlehnt.

Stockholm, 1. Mai 1897.

Vorwort zur dritten Auflage.

Unter Beibehaltung derselben Grundsätze, denen ich in den früheren Auflagen dieses Buches gefolgt bin, habe ich in der vorliegenden Auflage fast sämtliche Kapitel eingehend umgearbeitet. Hierbei sind mir die in den „Ergebnissen der Physiologie“ enthaltenen monographischen Darstellungen von sehr großem Nutzen gewesen, und ich will den für ein tieferes Studium der modernen Physiologie interessierten Leser auf dieses Sammelwerk ganz besonders aufmerksam machen.

Die neuere Literatur konnte im ersten Bande grösstenteils nur bis Ende 1903 berücksichtigt werden. Bei der Revision des zweiten Bandes habe ich auch die Literatur der ersten Hälfte dieses Jahres benutzen können.

Helsingfors, 1. Oktober 1904.

Robert Tigerstedt.

Inhalt.

	Seite
Vorwort	III
Einleitung	1
Erstes Kapitel. Allgemeine physiologische Methodik	4
§ 1. Die physikalischen, chemischen und histologischen Methoden	4
§ 2. Die Operationen an lebenden Tieren (Vivisektionen)	5
§ 3. Versuche an überlebenden Organen	7
§ 4. Die graphische Methode	7
a. Die Registrierapparate	9
b. Die Zeitbestimmung	11
c. Die Schreibvorrichtungen	12
d. Einige Beispiele von der Anwendung der graphischen Methode	13
e. Die Registrierung durch Luftübertragung	14
f. Die Registrierung durch die Photographie	16
Zweites Kapitel. Die Elementarorganismen	17
§ 1. Allgemeines über die Elementarorganismen	17
a. Die Zelle als Elementarorganismus	17
b. Die Wechselwirkungen zwischen Kern und Protoplasma	19
c. Die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Protoplasmas	22
d. Zur Morphologie des Protoplasmas	24
§ 2. Die Lebenserscheinungen der Elementarorganismen	26
a. Einleitende Übersicht	26
b. Die Stoffaufnahme	35
c. Die Verdauung	43
d. Die oxydativen Vorgänge	45
e. Die Abgabe der Zersetzungsprodukte	47
f. Die Sekretion	48
g. Die Bewegungserscheinungen	49
h. Die Lichtproduktion	52
i. Die Wärmebildung	53
k. Die Erzeugung von Elektrizität	54

	Seite
§ 3. Die Einwirkung der Reize auf die Elementarorganismen	58
a. Von den Reizmitteln im allgemeinen	58
b. Die automatische Reizung	61
c. Die chemische Reizung	62
d. Die mechanische Reizung	65
e. Die Reizung durch das Licht	66
f. Die Reizung durch die Wärme	69
g. Die elektrische Reizung	70
h. Kosmische Einflüsse	73
i. Die Erregungsleitung	73
k. Durch die Reizung hervorgerufene assimilatorische Vorgänge	74
l. Lähmung und Ermüdung	77
§ 4. Der Tod	78
Drittes Kapitel. Die chemischen Bestandteile des Körpers	80
§ 1. Die N-haltigen Substanzen	80
a. Die einfachen Eiweißkörper	80
b. Die zusammengesetzten Eiweißkörper	89
c. Dem Eiweiß nahe stehende Substanzen	91
d. Übrige N-haltige Substanzen	92
§ 2. Die N-freien Substanzen	93
a. Die Fette	93
b. Das Cholesterin	94
c. Die Kohlehydrate	94
Viertes Kapitel. Der Stoffwechsel und die Ernährung	97
Erster Abschnitt. Der Stoffwechsel	98
§ 1. Zur Methodik der Stoffwechselversuche	98
a. Die Einnahmen	98
b. Die Bestimmung der Ausgaben	98
c. Die Verteilung der einzelnen Elemente auf die verschiedenen Ausscheidungen	103
d. Beispiel eines Stoffwechselversuches	105
§ 2. Die potentielle Energie der Nahrungsstoffe	106
§ 3. Der Stoffwechsel beim Hunger	109
a. Der allgemeine Zustand beim Hunger	110
b. Der Stoffwechsel beim Hunger	111
c. Der Substanzverlust der verschiedenen Organe beim Hunger	113
§ 4. Der Stoffwechsel bei Zufuhr von Nahrung	114
a. Die Eiweißzersetzung bei Zufuhr verschiedener Eiweißmengen	114
b. Der Gesamtstoffwechsel bei Zufuhr von Eiweiß	118
c. Der Stoffwechsel bei Zufuhr von Fett	120
d. Der Stoffwechsel bei Zufuhr von Kohlehydraten	121
e. Zusammenfassung	123
f. Der Stoffwechsel bei Zufuhr von Albumosen, Leim, Fettsäuren, Zellulose usw.	125
§ 5. Der Stoffwechsel bei der Muskelarbeit	129
§ 6. Die Einwirkung der umgebenden Temperatur auf den Stoffwechsel	134

§ 7.	Der Stoffwechsel bei verschiedenen großen Tieren	138
§ 8.	Der Ansatz vom Eiweiß im Körper	142
§ 9.	Der Ansatz von Kohlehydraten im Körper	147
§ 10.	Der Ansatz von Fett im Körper	153
§ 11.	Die anorganischen Nahrungsstoffe	155
	a. Allgemeines	155
	b. Der Phosphor	157
	c. Calcium und Magnesium	159
§ 12.	Die Genußmittel	160
§ 13.	Zur Theorie des Stoffwechsels	160

Zweiter Abschnitt. **Die Ernährung des Menschen** 164

§ 1.	Die Ausnützung der Nahrungsstoffe	165
	a. Die Ausnützung des Eiweißes	165
	b. Die Ausnützung des Fettes und der Kohlehydrate	165
	c. Die Ausnützung gemischter Kost und praktische Konsequenzen	166
§ 2.	Der Nahrungsbedarf des erwachsenen Menschen	168
§ 3.	Die Ernährung im jugendlichen Alter	173
§ 4.	Die Zusammensetzung der Kost aus verschiedenen Nahrungsmitteln	175

Fünftes Kapitel. **Das Blut** 178

§ 1.	Die Blutmenge des Körpers	178
§ 2.	Die geformten Blutbestandteile	179
	a. Die roten Blutkörperchen	179
	b. Die farblosen Blutkörperchen	185
	c. Die Blutplättchen	186
§ 3.	Das Blutplasma	186
	a. Die chemische Zusammensetzung des Plasmas	186
	b. Die Gerinnung des Blutes	191
§ 4.	Die quantitative Zusammensetzung des Blutes	193

Sechstes Kapitel. **Der Kreislauf des Blutes** 194

Erster Abschnitt. **Allgemeine Übersicht der Blutbewegung** 195

Zweiter Abschnitt. **Die Bewegung des Herzens** 196

§ 1.	Die Formveränderungen des Herzens bei der Systole	196
	a. Bau der Kammerwand	197
	b. Die Formveränderungen des Herzens	198
§ 2.	Die Regulierung der Blutströmung durch das Herz	200
	a. Die Atrioventrikularklappen	200
	b. Die Semilunarklappen	201
§ 3.	Die Herztöne	202
§ 4.	Die Druckveränderungen im Herzen während seiner Tätigkeit	203
	a. Technik	203
	b. Die Druckschwankungen in den verschiedenen Herzabteilungen	204

	Seite
§ 5. Der Herzstoß	207
§ 6. Die zeitlichen Verhältnisse der Herzbewegung	212
§ 7. Die Füllung des Herzens während der Diastole	212
§ 8. Die Kraft und Arbeit des Herzens	214
a. Die Kraft des Herzens.	214
b. Die Arbeit der Herzkammern	214
§ 9. Die Eigenschaften des Herzmuskels	216
a. Die Natur der Herzkontraktion	216
b. Die Ernährung des Herzens	217
c. Das Verhalten des Herzmuskels bei direkter Reizung	220
§ 10. Die Ursache der rhythmischen Tätigkeit des Herzens	222
§ 11. Die zentrifugalen Herznerven	226
a. Die hemmenden Herznerven	227
b. Die beschleunigenden Herznerven	230
§ 12. Herzreflexe	232
§ 13. Die Zentren der Herznerven	234
§ 14. Die Zahl der Herzschläge	236
Dritter Abschnitt. Die Strömung des Blutes in den Gefäßen	238
§ 1. Die Strömung einer Flüssigkeit in starren Röhren	238
§ 2. Die Strömung einer Flüssigkeit in elastischen Röhren.	242
§ 3. Die Strömung des Blutes in den Arterien.	243
a. Die Elastizität der Arterienwand	243
b. Die Methoden für die Bestimmung des Blutdruckes	244
c. Die Größe des Blutdruckes	246
d. Die Geschwindigkeit des Blutes in den Arterien	251
§ 4. Der Arterienpuls.	256
a. Die Wellenbewegung in elastischen Röhren	256
b. Der Arterienpuls.	257
§ 5. Allgemeine Übersicht über die Bewegung des Blutes in den Arterien	262
§ 6. Die Strömung des Blutes in den Kapillaren	263
§ 7. Die Strömung des Blutes in den Venen.	268
a. Druck und Geschwindigkeit in den Venen	268
b. Mechanismen, welche die Blutströmung in den Venen erleichtern	270
§ 8. Der kleine Kreislauf und die respiratorischen Variationen des Blutdruckes	272
a. Die Lungenzirkulation	272
b. Die respiratorischen Variationen des Blutdruckes	274
§ 9. Die gefäßverengenden Nerven.	276
§ 10. Die gefäßweiternden Nerven	279
§ 11. Die Gefäßreflexe	281
§ 12. Die Zentren der Gefäßnerven	284
§ 13. Allgemeines über die Blutverteilung im Körper.	285
a. Mechanische Einwirkungen	286
b. Die Einwirkung der Gefäßnerven	286

	Seite
Siebentes Kapitel. Die Verdauung	288
Erster Abschnitt. Die Verdauungssäfte	289
§ 1. Allgemeine Übersicht	289
§ 2. Der Speichel	292
§ 3. Der Magensaft	295
a. Die Säure des Magensaftes	296
b. Das Pepsin	297
c. Das Labenzym	300
d. Das Magensteapsin	301
§ 4. Der Pankreassaft	302
a. Die amylytischen Enzyme	303
b. Das proteolytische Enzym	304
c. Das lipolytische Enzym	304
§ 5. Die Galle	305
§ 6. Der Darmsaft	307
Zweiter Abschnitt. Die Absonderung der Verdauungssäfte.	308
§ 1. Allgemeine Übersicht	308
§ 2. Die Speicheldrüsen	311
a. Die Absonderungsnerven	311
b. Die bei der Sekretion auftretenden morphologischen Veränderungen	315
c. Der Verlauf der Speichelabsonderung	318
§ 3. Die Drüsen der Magenschleimhaut	319
a. Die Absonderungsnerven	319
b. Die Drüsen der Magenschleimhaut	323
c. Warum digeriert sich der Magen nicht selbst?	327
§ 4. Die Bauchspeicheldrüse	327
a. Die Absonderungsnerven	327
b. Die morphologischen Veränderungen in der Bauchspeicheldrüse .	330
§ 5. Die Leber und die Gallenabsonderung	331
a. Die allgemeinen Erscheinungen der Gallenabsonderung	331
b. Die Abhängigkeit der Gallenabsonderung von der Blutzufuhr . .	333
c. Die ableitenden Gallenwege und die Abgabe der Galle bei der Verdauung	334
§ 6. Die Drüsen des Darmes	335
a. Die Drüsen des Dünndarmes	335
b. Die Drüsen des Dickdarmes	337
Dritter Abschnitt. Die Bewegungen des Verdauungsrohres	338
§ 1. Das Kauen	338
§ 2. Das Saugen	339
§ 3. Das Schlucken	340
§ 4. Die Bewegungen des Magens	345
a. Die Bewegungen des Magens an und für sich	345
b. Die Entleerung des Magens	347
c. Das Erbrechen	348
§ 5. Die Bewegungen des Darmes	349

	Seite
Vierter Abschnitt. Die Verdauung in den verschiedenen Abteilungen des Verdauungsrohres	353
§ 1. Die Verdauung in der Mundhöhle	354
§ 2. Die Verdauung im Magen	355
§ 3. Die Verdauung im Darm	358
§ 4. Die Bildung der Faeces und die Defäkation	362
 Achtes Kapitel. Die Aufsaugung	 365
§ 1. Die Aufsaugung an und für sich	365
§ 2. Die Aufsaugung der Kohlehydrate	367
§ 3. Die Aufsaugung des Fettes	368
§ 4. Die Aufsaugung der Eiweißstoffe	369
§ 5. Die Aufsaugung der Aschebestandteile	371
 Neuntes Kapitel. Die Atmung	 374
Erster Abschnitt. Die Atembewegungen	374
§ 1. Die Lungenelastizität und der intrathorakale Druck	374
§ 2. Die Inspiration	376
a. Die Registrierung der Atembewegungen	376
b. Die Bewegungen der Rippen	378
c. Die Bewegungen des Zwerchfells	380
§ 3. Die Expiration	381
§ 4. Die Zahl der Atemzüge	383
§ 5. Der Luftwechsel in den Lungen	383
§ 6. Die konkomitierenden Atembewegungen	385
§ 7. Besondere Formen von Atembewegungen	386
§ 8. Die Druckveränderungen in den Luftwegen bei den verschiedenen Atmungsphasen	387
§ 9. Die Atmungsgeräusche	388
§ 10. Schutzeinrichtungen für die Lungen	388
Zweiter Abschnitt. Die Innervation der Atembewegungen	390
§ 1. Die zentrifugalen Atmungsnerven	390
§ 2. Das Atmungszentrum	391
§ 3. Die Atmungsreflexe	394
a. Die Reflexe durch die NN. vagi	395
b. Die von dem Gehirn nach dem Kopfmark verlaufenden Fasern	397
c. Sonstige Atmungsreflexe	398
§ 4. Die normale Reizung des Atmungszentrums	399
Dritter Abschnitt. Die Blutgase	402
§ 1. Methodik	402
§ 2. Die Absorption von Gasen in Flüssigkeiten	403

Seite

§ 3. Die Blutgase	405
a. Der Stickstoff und das Argon	405
b. Der Sauerstoff	405
c. Die Kohlensäure	408
d. Die Menge der Blutgase	410
e. Die Verteilung der Blutgase auf die Blutkörperchen und das Plasma	410
Vierter Abschnitt. Der respiratorische Gaswechsel	411
§ 1. Der Mechanismus des Gaswechsels zwischen Blut und Alveolarluft	411
§ 2. Der Gaswechsel zwischen Blut und Gewebsflüssigkeit	414
§ 3. Die durch die Respiration hervorgerufenen Veränderungen der eingeatmeten Luft	415
§ 4. Die absolute Größe des respiratorischen Gaswechsels	418
Zehntes Kapitel. Die Gewebsflüssigkeit und ihre Bewegung	419
§ 1. Die chemischen Eigenschaften der Lymphe	420
§ 2. Die Bewegung der Gewebsflüssigkeit	420
§ 3. Die Bildung der Gewebsflüssigkeit	422
§ 4. Die Lymphdrüsen	425
§ 5. Anhang. Die Resorption aus den serösen Räumen	426
Elftes Kapitel. Die Wechselwirkungen der Organe im Tierkörper	428
§ 1. Die osmotischen Erscheinungen	428
§ 2. Die durch die Stoffwechselprodukte vermittelten Einwirkungen der Organe aufeinander	429
a. Allgemeines	429
b. Die Hoden	430
c. Die Eierstöcke	431
d. Die Schilddrüse	432
e. Die Bauchspeicheldrüse	437
f. Die Nebennieren	439
g. Der Hirnanhang	443
h. Die Nieren	444
i. Die Milz	444
Zwölftes Kapitel. Der Abbau der Nahrungsstoffe im Körper	445
§ 1. Der Abbau des Eiweißes	445
§ 2. Der Abbau der Kohlehydrate	451
§ 3. Der Abbau der Fette	453
Dreizehntes Kapitel. Die Ausscheidungen des Körpers	454
Erster Abschnitt. Der Harn und die Harnausscheidung	456
§ 1. Der Harn	456
a. Die allgemeinen Eigenschaften des Harns	456
b. Die Zusammensetzung des Harns	458

	Seite
§ 2. Die Harnausscheidung	463
a. Der Bau der Niere	463
b. Der Mechanismus der Harnausscheidung	465
§ 3. Die Entleerung des Harns	470
a. Die Ureteren	470
b. Die Harnblase	470
Zweiter Abschnitt. Die Ausscheidungen durch die Haut.	474
§ 1. Die Talgdrüsen	474
§ 2. Der Schweiß und die Schweißabsonderung	475
a. Der Schweiß	475
b. Die Schweißabsonderung	476
§ 3. Die sogenannte insensible Perspiration durch die Haut	477
§ 4. Die Resorption durch die Haut	477
 Vierzehntes Kapitel. Die Körpertemperatur und ihre Regulierung	 478
§ 1. Die Körpertemperatur des Menschen	478
§ 2. Die Quelle der tierischen Wärme	483
§ 3. Der Wärmeverlust des Körpers	484
§ 4. Der Schutz gegen Wärmeverlust	486
§ 5. Die Regulierung der Körpertemperatur	489
a. Die Regulierung des Wärmeverlustes	490
b. Die Zentren der Wärmeregulierung	491

Berichtigungen.

Seite 108, Zeile 15 von unten lies zersetztes statt angesetztes

Seite 108, Zeile 14 von unten lies angesetztes statt zersetztes

Seite 124, Zeile 6 von oben ist folgendes Stück ausgefallen:

Eine solche Versuchsreihe verdanken wir MAGNUS-LEVY, welcher untersuchte, wie sich der respiratorische Gaswechsel beim Hunger und nach Zufuhr einer verschiedenartig zusammengesetzten Nahrung im Laufe des Tages veränderte. Die Probenahme dauerte jedesmal 25—35 Minuten.

Einleitung.

Die wissenschaftliche Physiologie hat die Aufgabe, die Leistungen des Tierleibes festzustellen und sie aus den elementaren Bedingungen desselben mit Notwendigkeit herzuleiten (LUDWIG).

Der Tierkörper ist aus einer großen Menge verschiedener Organe zusammengesetzt. Die nächste Aufgabe der Physiologie besteht also darin, zu untersuchen, welche Leistungen von jedem einzelnen Organe ausgeführt werden, zu studieren, wie sich diese Verrichtungen unter dem Einfluß verschiedener Variabeln gestalten, sowie hierbei so genau wie möglich auch die Intensität der Leistung unter verschiedenen Verhältnissen festzustellen.

Unter denjenigen Variabeln, deren Einfluß auf die Leistungen der Organe zu untersuchen ist, steht die gegenseitige Einwirkung der Organe aufeinander und die dadurch bedingte vielfache Wechselwirkung, die zwischen denselben stattfindet, obenan. Nur durch die Untersuchung dieser Einwirkung können wir zur wirklichen Feststellung der Leistungen der Organe gelangen und eine befriedigende Kenntnis davon erhalten, wie der Bestand und die Leistungen des Gesamtkörpers das Resultat der Tätigkeit sämtlicher einzelner Organe werden können.

Bei dem Studium der elementaren Bedingungen für die Leistungen der Organe kommen wir in den meisten Fällen dazu, als solche die Tätigkeit der elementaren Bestandteile des Körpers, der Zellen und der Gewebe, aus welchen der Körper zusammengesetzt ist, zu bezeichnen. Je weiter die moderne Physiologie fortschreitet, um so deutlicher stellt es sich heraus, daß die Zelle oder, wie sie von BRÜCKE treffend genannt wird, der Elementarorganismus nicht nur in morphologischer, sondern auch in physiologischer Hinsicht die wirkliche Einheit im Körper darstellt. Die meisten bei dem lebendigen Körper stattfindenden elementaren Prozesse zeigen uns, daß die merkwürdigen Eigenschaften der lebendigen Substanz von viel verwickelteren Umständen abhängig sind, als die exakte Naturforschung unserer Zeit hat aufklären können, und bei den meisten physiologischen Fragen, wo die Forschung genügend weit vorgeschritten ist, um irgend welche einigermaßen begründeten theoretischen Schlußfolgerungen

zuzulassen, hat es sich herausgestellt, daß die elementaren Bedingungen für die Leistungen der Organe und Gewebe gerade in einer Lebenstätigkeit der Elementarorganismen liegen. Ich brauche wohl hier kaum zu betonen, daß damit keine wirkliche Theorie, d. h. eine mechanische Erklärung der betreffenden Erscheinungen, gegeben ist. Wenn wir die Leistungen der Organe auf die Lebenstätigkeit der Elementarorganismen zurückführen, haben wir nichts anderes getan, als darauf hingedeutet, wo die Lösung des Problems wahrscheinlich zu suchen ist, ohne darum tiefer in dasselbe eingedrungen zu sein.

Ich will ausdrücklich bemerken, daß diese Auffassung gar nicht bedeutet, daß sich in dem lebendigen Körper Kräfte von prinzipiell anderer Art als diejenigen, welche bei der toten Natur herrschen, vorfinden sollten. Die Grundanschauung, welche die gesamte moderne Naturforschung charakterisiert, ist die, daß jede Erscheinung die notwendige Folge gewisser tätiger Ursachen ist, welche die betreffende Erscheinung immer hervorrufen, wenn sie unter denselben Bedingungen zusammenwirken; die Energie, die bei jedem Naturprozeß, welcher Art er auch sein mag, die wirkende Ursache darstellt, wird nie vernichtet und nie von neuem geschaffen; sie kann verschiedene Formen annehmen, von der einen Form zur anderen übergehen, ist aber immer ihrer Intensität nach unverändert.

Dieses Prinzip von der Erhaltung der Energie, das zuerst von J. R. MAYER, J. P. JOULE, L. A. COLDING und H. HELMHOLTZ (1842—1847), ausgesprochen wurde, ist auch innerhalb der Physiologie die Grundlage für jedes wissenschaftliche Denken. Wir behaupten, daß auch bei denjenigen Prozessen, welche in dem lebendigen Körper stattfinden und die wir als Leben zusammenfassen, das Prinzip von der Erhaltung der Energie gültig ist, und damit haben wir die physiologische Forschung auf die feste Basis der exakten Naturforschung gestellt, wenn wir auch noch nicht im stande sind, diese Anschauung auf die Lebenserscheinungen in ihren Einzelheiten durchzuführen, noch eine Mutmaßung aussprechen zu können, welches die eigentliche Ursache der Tätigkeit der lebendigen Substanz ist. Diese Auffassung der lebendigen Natur und der innerhalb derselben waltenden Kräfte ist etwas ganz anderes als der alte, nunmehr wohl endgültig beseitigte Vitalismus mit seinem von keinen Gesetzen gebundenen, launenhaft wechselnden, bald unerhört kräftigen, bald spurlos verschwindenden Gespenst — der Lebenskraft.

Die ganze unüberschauliche Tierreihe, von den höchsten zu den niedrigsten Tieren, ist der Gegenstand der physiologischen Forschung. Die Physiologie untersucht die Leistungen des Körpers und dessen elementare Bedingungen nicht bei einer einzelnen Tierart oder Tiergattung, obschon der von äußeren Umständen bedingte nahe Zusammenhang der Physiologie mit der Medizin es bewirkt hat, daß der Mensch und die ihm am nächsten stehenden Tiere bei der physiologischen Forschung wie beim Unterricht eine ganz besondere Ausnahmestellung eingenommen haben. Prinzipiell hat

die Physiologie dasselbe Interesse für alle Tiere, und in Bezug auf die elementaren Bedingungen des Lebens, die Zellentätigkeit und ihre Abhängigkeit von verschiedenen Variablen, sind wir genötigt, unser Forschungsgebiet noch mehr zu erweitern und uns von den anderen großen Gruppen lebendiger Wesen, von den Protisten und den Pflanzen, Erfahrungen zur Aufklärung und Vervollständigung derjenigen Resultate zu holen, welche wir durch die Untersuchung der entsprechenden Erscheinungen bei den Tieren gewonnen haben.

Der Physiologie liegt ferner ob, die Entwicklung der Lebenserscheinungen sowohl bei dem einzelnen Individuum, als auch durch die ganze Tierreihe hindurch zu studieren; sie wird hierdurch der vergleichenden Anatomie an die Seite gestellt, deren Aufgabe es ist, die Entwicklung der organischen Formen von den niedrigsten bis zu den höchsten zu erforschen. Hierbei dürfen wir aber nicht vergessen, daß die Physiologie eine exakte Naturwissenschaft ist; ihr genügt es nicht nachzuweisen, wie eine bestimmte Verrichtung zuerst in ihrer einfachsten Form erscheint und sodann immer mehr verwickelt und mannigfach wird, sie muß außerdem derselben eine mechanische Deutung geben. Die Untersuchung des elementaren Mechanismus der Erscheinung ist also auch hier das Hauptsächliche und Wichtige, und wollten wir das äußerste Ziel der Physiologie angeben, so könnten wir sagen, daß die Physiologie die mechanische Erklärung des ersten Ursprunges der lebendigen Wesen sowie ihrer von diesem Ursprung zu immer höheren Formen fortschreitenden Entwicklung geben soll. In das Gebiet der Physiologie würde also die mechanische Deutung der Ergebnisse der Morphologie fallen, und nach dieser Auffassung bildet sie die Spitze der gesamten biologischen Forschung. Daß wir uns mit unseren gegenwärtigen Kenntnissen nicht vorstellen können, wie dieses noch in weitester Ferne schwebende Ziel erreicht werden soll, brauche ich kaum zu bemerken.

Literatur. HELMHOLTZ, Über die Wechselwirkung der Naturkräfte und die darauf bezüglichen neuesten Ermittlungen der Physik (1854). — Über die Erhaltung der Kraft (1862) — in „Vorträge und Reden“ von HERMANN VON HELMHOLTZ. I. Braunschweig, Vieweg & Sohn.

ERSTES KAPITEL.

Allgemeine physiologische Methodik.

§ 1. Die physikalischen, chemischen und histologischen Methoden.

Bei ihrer Arbeit braucht die Physiologie alle Hilfsmittel der modernen Naturforschung, und wir sind bei der Behandlung physiologischer Fragen nicht selten gezwungen, die feinsten Präzisionsinstrumente, ja sogar die höchste mathematische Analyse zu benutzen. Die Physiologie der beiden höchsten Sinnesorgane, des Auges und des Ohres, ist schon so weit vorgeschritten, daß alles, was sich nicht auf unsere Empfindungen und Vorstellungen, sondern nur auf die rein physikalischen Bedingungen ihrer Entstehung bezieht, mit einer Kritik und Genauigkeit der Experimentierkunst behandelt werden kann, die diese Teile der Physiologie der exaktesten aller Naturwissenschaften, der Physik, ebenbürtig machen. Dasselbe gilt, wenigstens der Hauptsache nach, von der allgemeinen Physiologie der (quergestreiften) Muskeln und der Nerven. Hier haben die Elektrizitätslehre und mehrere andere Teile der Physik eine große Anwendung gefunden.

Das Studium der Blutverteilung im Körper stellt ein außerordentlich verwickeltes hydraulisches Problem dar; die Lehre von dem Gleichgewicht und den Ortsbewegungen des Körpers ist von rein mechanischem Standpunkt zu behandeln; bei der Erörterung des respiratorischen Gaswechsels in den Lungen und in den Geweben hat die Physiologie die physikalische Gastheorie theoretisch und experimentell zu verwerten, und die Lehre von der Wärmeökonomie des Körpers basiert natürlich auf der physikalischen Wärmelehre.

Kurz, fast alle Teile der Physik haben irgend welche direkte Bedeutung für unser Studium der Leistungen des Körpers.

In derselben Weise hat auch die Chemie für die physiologische Forschung eine umfassende Bedeutung. In erster Linie kommt hier die chemische Untersuchung der im Tierkörper enthaltenen oder demselben entstammenden Substanzen in Betracht. Die chemische Physiologie hat aber

außerdem auch die chemischen Veränderungen zu untersuchen, welche die in den Körper aufgenommenen Stoffe durch die in ihm stattfindenden Prozesse erleiden.

Über die Tätigkeit der Elementarorganismen liefert uns auch die mikroskopische Untersuchung sehr wertvolle Aufschlüsse und die histologischen Methoden haben daher innerhalb der Physiologie eine sehr große Anwendung.

Die Physiologie der Sinnesorgane und des zentralen Nervensystems steht zu der Psychologie und der Erkenntnistheorie in sehr naher Beziehung, oder vielmehr ein eingehendes Studium dieser Zweige der Physiologie ist ohne Kenntnis dieser Wissenschaften nicht möglich.

Endlich muß die Physiologie auch die Erfahrungen der Pathologie und der Pharmakodynamik in Betracht ziehen. Denn wie auch die Leistungen des Körpers durch die verschiedenartigsten krankhaften Veränderungen und Gifte beeinflusst werden, so werden sie doch nicht prinzipiell umgestaltet. Das Studium dieser Veränderungen muß selbstverständlich für unsere Auffassung der normalen Vorgänge äußerst wichtig sein.

Übrigens muß die Physiologie je nach der Art und Beschaffenheit der zu lösenden Probleme sich ihre eigenen Arbeitsmethoden schaffen, und wir wollen bei der folgenden Darstellung der Leistungen des Körpers, so weit dieses für unsere gegenwärtige Aufgabe nötig ist, die betreffenden Methoden darstellen. Es gibt aber in Bezug auf die physiologische Technik einige allgemeine Methoden und Versuchsanordnungen, welche am zweckmäßigsten hier im Zusammenhange besprochen werden.

§ 2. Die Operationen an lebenden Tieren (Vivisektionen).

Allerdings kann man über die Leistungen der Organe und des Gesamtkörpers wichtige Aufschlüsse ohne jeden operativen Eingriff erhalten, — sind ja doch alle unsere direkten Erfahrungen am Menschen unter solchen Umständen gewonnen. Es ist aber auf der anderen Seite in vielen Fällen notwendig, die Organe der unmittelbaren Untersuchung zugänglich zu machen. Wir sind daher oft gezwungen, an lebenden Tieren vielerlei Operationen auszuführen, welche die Geschicktheit und die Erfindungsgabe des Operateurs nicht selten auf eine harte Probe stellen.

Bei diesen Operationen werden die Tiere in der Regel durch Äther, Chloroform, Chloral, Morphin oder irgend ein anderes Narkotikum betäubt. Nur wenn der Versuchszweck es notwendig macht, wird die Operation am nicht-narkotisierten Tiere ausgeführt.

Bei manchen physiologischen Aufgaben muß das Tier nach Ende der Operation eine längere Zeit hindurch beobachtet werden. Dabei ist es notwendig, die anti- und aseptische Methodik der Chirurgen mit aller Sorgfalt durchzuführen.

Ferner ist es vielfach sehr vorteilhaft, die willkürlichen Bewegungen des Tieres bei dem Versuch zu unterdrücken, was durch Vergiftung mit dem amerikanischen Pfeilgift Curare erzielt wird. Da dieses Gift auch die bei der Respiration tätigen Muskeln lähmt, ist es notwendig, bei dem Tiere die sogen. künstliche Atmung zu unterhalten, was in der Regel in der Weise geschieht, daß durch einen Blasebalg Luft in einer nach der Größe des Tieres abgepaßten Menge in geeignetem Rhythmus in seine Lungen geblasen wird. Die Einblasung geschieht durch die Trachea, in welche eine, durch einen Schlauch mit dem Blasebalg verbundene Kanüle hineingeführt wird.

Bei allen Operationen, wo die Pleurahöhlen geöffnet werden müssen, ist ebenfalls die künstliche Atmung notwendig (VESALIUS um 1540).

Nachdem das Tier in dieser Weise vorbereitet ist, folgt der eigentliche Versuch, wobei sich zahlreiche verschiedene Einzelheiten je nach dem Zweck des Versuches darstellen, die sich jedoch nicht in gedrängte Form zusammenfassen lassen. Nur ein Umstand ist in diesem Zusammenhang besonders hervorzuheben.

Die verschiedenen Organe des Tierkörpers sind in der einen oder anderen Hinsicht vom zentralen Nervensystem beherrscht: teils verlaufen durch die zentrifugalen Nerven Impulse von diesem zu den peripheren Organen, teils werden durch die zentripetalen Nerven Nachrichten von den letzteren dem zentralen Nervensystem übertragen. Alle beide Arten von Nerven sind in den peripheren Nervenstämmen in der Regel miteinander vermischt.

Durch die zentripetalen Nerven können die zentrifugalen unter Vermittlung des zentralen Nervensystems, und zwar auch ohne Beteiligung des Bewußtseins in Tätigkeit versetzt werden. Letzterer Vorgang wird als Reflex bezeichnet.

Um die Einwirkung des zentralen Nervensystems auf ein Organ oder eine Verrichtung festzustellen, stehen eigentlich nur zwei Wege offen: man durchschneidet den betreffenden Nerven und beobachtet die infolge seiner Ausschaltung im entsprechenden Organe auftretenden Ausfallerscheinungen, oder auch versetzt man den Nerven durch künstliche Reizung in Tätigkeit und stellt die dabei im Organe stattfindenden Erscheinungen fest. In den meisten Fällen gibt die letztere Methode die eindeutigeren Resultate, denn die alleinige Durchschneidung des Nerven läßt uns nur in dem Falle bestimmte Folgerungen ziehen, wenn der betreffende Nerv im Momente der Durchschneidung selber durch Impulse vom zentralen Nervensystem aus erregt war, was aber lange nicht immer stattfindet.

Wenn der Nerv in seiner Kontinuität künstlich gereizt wird, so kann das dabei erzielte Resultat entweder die direkte Wirkung der in ihm enthaltenen zentrifugalen Fasern sein, oder ein durch die Reizung der zentripetalen Fasern ausgelöster Reflex oder gar die Äußerung einer bewußten Tätigkeit darstellen. Das Resultat und seine Deutung ist also hier äußerst

unsicher. Man kann sich aber vor diesem Übelstand schützen, wenn man den betreffenden Nerven durchschneidet und je nach dem Zwecke des Versuches das eine oder andere Ende desselben reizt. Die Erscheinungen, welche bei Reizung des peripheren Endes stattfinden, sind dann eine direkte Wirkung des gereizten Nerven; die bei Reizung des zentralen Endes auftretenden Erscheinungen sind dagegen unter der Mitwirkung des zentralen Nervensystems in der einen oder anderen Weise hervorgerufen.

Um die physiologische Bedeutung irgend eines Organes festzustellen, ist es vielfach von großem Nutzen, dasselbe zu extirpieren und das Tier am Leben zu erhalten. Die dann etwa auftretenden Ausfallserscheinungen erlauben zuweilen sehr wertvolle Schlußfolgerungen. Besonders gilt dies von solchen Organen, bei welchen, wie z. B. der Schilddrüse oder den Nebennieren, die direkte Beobachtung keine Andeutung einer Tätigkeit wahrnehmen kann. Auch beim Studium der Verrichtungen des Nervensystems stellen Exstirpationen, bezw. Durchschneidungen wichtige Untersuchungsmethoden dar. Jedoch darf nicht geleugnet werden, daß die Ergebnisse der Ausschaltungsversuche leider viel zu oft sehr schwer zu deuten sind und daß ihre Deutung durch unbeabsichtigte Nebenläsionen nicht selten noch mehr erschwert wird.

§ 3. Versuche an überlebenden Organen.

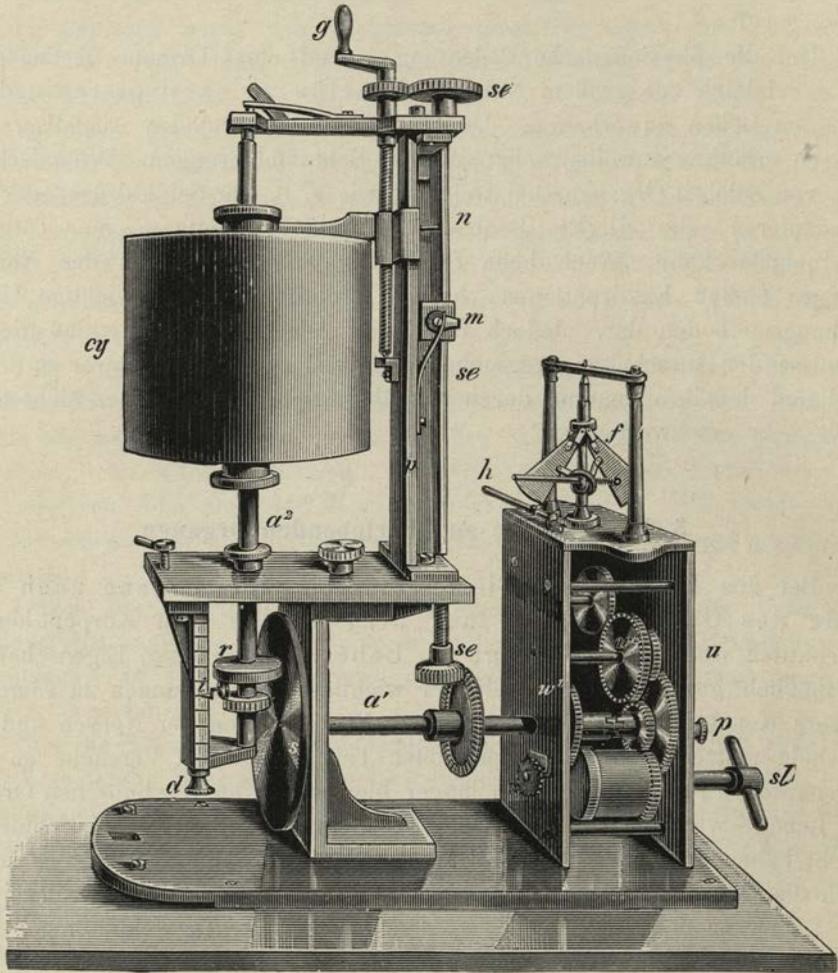
Bei den kaltblütigen Tieren bleiben viele Organe nach dem Tode des Gesamtkörpers, und wenn sie aus dem Körper herausgeschnitten werden, noch lange am Leben. Durch diese Eigenschaft ist es möglich gewesen, eine Fülle der wichtigsten Erfahrungen zu sammeln. Unsere Kenntnisse von den allgemeinen Eigenschaften der Nerven und der Muskeln stützen sich zum allergrößten Teil gerade auf Versuche an ausgeschnittenen Präparaten. Noch länger bleiben die ausgeschnittenen Organe am Leben, wenn man sie, wie es vor allem LUDWIG und seine Schule gemacht haben, mit Blut speist. Unter solchen Umständen gelingt es sogar, auch die Organe der Warmblüter lange nach dem Tode des Gesamtkörpers am Leben zu behalten. Die aus dem Körper herausgeschnittenen, noch leistungsfähigen Organe werden überlebende Organe genannt.

§ 4. Die graphische Methode.

Die Leistungen der Organe geben sich nicht selten durch eine Bewegung irgendwelcher Art äußerlich zu erkennen. Diese Bewegung verläuft in der Regel so schnell, daß ihre Einzelheiten mit dem Auge nicht zu verfolgen sind. Sie können aber sehr genau studiert werden, wenn man, wie es innerhalb der Physiologie LUDWIG (1847) zuerst getan hat,

Anordnungen trifft, wodurch die Bewegungen sich selbst auf eine bewegte Fläche aufzeichnen können (die graphische Methode)¹⁾.

Diese Methode hat innerhalb der meisten Zweige der Physiologie eine sehr große Anwendung, und es ist daher notwendig, daß wir dieselbe hier etwas näher darstellen.



Figur 1. Das Kymographion, nach Ludwig und Baltzar. $\frac{1}{16}$.

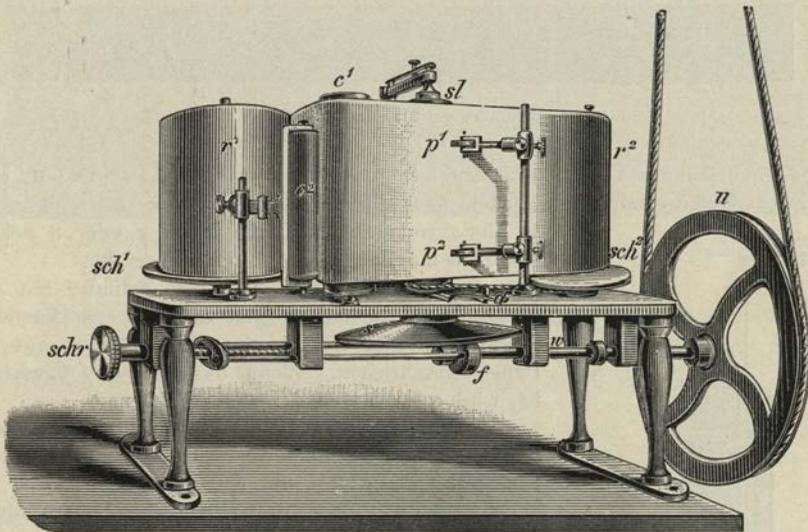
Bei jeder graphischen Registrierung kommen wesentlich zwei Apparate in Gebrauch, nämlich a) die Fläche, auf welche die Bewegung auf-

¹⁾ Die graphische Methode war schon früher in einzelnen Fällen (von WATT, W. WEBER u. a.) benutzt, wurde aber vergessen und dann im Jahre 1847 von LUDWIG und MORIN selbständig wieder erfunden.

geschrieben (registriert), und b) die Vorrichtung, mit welcher die zu untersuchende Bewegung auf die registrierende Fläche übertragen wird.

a. Die Registrierapparate.

Die im Laufe der Zeit gebauten Registrierapparate sind sehr zahlreich und für verschiedene Zwecke konstruiert. Es ist selbstverständlich, daß die Schnelligkeit, mit welcher die registrierende Fläche bewegt werden soll, nach der Schnelligkeit der zu registrierenden Bewegung abgepaßt werden muß, so daß sie um so größer wird, je schneller diese Bewegung ist. An vielen Registrierapparaten hat man Vorrichtungen ge-

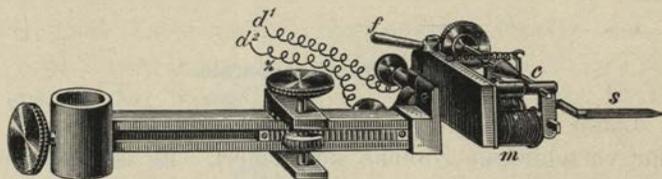


Figur 2. Kymographion mit Papier ohne Ende, nach Ludwig und Baltzar. $\frac{1}{7}$.

troffen, mittelst welcher die Geschwindigkeit innerhalb ziemlich weiter Grenzen verändert werden kann; solche Apparate haben daher eine sehr große Anwendbarkeit. Andere Apparate sind dagegen nur für ganz bestimmte Zwecke konstruiert und haben nur eine beschränkte Verwendung.

Als Beispiel der Registrierapparate will ich den von BALTZAR nach LUDWIGS Angaben konstruierten hier beschreiben; die Beschreibung einer größeren Zahl von Registrierapparaten ist natürlich hier nicht möglich. Dieser Apparat, das Kymographion (Fig. 1), besteht aus einem rotierenden Zylinder (*cy*), welcher durch ein Uhrwerk (*u*) getrieben wird und je nach Belieben vertikal oder horizontal gestellt werden kann. Das Uhrwerk setzt eine große Friktionsscheibe (*s*) in Bewegung; diese Scheibe liegt an der Friktionswelle (*r*) an, welche an der Achse des Registrierzylinders (*a₂*) befestigt ist. Bei der Bewegung der großen Scheibe wird daher der Zylinder gedreht. Die Geschwindigkeit der Bewegung kann in zweierlei Weise ver-

ändert werden, nämlich 1) dadurch, daß die Welle (r') in verschiedener Entfernung vom Mittelpunkt der Scheibe (s) eingestellt wird — je weiter sie sich davon befindet,



Figur 3. Elektrisches Signal, nach Deprèz. $\frac{2}{3}$.

um so schneller wird bei gleichbleibender Geschwindigkeit der Scheibe die Bewegung des Registrierzylinders; und 2) dadurch, daß die Räder des Uhrwerks in verschiedener



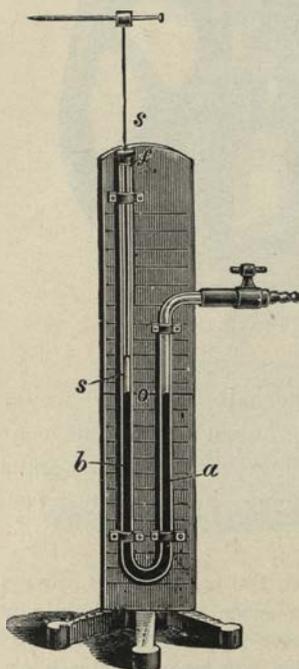
Figur 4. Stimmgabelkurve, 100 Schwingungen in 1 Sekunde.

Weise gegeneinander verstellt werden. Der Umfang des Registrierzylinders beträgt 500 mm, und eine Umdrehung wird je nach der Stellung der Zahnräder und der Welle an der Trommelachse in 90 Minuten oder 3 Sekunden mit allen möglichen Abstufungen ausgeführt.

Vor dem Versuch wird der Zylinder mit Glanzpapier straff überzogen und die zu registrierende Bewegung mittelst irgend einer Schreibfeder auf dieses Papier geschrieben. Wenn das Papier vollgeschrieben ist, wird es vom Zylinder abgeschnitten.

Das Papier wird in der Regel mit Ruß überzogen, und die Feder zeichnet die Bewegung, indem sie den Ruß wegkratzt. Um die Kurve aufzubewahren, wird die Zeichnung nach Wegschneiden des Papiers mit einer alkoholischen Harzlösung fixiert.

Auch wird zur Aufzeichnung der Bewegung eine mit Tinte gefüllte Feder benutzt. Eine solche bewegt sich aber mit viel größerer Friktion an der Schreibfläche und wird daher überall vermieden, wo es gilt, schnelle Veränderungen zu registrieren. Es kommen indessen Fälle vor, wo die Registrierung mit Tinte nur schwer zu vermeiden ist, wenn man nämlich eine Bewegung während einer verhältnismäßig langen Zeit zu registrieren hat. In solchen Fällen wendet man mit Vorteil statt der beruhten Trommel endloses Papier an, welches durch zweckmäßige Einrichtungen mit einer gewissen Geschwindigkeit abgewickelt wird. Figur 2 stellt einen derartigen Registrierapparat dar. Man hat auch Apparate konstruiert, bei welchen ziemlich lange Papierstreifen beruht und zu Versuchen der soeben beschriebenen Art verwendet werden können (HERING, FRANCK). Selbst diese Apparate

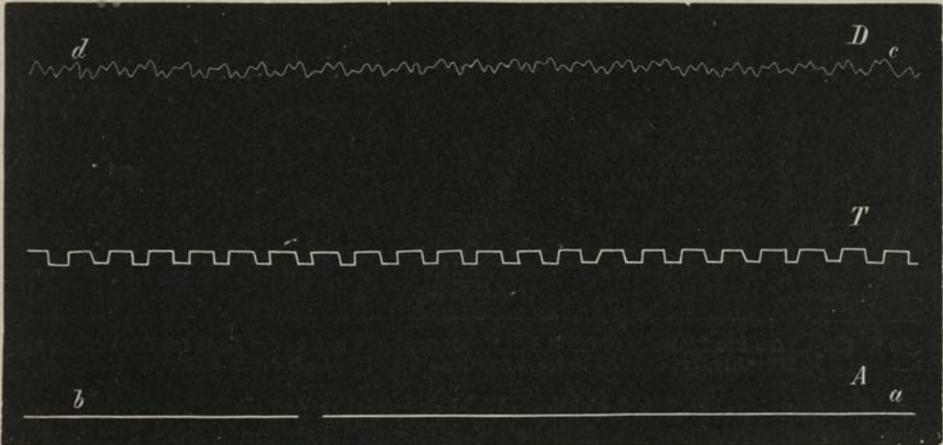


Figur 5. Registrierendes Quecksilbermanometer. $\frac{1}{5}$.

genügen aber nicht immer, sondern man ist unter Umständen gezwungen, mit Tinte zu schreiben.

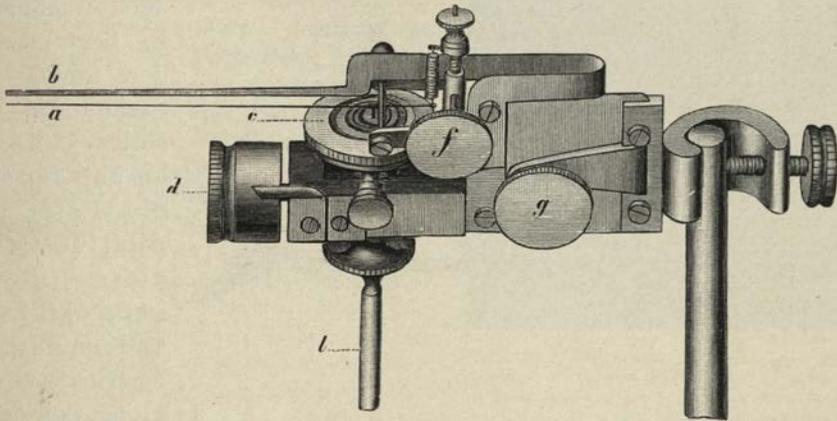
b. Die Zeitbestimmung.

Es ist aber nicht genug, eine in der einen oder anderen Weise bewegte Schreibfläche zu haben: man muß auch die Geschwindigkeit kennen, mit welcher sie vor der schreibenden Feder bewegt wird. Um die Ge-



Figur 6. Blutdruckkurve; Kaninchen. A, die Nulllinie; T, Zeit in Sekunden; D, der Blutdruck. Von rechts nach links zu lesen.

schwindigkeit möglichst gleichmässig zu machen, hat man auf die Konstruktion des Triebwerkes große Mühe verwandt; man kann aber auch bei dem einfachsten Triebwerkzeug die exaktesten Zeitbestimmungen erhalten,

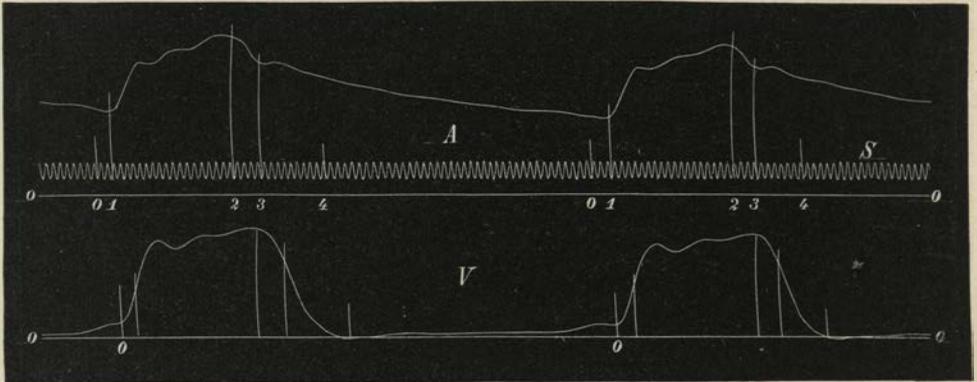


Figur 7. Elastisches Manometer, nach Hürthle-Gad. e, die elastische Membran, a, die Schreibfeder, b, Schreiber der Nulllinie, l, Leitungsrohr zu dem Blutgefäß.

wenn man nämlich am Papier eine Zeitmarkierung anordnet, was in der Regel durch die elektromagnetische Markiermethode stattfindet.

Ein Elektromagnet trägt an seinem Anker eine Schreibfeder, die auf die registrierende Fläche schreibt (Fig. 3). Der Strom zum Elektromagneten wird in regelmäßigen

Zeitabschnitten unterbrochen, und zwar entweder durch eine Sekundenuhr oder durch eine Stimmgabel mit bekannter Schwingungszahl. Im letzteren Falle muß natürlich der Anker des Elektromagneten sehr leicht beweglich sein. In dieser Weise erhält man auf dem Papier Zeitmarkierungen von dem in den Figuren 4, 6 (*T*) und 8 (*S*) dar-

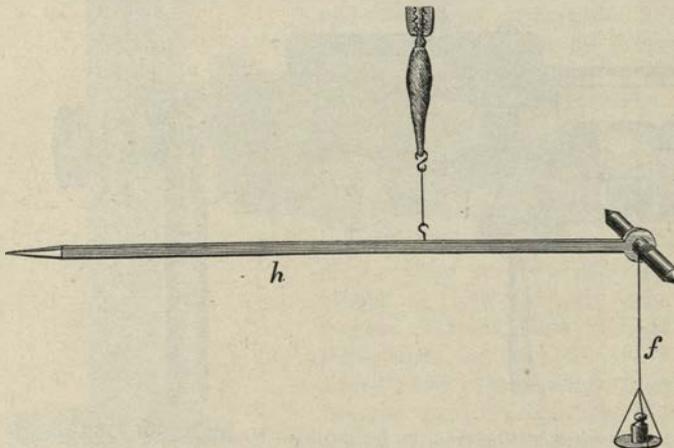


Figur 8. Kurven des Druckablaufes in der linken Herzkammer (*V*) und in der Aorta (*A*) des Hundes, nach Hürthle. *S*, die Zeit in $\frac{1}{100}$ Sekunden. Von links nach rechts zu lesen.

gestellten Aussehen, und bei richtiger Wahl der solcher Art markierten Zeitintervalle braucht die Umdrehungsgeschwindigkeit der Trommel keineswegs eine konstante zu sein, wengleich es jedoch in der Tat um so besser ist, je genauer der Gang des Registrierzylinders reguliert ist.

c. Die Schreibvorrichtungen.

Die Vorrichtungen, durch welche die Bewegung aufgeschrieben werden soll, bestehen aus einem Hebel, der die betreffende Bewegung in geeigneter Weise aufnimmt.



Figur 9. Muskelhebel zur Aufzeichnung „isotonischer“ Zuckungen.

Es liegt ganz in der Natur der Sache, daß der Schreibhebel an und für sich die Form und relative Größe dieser Bewegung nicht verändern darf. Jedoch bietet es sehr große Schwierigkeiten, dieser Anforderung ganz strengzugenügen.

Die hier in Frage kommenden Bewegungen werden nämlich aus verschiedenen Ursachen in der Regel in vergrößertem Maßstab aufgeschrieben; da nun dieselben nicht selten sehr schnell verlaufen, erteilen sie dem

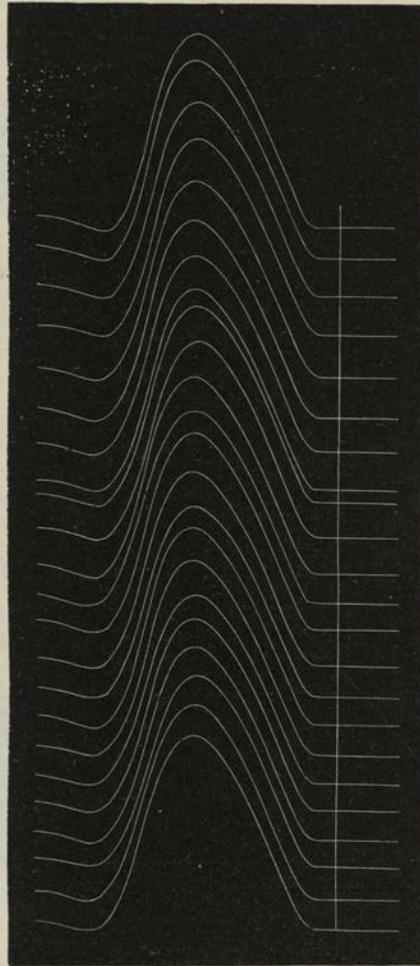
Schreibhebel eine große Geschwindigkeit, und es kann daher gar zu leicht geschehen, daß eine Schleuderung eintritt, wodurch die Kurve die zu registrierende Bewegung ganz falsch wiedergibt. Um diesen Fehler zu vermeiden, muß man daher die Masse der Schreibvorrichtungen tunlichst verringern und übrigens überall, wo man die graphische Registrierung verwendet, die Leistungsfähigkeit des benutzten Apparates für den vorliegenden Zweck genau prüfen.

d. Einige Beispiele von der Anwendung der graphischen Methode.

Die erste Anwendung der graphischen Methode innerhalb der Physiologie geschah, um den Blutdruck und dessen Variationen zu registrieren (LUDWIG 1847). Der Blutdruck in einer Arterie wird dadurch bestimmt, daß man in die Arterie eine Kanüle einbindet und diese mit einem U-förmigen, Quecksilber enthaltenden Rohr verbindet (Hg-Manometer, Fig. 5). In dem freien Schenkel des Manometers wird nun das Quecksilber so weit hinaufgetrieben, bis die Niveaudifferenz dem Blutdruck entspricht. Dieser zeigt aber unaufhörliche, von den Herzschlägen, Atembewegungen usw. bedingte Variationen, welche entsprechende Oscillationen im Manometer hervorrufen. Diese Oscillationen werden registriert, wenn auf die freie Oberfläche des Quecksilbers im Manometer ein Schwimmer (*s*) gebracht und an dessen oberes Ende eine Schreibfeder befestigt wird, welche auf die registrierende Oberfläche schreibt. Figur 6 (*D*) stellt eine solche Blutdruckskurve dar.

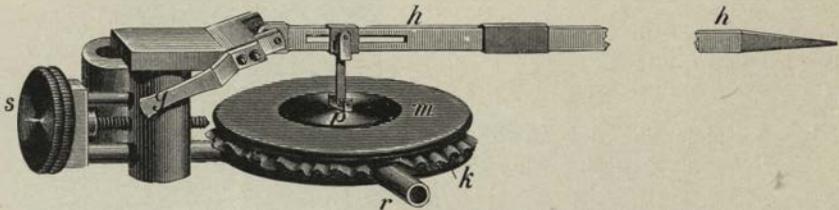
Betreffs dieser Kurve muß bemerkt werden, daß sie wegen der Trägheit des Quecksilbers die wirklich stattfindenden Schwankungen des arteriellen Blutdruckes nicht genügend exakt angibt (vgl. Näheres unten im Kap. vom Kreislauf). Man hat daher andere Manometer konstruiert, bei welchen eine elastische Membran oder eine elastische Feder dem Blutdruck Widerstand leistet (Fig. 7); die Ausschläge dieser Membran werden in vergrößertem Maßstabe registriert (*a*), wie in Figur 8, welche den Druckablauf in der linken Kammer (*V*) und in der Aorta (*A*) des Hundes darstellt.

Ihre nächste Anwendung erfuhr die graphische Methode beim Studium des zeitlichen Verlaufes der Muskelzuckung (HELMHOLTZ 1852). Der ausgeschnittene Froschmuskel wird an seinem oberen Ende festgeklemmt und an seinem unteren Ende



Figur 10. Übereinander geschriebene Muskelkurven; von rechts nach links zu lesen. Die vertikale Linie rechts bezeichnet den Augenblick der Reizung.

mittelt eines Fadens der Schreibhebel (*h*) befestigt (Fig. 9). Bei seiner Verkürzung hebt der Muskel den Hebel, und die Schreibspitze zeichnet die Kontraktion des Muskels auf die bewegte Fläche. Diese Muskelkurve, das Myogramm (Fig. 10), stellt die Bewegung des unteren, nicht befestigten Muskelendes dar, und zwar in vergrößertem Maßstabe, denn die Schreibspitze liegt weiter von der Hebelachse als der Angriffspunkt des Muskels. Um Schleuderung tunlichst zu vermeiden, wird der Angriffspunkt des Muskels in eine gewisse Entfernung von der Hebelachse plaziert, während die Belastung (Fig. 9, *f*) ganz



Figur 11. Mareysche Schreibkapsel. $\frac{2}{3}$.

nahe der letzteren angebracht wird, damit sie, weil sie ja die größte Masse der Schreibvorrichtung darstellt, nur so geringe Beschleunigungen wie möglich annehmen soll (FICK, MAREY).

e. Die Registrierung durch Luftübertragung.

Eine noch vielseitigere Anwendbarkeit als die sub d erwähnte direkte Registrierung hat vielleicht die Registrierung mittelst Lufttransport, welche in der Physiologie zuerst von BUISSON 1861 eingeführt und dann in der mannigfachsten Weise von MAREY ausgebildet worden ist.

Wenn man mittelst eines Kautschukschlauches mit ziemlich unnachgiebiger Wand zwei Kautschukballons verbindet und auf den einen einen Druck ausübt, so wird der



Figur 12. Pulskurve der A. carotis des Menschen, nach Edgren. Von rechts nach links zu lesen.

andere infolge des vermehrten Luftdruckes, der jetzt im System waltet, erweitert. Wenn man den einen Ballon mit einem Hebel in Verbindung setzt und diesen Hebel auf eine rotierende Fläche schreiben läßt, so kann man hierdurch alle im Systeme stattfindenden Druckschwankungen aufschreiben.

Die zur Registrierung durch Luftübertragung benutzten Vorrichtungen bestehen also immer aus zwei Teilen, dem aufnehmenden Apparat und dem schreibenden Apparat. Der letztere, welcher allgemein als die Schreibkapsel MAREYS (*tambour à levier*) bezeichnet wird, ist folgendermaßen konstruiert (Fig. 11).

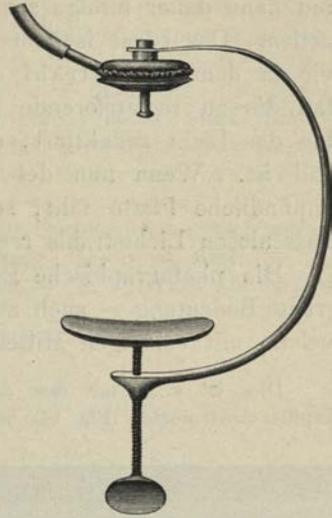
Eine flache Metallkapsel (*k*) ist mit einem kleinen Tubulus (*r*) versehen; dieser dient zur Befestigung des Kautschukschlauches, welcher die beiden Teile verbindet. Die Kapsel ist mit einer dünnen Kautschukmembran (*m*) überspannt; an diese wird

eine kleine Aluminiumscheibe (*p*) geklebt, und diese steht ihrerseits wieder mit dem Schreibhebel (*h*) in Verbindung. Die Achse dieses Hebels bewegt sich in einem Lager, welches am Rande der Kapsel befestigt ist. Jedesmal, wenn die Kautschukmembran hervorgewölbt wird, hebt sich der Hebel empor; wenn die Membran nach innen gezogen wird, geht der Hebel nach unten.

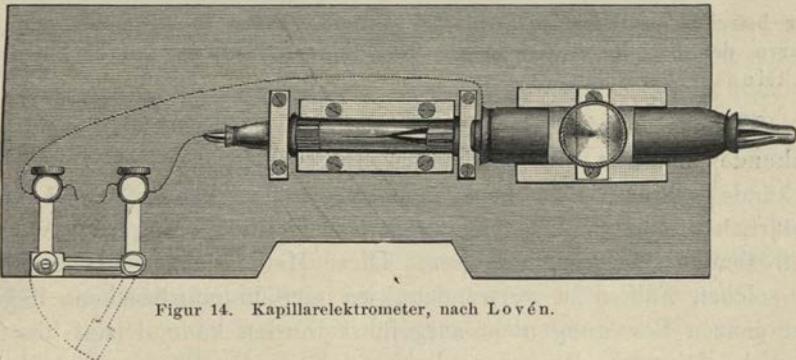
Der zweite Teil des Apparates besteht aus der zur Aufnahme der zu registrierenden Bewegung bestimmten Vorrichtung, d. h. einem Kautschukballon oder einer mit Kautschuk überzogenen Kapsel, die geeignet ist, in irgend einer Weise von der betreffenden Bewegung beeinflusst zu werden. Bei jeder Anwendung der Methode ist also der schreibende Teil des Apparates derselbe. Nur die aufnehmenden Apparate müssen nach den darzustellenden Bewegungen variiert werden.

Die eingehende Prüfung, durch welche die Leistungsfähigkeit dieser Methode untersucht worden ist, hat ergeben, daß bei gut konstruierten Apparaten die erhaltenen Kurven sehr getreue Wiedergaben der betreffenden Bewegung darstellen, und zwar auch dann, wenn diese sehr schnell verläuft. Dies gilt aber keineswegs von allen registrierenden Luftkapseln; im Gegenteil zeigt die Erfahrung, daß die Kurven, welche mittelst einiger solchen erhalten werden, die tatsächlich stattgefundene Bewegung ganz unrichtig wiedergeben. Auch hier gilt es als erste Regel, die Leistungsfähigkeit des zu benutzenden Apparates vor seinem Gebrauch durch eigens darauf gerichtete Versuche festzustellen.

Als Probe von Kurven, welche mittelst der Luftübertragung erhalten werden können, teile ich die Figur 12 hier mit. Sie stellt die Pulscurve der Arteria



Figur 13. Pulsschreiber mit Luftübertragung.



Figur 14. Kapillarelektrometer, nach Lovén.

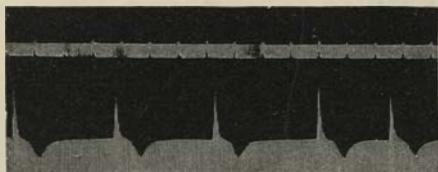
carotis des Menschen dar. Die aufnehmende Kapsel (Fig. 13, oben) enthält hier drei kleine Spiralfedern, welche der Membran eine gewisse Spannung erteilen. Selbst trägt die Membran an ihrer Außenseite eine kleine Pelote, welche an der Haut über der Arterie angebracht wird. Die pulsatorischen Druckveränderungen der Arterie werden von der Pelote aufgenommen und in gewöhnlicher Weise auf die Schreibkapsel übertragen. Der ganze Apparat wird mittelst des Bügels und der Schraube am Halse befestigt.

f. Die Registrierung durch die Photographie.

Auch der bestkonstruierte Schreibhebel ist doch nicht ganz massenlos und kann daher infolge seiner Trägheit die Kurve mehr oder weniger entstellen. Das Ideal ist ein massenloser Hebel, und einen solchen können wir in dem Lichtstrahl erhalten, wenn wir den Versuch so anordnen, daß die zu registrierende Bewegung auf einen kleinen Spiegel einwirkt, der das Licht reflektiert, etwa wie es bei dem Spiegelgalvanometer der Fall ist. Wenn nun der so reflektierte Strahl auf eine bewegte lichtempfindliche Platte fällt, so kann die betreffende Bewegung mittelst des massenlosen Lichtstrahls registriert werden.

Die photographische Registrierung kann aber — und hier liegt ihre größte Bedeutung — auch zur Wiedergabe von Bewegungen benutzt werden, welche mit sonstigen Mitteln überhaupt nicht registriert werden könnten.

Dies ist z. B. mit den Ausschlägen des Kapillarelektrometers der Fall. Das Kapillarelektrometer (Fig. 14) besteht aus



Figur 15. Aktionsströme des Hundeherzens, nach v. Kries. Ableitung von Basis und Spitze der linken Kammer. Erste Phase: Negativität der Basis; zweite: Negativität der Spitze. Die obere Linie stellt die Zeit in $\frac{1}{10}$ Sekunden dar. Von links nach rechts zu lesen.

einem feinen mit Hg gefüllten Kapillarrohr, welches in verdünnte Schwefelsäure eingetaucht ist. Der eine Pol der Elektrizitätsquelle steht mit dem Hg, der andere mit der H_2SO_4 in Verbindung. Wenn ein elektrischer Strom durch das Elektrometer geleitet wird, so wird das Hg im Kapillarrohr in der Richtung des Stromes verschoben. Diese Bewegung kann durch Photographieren auf eine bewegte Platte registriert werden. Da bei der Tätigkeit der tierischen Organe elektrische Ströme in der Regel auftreten, wird diese Registrierung der Elektrometersausschläge für das Studium

der betreffenden Erscheinungen sehr wertvoll. Figur 15 stellt die photographische Kurve der bei der Tätigkeit des Hundeherzens auftretenden Stromschwankungen (Aktionsströme) dar.

Wenn man eine Bewegung, die eine gewisse Zeit lang, z. B. eine Sekunde andauert, in bestimmten Intervallen, von etwa $\frac{1}{10}$ oder $\frac{1}{20}$ Sekunde, ihrer Größe nach genau feststellen kann, so hat man hierin natürlich die Elemente, welche eine Konstruktion des ganzen Verlaufes der betreffenden Bewegung erlauben. Diese Methode ist selbstverständlich nur in solchen Fällen zu verwenden, wo eine ununterbrochene Registrierung der ganzen Bewegung nicht ausgeführt werden kann, leistet hier aber vorzügliche Dienste. Besonders beim Studium der Bewegungen des Gesamtkörpers ist sie von großer Bedeutung gewesen. Zu diesem Zwecke wird ein Photographierapparat in der Weise angeordnet, daß nur in bestimmten Zeitabschnitten, und zwar immer nur für eine sehr kurze Zeit die lichtempfindliche Platte vom Licht getroffen wird. Wenn nun der Körper vor dem Photographierapparat bewegt wird, so wird seine Stellung und Lage in den bestimmten Intervallen durch die

Photographie momentan fixiert (MUYBRIDGE, MAREY). Beim Studium der Ortsveränderungen des menschlichen Körpers werde ich Beispiele solcher Aufnahmen mitteilen.

Literatur. CL. BERNARD, Leçons de physiologie opératoire. Paris 1879. — J. BURDON-SANDERSON, M. FOSTER und L. BRUNTON, Manuel du laboratoire de physiologie. Traduit par G. MOQUIN-TANDON. Paris 1884. — E. CYON, Methodik der physiologischen Experimente und Vivisektionen. Gießen 1876. — L. FREDERICQ, Manipulations de physiologie. Paris 1894. — R. GSCHIEDLEN, Physiologische Methodik. Braunschweig 1876—1879. — L. HERMANN, Leitfaden für das physiologische Praktikum. Leipzig 1898. — O. LANGENDORFF, Physiologische Graphik. Leipzig und Wien 1891. — E. J. MAREY, La méthode graphique dans les sciences expérimentales. Paris 1878. Supplément (Développement de la méthode graphique par l'emploi de la photographie). Paris 1885. — W. T. PORTER, An introduction to physiology. Cambridge, Mass. 1901. — F. SCHENCK, Physiologisches Praktikum. Stuttgart 1895. — W. STIRLING, Outlines of practical physiology. London 1902. //

ZWEITES KAPITEL.

Die Elementarorganismen.

§ 1. Allgemeines über die Elementarorganismen.

a. Die Zelle als Elementarorganismus.

Die merkwürdige Substanz, deren Tätigkeit der Grund aller Lebenserscheinungen sowohl bei den Tieren als bei den Pflanzen ist, die lebendige Substanz, kommt bei den lebenden Wesen nicht in einem ununterbrochenen Zusammenhang vor, sondern erscheint in Form von teils kleinen, voneinander abgegrenzten Massen, Zellen, teils Umbildungen solcher (SCHLEIDEN 1838, SCHWANN 1839). Jedes lebende Wesen und jede einzelne Zelle entsteht aus einer Zelle (*omnis cellula e cellula*, VIRCHOW 1855). Viele Tiere und Pflanzen bestehen während ihres ganzen Lebens nur aus einer einzigen Zelle. Bei anderen Tieren und Pflanzen werden von der ursprünglichen Zelle neue Zellen gebildet, welche ihrerseits sich vermehren, umbilden, eine Menge verschiedener Formen annehmen und sich für besondere Aufgaben anpassen.

Hierbei wird die Selbständigkeit, durch welche die einzelligen Wesen charakterisiert sind, in einem sehr bedeutenden Grade herabgesetzt, und die Elementarorganismen sind in der Regel nicht mehr befähigt, ihr Leben eine längere Zeit hindurch zu fristen, wenn sie vom Gesamtorganismus abgetrennt werden, auch davon abgesehen, daß sie dabei in ganz abnorme äußere Verhältnisse gelangen (vgl. S. 36).

Die Zelle ist also der Anfang und Ursprung des ganzen Körpers, und alle diejenigen Formbestandteile, aus welchen der Körper aufgebaut ist, sind nichts anderes als Zellen oder Abkömmlinge oder Umbildungen von Zellen. Dem entsprechend können wir sagen, daß die Gesamtleistung des Körpers die Summe der von den einzelnen Zellen oder Zellabkömmlingen geleisteten Arbeit darstellt.

Das Studium der Lebensvorgänge hat also in erster Linie die Tätigkeit der Elementarorganismen zu berücksichtigen. Die Erfahrungen, die man bis jetzt an den Elementarorganismen (besonders den freilebenden) direkt hat machen können, sind indes lange nicht genügend, um als Grundlage einer Darstellung der allgemeinen Lebenserscheinungen dienen zu können. Außerdem treten bei den mehrzelligen Organismen, dank der bei ihnen stattgefundenen Differenzierung, vielerlei Erscheinungen auf, die nicht bei allen Elementarorganismen existieren oder wenigstens nicht mit unseren gegenwärtigen Mitteln nachzuweisen sind und jedenfalls an den Organen der mehrzelligen Organismen viel eingehender erforscht werden können. Bei der generellen Darstellung der Lebenserscheinungen ist es daher notwendig, diesen aus verschiedenen Gebieten der Physiologie stammenden Erfahrungen die gebührende Beachtung zu schenken.

Da indes dieses Lehrbuch vor allem die spezielle Physiologie des Menschen zu berücksichtigen hat, muß ich mich in diesem Kapitel nur auf die größten Umriss der allgemeinen Physiologie beschränken. Übrigens werden ja die allgemeinen Lebenserscheinungen auch durch die in der speziellen Physiologie darzustellenden Tatsachen vielfach erörtert werden.

Wie das Leben auf unserer Erde überhaupt entstanden ist, darüber wissen wir gar nichts, und den Hypothesen, welche in dieser Hinsicht ausgesprochen worden sind, scheint keine größere Bedeutung beigemessen werden zu können. Lange Zeit stellte man sich vor, daß vielerlei lebendige Geschöpfe durch eine Urzeugung, *generatio aequivoca*, direkt aus der toten Materie entstünden. Je mehr man sich in die hierhergehörigen Studien vertiefte, um so unwahrscheinlicher wurde aber diese Anschauung, und zuletzt beschränkte sie sich auf die allerniedrigsten Organismen, bis endlich PASTEUR (1861) durch geistreiche Versuche unwiderleglich feststellte, daß die Urzeugung überhaupt gar nicht vorkommt.

In der Zelle ist die lebendige Substanz auf den Zellkern und das diesen umgebende Protoplasma verteilt. Letzteres kann sich in vielfacher Weise, als kontraktile Fasern, Wimperhaare usw. differenzieren. Übrigens enthält die Zelle in größerer oder geringerer Menge nicht-lebendige Substanzen der mannigfachsten Art, welche teils als besondere Einschlüsse, z. B. der Zellsaft bei den Pflanzenzellen, das Fett in den Fettzellen, deutlich hervortreten, teils mit dem Protoplasma, bezw. dem Kerne innig gemischt sind und von der lebendigen Substanz nicht unterschieden werden können. Kern und Protoplasma sind daher im Grunde als morphologische Begriffe zu betrachten und dürfen nicht als mit der lebendigen Substanz identisch aufgefaßt werden.

Einige Zellen sind von einem besonderen Häutchen, der Zellmembran, umgeben, andere besitzen keine solche; die Zellmembran ist also kein wesentlicher Bestandteil

der Zelle. Sie findet sich indessen bei vielen Zellen. Fast alle pflanzlichen Zellen haben schon in ihrem jüngsten Entwicklungszustande eine besondere Membran, die beim Zuwachs der Zelle an Größe und Dicke immer mehr zunimmt. Nach den jetzigen Ansichten ist sie ein Umwandlungsprodukt der äußersten Schicht des Zellprotoplasmas oder stellt ein Absonderungsprodukt derselben dar. Nur bei wenigen tierischen Zellen kommt eine wirkliche Zellmembran vor. Hierher gehören die *Zona pellucida* der Eizelle, die Membran der Fettzellen sowie wahrscheinlich das *Sarkolemma* der Muskelfasern. An den anderen tierischen Zellen hat man keine wirkliche Membran nachweisen können, dagegen ist bei ihnen die äußerste Schicht des Protoplasmas fester und elastischer als die inneren Teile desselben und wird daher zu einem gewissen Grade die Zelle in gleicher Weise als die Membran der soeben besprochenen Zellen schützen können.

Die äußere Form der Zellen ist sehr verschieden. Die Kugelform, die wir als Typus der Zelle auffassen, kommt lange nicht bei allen Zellen vor; im Gegenteil finden wir einen außerordentlichen Formenreichtum und dies nicht allein bei den vielzelligen Organismen, bei welchen die Zellen durch die Lagerung aneinander ihrer Form nach sich gegenseitig beeinflussen müssen, sondern auch bei den frei lebenden isolierten Zellen.

Ebenso vielfach variiert die Größe der Zellen, von den nur mit der stärksten Vergrößerung wahrnehmbaren bis zu den riesigen Zellen gewisser Algen.

Die Zellen des menschlichen Körpers haben selten einen größeren Durchmesser als 0.08 mm, und bei vielen ist der Durchmesser nur ein Zehntel davon. Jedoch haben wir auch beim Menschen kolossale Zellen, wenn wir die Zellenausläufer, wie dies ja richtig ist, zu der Zelle rechnen. Die aus den Ganglienzellen des Rückenmarkes entstehenden Nervenfortsätze laufen in den Nervenstämmen bis zu den entferntesten Teilen der Extremitäten und können also bei großen Tieren meterlang werden. Die totale Menge lebendiger Substanz ist dennoch bei diesen nicht sehr groß, da die Dicke der Zellenausläufer eine sehr geringe ist. — Das Vogelei ist, ehe es den Körper verläßt, noch eine einzige Zelle. Dasselbe besteht aber zum allergrößten Teile aus dem untätigen Eidotter, und auch das Protoplasma des Eies besitzt nur eine sehr geringe Größe. Dasselbe gilt in der Regel von den übrigen Zellen, welche die mikroskopisch kleinen Dimensionen überragen, die bei der Mehrzahl der Zellen beobachtet werden, und wir können also sagen, daß, wie auch die Größe der Zellen wechseln mag, dennoch die in jeder einzelnen Zelle enthaltene Menge lebendiger Substanz immer nur verhältnismäßig gering ist.

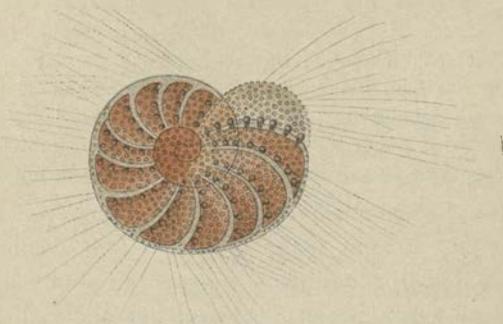
Der Zellkern tritt gewöhnlich als ein mitten in der Zelle gelegener, kugelig oder ovaler Körper auf, kann aber auch vielerlei andere Formen annehmen. Die Größe des Kerns steht in der Regel zu der Größe der Zelle in einer geraden Proportion. Je größer die Zelle ist, um so größer ist auch der Kern. Indessen finden sich vielfache Ausnahmen von dieser Regel.

Im allgemeinen kommt bei jeder Zelle nur ein einziger Kern vor, viele Zellen zeigen jedoch zwei und mehrere Kerne, ja in den Riesenzellen des Knochenmarkes, bei mehreren niedersten Organismen sowie bei anderen Zellen hat man 100 Kerne und mehr beobachtet.

b. Die Wechselwirkungen zwischen Kern und Protoplasma.

Die allermeisten tierischen und pflanzlichen Zellen sind kernführend. Nur in Bezug auf die Bakterien ist die Sache sehr fraglich; einige Autoren

behaupten allerdings, daß sich auch diese in das allgemeine Zellschema einfügen lassen; die Tatsachen, welche sie als Stütze dieser Auffassung herbeigebracht haben, sind aber bei weitem nicht genügend, um dieselbe



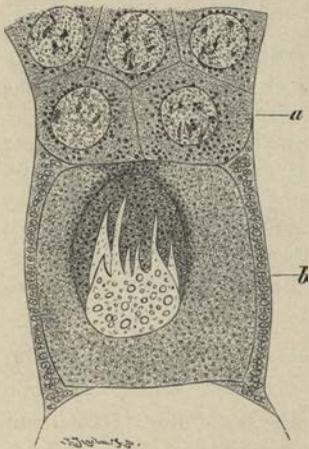
Figur 16. *Polystomella venusta*,
nach Max Schultze. 72/1.

wirklich zu beweisen. — Die roten Blutkörperchen der Säugetiere sind, soviel wir bis jetzt wissen, kernlos. Sie dürfen aber kaum als wirkliche Zellen aufgefaßt werden, da sie sich nicht vermehren können. Übrigens enthalten sie ja auf einem gewissen Stadium ihrer Entwicklung einen Kern.

Bei den kernhaltigen Zellen stellt der Kern einen notwendigen Bestandteil derselben dar. Man kann

durch einen scharfen Schnitt oder in anderer Weise einzellige Wesen in einen kernhaltigen und einen kernlosen Teil trennen. Jener wird bald zu einer vollständigen Zelle regeneriert, und zwar auch in dem Falle, wenn er nicht den ganzen Kern, sondern nur Partikeln desselben enthält. Auch

der kernlose Teil kann sich bewegen und dabei fremde Körper (Infusorien) aufnehmen, ja sogar töten. Es findet aber keine oder eine nur teilweise Verdauung derselben statt und infolgedessen geht dieser Teil nach einer gewissen Zeit unfehlbar zu Grunde (NUSSEBAUM).



Figur 17. Eifollikel (b) mit Nährfach (a) bei *Dytiscus marginalis*, nach Korschelt. In dem Nährfach findet eine reichliche Körnchenausscheidung statt. Die Kernblase sendet Fortsätze nach der Richtung der Körnchenanhäufungen.

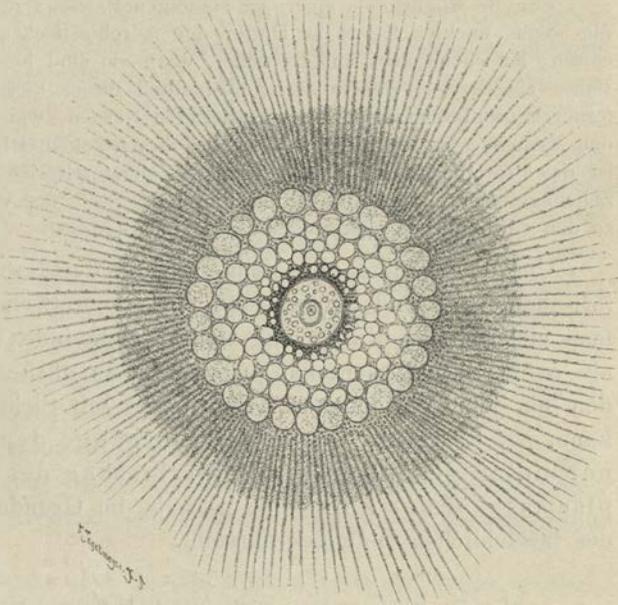
Ebenso wird auch die Produktion gewisser Stoffe von seiten des Protoplasmas nach Entfernung des Kerns aufgehoben. Eine kernlose Protoplasmanasse von *Polystomella* (Fig. 16) scheidet keinen kohlensauren Kalk mehr aus, während die kernhaltigen Stücke den Defekt ihrer Kalkschale alsbald durch Anlagerung neuer Kalkmassen an der Wundstelle wieder füllen (VERWORN) usw. Bei den Pflanzenzellen hat man beobachtet, daß isolierte Protoplasmastücke keine Zellulosemembran bilden können (KLEBS).

Sowohl an pflanzlichen (HABERLANDT) als auch an tierischen Zellen (KORSCHOLT) hat es sich endlich herausgestellt, daß der Kern sich immer an der Stelle anlagert, an welcher stärkere Wachstums- oder Ernährungsvorgänge stattfinden. So findet sich z. B. bei den Wurzelhaaren der Pflanzen, solange das Wachstum andauert, der Kern stets in der Spitze, während er in ausgewachsenen Haaren sich weiter von ihr entfernt. — Die Epidermiszellen vieler Pflanzen zeigen häufig Verdickungen an

ihrer nach außen oder nach innen gerichteten Wandfläche. Je nachdem liegt der Kern an der Außenwand oder an der Innenwand, immer aber dicht an der Mitte der Verdickung. — In den Eiröhren der Ovarien der Insekten (Fig. 17) liegen die einzelnen Eizellen je zwei durch ein sogen. Nährfach voneinander getrennt, perlschnurartig hintereinander. Das Nährfach (*a*) besteht aus Zellen, welche Nährmaterial für die Eizelle produzieren und an diese abgeben. Dieses zieht in die Eizelle (*b*) hinein, und zwar lagert es sich derartig, daß es direkt mit dem Kern in engste Berührung kommt. Gerade nach dieser Seite entsendet nun der Kern spitze Ausläufer, um so an der Berührungsfläche mit dem Nährmaterial seine Oberfläche zu vergrößern.

Durch Einwirkung der Kälte auf die in Teilung begriffene Zelle der *Spirogyra* gelang es GERASSIMOW, dieselbe in eine des Kerns vollständig ermangelnde Tochterzelle und eine Zelle, welche die gesamte Kernsubstanz enthielt, zu teilen. In letzterer war also der absolute Gehalt an Kernmasse größer als in gewöhnlichen Zellen. Es stellte sich nun in einer Versuchsreihe heraus, daß der Zuwachs der kernlosen Zellen während 21 Tagen nur 0.4 bis 4.5 Prozent des durchschnittlichen Zuwachses der gewöhnlichen Zellen derselben Fäden betrug, während die Zellen mit Überfluß an Kernmasse einen Zuwachs zeigten, der um 78 Prozent den der gewöhnlichen Zellen übertreffen konnte. Dabei ging bei den kernlosen Zellen die Lösung der Stärke entweder gar nicht oder sehr schwach vor sich, die Dehnbarkeit der äußeren Membran war geringer als gewöhnlich, die Färbung der Chlorophyllbänder wurde immer bleicher, und ihre Konturen wurden undeutlicher.

Wenn also der Kern für die normale Lebenstätigkeit des Protoplasmas eine durchgreifende Bedeutung hat, so ist andererseits auch nicht der isolierte Kern lebensfähig. Bei einer durch Narkotica bewirkten Lähmung des Protoplasmas kann der Kern allerdings noch seine Bewegungen fortsetzen (DEMOOR) und ist also in dieser Hinsicht ebenso unabhängig vom Protoplasma wie dieses vom Kern. Der vom Protoplasma



Figur 18. *Thalassicolla nucleata*, nach Verworn. Normales Individuum im Querschnitt. Schichten von außen nach innen: radiärer Pseudopodienkranz, Gallertschicht, Vakuolenschicht, Pigmenthülle der Zentralkapsel, Zentralkapsel, in der Mitte Kern. Vergr.

isolierte Kern kann aber nicht am Leben bleiben. Selbst wenn der aus dem Protoplasma vollkommen unversehrt isolierte Kern des großen Radiolar *Thalassicolla* (Fig. 18) vor allen Schädlichkeiten geschützt wird, geht er zu Grunde, ohne eine Spur von Regenerationserscheinungen sehen zu lassen (VERWORN). Auch kommen Kerne ohne Protoplasmahülle in der Natur nie vor; die Hülle kann bei gewissen Zellen außerordentlich winzig sein, sie fehlt aber nicht.

Als nackte Kernbildungen werden von einigen Autoren die Spermatozoën bei manchen Tieren angesehen, dies wird aber von den meisten bezweifelt, und übrigens sind die genannten Bildungen keiner weiteren Umbildung und Vermehrung aus sich heraus mehr fähig, denn ihre Aufgabe ist es ja, mit der Eizelle zusammenzuschmelzen.

Für die Möglichkeit einer selbständigen Existenz des Kerns sprechen auch nicht die sogen. nackten Kerne im Dotter der meroblastischen Eier, insbesondere bei Sela-chiern, Knochenfischen und Reptilien, denn sie sind immer in eine protoplasmatische Masse eingebettet, welche einen Bestandteil dieser Eier ausmacht. Hierher gehören ferner Protoplasmanmassen mit eingebetteten Kernen, wie man sie in der Placenta, bei den Myxomyceten usw. beobachtet. Bei diesen sogen. Plasmodien oder Syncytien ist das Protoplasma nicht in bestimmte Zellterritorien abgegrenzt; sie stellen also Zellenagglomerate dar und führen durch die Stufe der vielkernigen oder Riesenzellen zu den gewöhnlichen einkernigen Elementarorganismen.

Um dem Einfluß des Zellkerns und der Natur der Wechselwirkungen zwischen Kern und Protoplasma eine theoretische Deutung zu geben, hat man vielerlei Hypothesen aufgestellt, welche indes zur Zeit mehr spekulativer als exakt-naturwissenschaftlicher Art sein dürften. Das einzige, was aus den bis jetzt gewonnenen Erfahrungen mit Sicherheit geschlossen werden kann, ist, daß die Stoffwechselforgänge der Elementarorganismen nur unter gegenseitiger Beeinflussung des Kerns und des Protoplasmas normal ablaufen, was ja im Grunde nur eine Umschreibung des tatsächlichen Befundes darstellt.

c. Die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Protoplasmas.

Das Protoplasma erscheint als eine zähflüssige, fast immer farblose, mit Wasser nicht mischbare Substanz, welche immer kleinste, nur wie Punkte aussehende Körnchen in größerer oder geringerer Menge enthält. Die Verteilung der Körnchen im Zelleib ist selten eine gleichmäßige, denn man findet in der Regel die äußerste, mehr oder weniger dicke Schicht körnerfrei. Da dieselbe außerdem eine festere Beschaffenheit als das von ihr eingeschlossene, Körner enthaltende Protoplasma hat, wird es als Hautplasma oder Hyaloplasma von dem Körnerplasma unterschieden.

Im allgemeinen nimmt man an, daß die Reaktion des ruhenden tierischen Protoplasmas eine alkalische sei. Dies scheint indes nur bei Anwendung von solchen Indikatoren, welche für CO_2 nicht empfindlich sind, stattzufinden, denn sowohl tierische als pflanzliche ruhende Zellen zeigen gegen CO_2 -empfindliche Indikatoren ohne Ausnahme ein Fehlen von alkalischer Reaktion (FRIEDENTHAL). Nur bei den untersten Lebewesen, den

Spaltpilzen und Amöben, muß die wahre Reaktion der lebendigen Substanz noch als zweifelhaft erscheinen, da diese auf stark alkalischen Nährböden zu wachsen vermögen — was jedoch kein stringenter Beweis für eine alkalische Reaktion des Zellinneren darstellt.

Bei den leimartigen, kolloiden Substanzen, mit welchen das Protoplasma in rein physikalischer Hinsicht eine nahe Übereinstimmung darbietet, z. B. einer Leimlösung, die allmählich durch Wasserverlust eintrocknet, finden sich alle mögliche Übergänge vom Flüssigen zum Festen vor, und für derartige Substanzen können daher „fest“ und „flüssig“ innerhalb weiter Grenzen nur graduelle Unterschiede bezeichnen. Es ist daher unschwer zu verstehen, daß die Ansichten über den Aggregatzustand des Protoplasmas vielfach divergieren, so daß derselbe von einigen Autoren als fest, von anderen als flüssig aufgefaßt wird. Auch ist es nicht zu verkennen, daß der Aggregatzustand bei den unendlich vielen Differenzierungen des Protoplasmas, welche bei den verschiedenen lebendigen Wesen vorkommen, nicht unbedeutende Verschiedenheiten darbieten kann. Für die Zellen, welche eine Strömung des Protoplasmas vorzeigen (vgl. S. 25), sowie für die amöboiden Zellen (vgl. S. 42) und die Eier- und früheren Embryonalzellen hat RHUMBLER unter genauer Beachtung der für Flüssigkeiten geltenden Gesetze schwerwiegende Gründe für die Ansicht gebracht, daß das Protoplasma in der Tat einen flüssigen Aggregatzustand besitzt, und zwar die mechanischen Eigentümlichkeiten einer Schaummasse hat, deren einzelne Blasen lokal verschieden beschaffen sind.

In der lebendigen Substanz ist das Wasser ein integrierender Bestandteil, und beim Eintrocknen stirbt die Zelle, oder sie wird scheinot („trockenstarr“), um nach Zufuhr von Wasser wieder ihre Lebenstätigkeit zu entfalten.

Manche Pflanzensamen können, wenn sie völlig trocken aufbewahrt werden, hundert, ja sogar zweihundert Jahre ihre Keimfähigkeit beibehalten. Rotatorien und Tardigraden können durch Eintrocknen ihr Wasser ganz verlieren und sich zu runzeligen Massen umbilden, welche die Form des Tieres zur Unkenntlichkeit verändern. Hat das Eintrocknen mit nötiger Sorgfalt stattgefunden, so kann man durch Zufuhr von Wasser die Tiere wieder beleben. Ähnlichen Erscheinungen begegnen wir noch bei einer großen Menge verschiedener niedriger Organismen, wie Anguilluliden, Infusorien, Amöben und Bakterien.

In welcher Form das Wasser mit der eigentlichen lebendigen Substanz verbunden ist, darüber können wir noch nichts Bestimmtes sagen. Daß es hier nicht etwa wie in einem Schwamm von den Poren des Protoplasmas aufgesogen ist, geht daraus hervor, daß es nicht möglich ist, dieses Wasser durch mechanische Einwirkungen aus dem Protoplasma herauszupressen. Ebenso wenig kann das Wasser hier als ein Analogon des Hydratwassers anorganischer Salze aufgefaßt werden. Vielmehr scheint es, als ob das Wasser in den Zwischenräumen der Moleküle oder Verbindungen von Molekülen, welche die lebendige Substanz ausmachen, enthalten sei. Unmöglich ist es auch nicht, daß beim Ableben des Protoplasmas ein Teil des Wassers als Zerfallsprodukt gebildet wird.

Das spezifische Gewicht des Protoplasmas ist etwas größer als das des Wassers. Es bricht das Licht stärker als Wasser, ist in dünnen

Schichten durchscheinend, in dicken undurchsichtig. Einige Formen der lebendigen Substanz sind doppelbrechend. Diese Eigenschaft wurde zuerst bei den quergestreiften Muskelfasern beobachtet (BOECK); seitdem hat man gefunden, daß überhaupt alle faserig differenzierten kontraktile Substanzen, wie die der glatten Muskelzellen, der Wimperhaare der Flimmerzellen usw. positiv einachsig doppelbrechend sind, und zwar in der Weise, daß ihre optische Achse mit der Faserrichtung zusammenfällt (ENGELMANN). Diese Tatsache bezeugt, daß die betreffenden Gebilde eine andere Molekularstruktur als die übrigen Formen der lebendigen Substanz besitzen.

Über die chemische Zusammensetzung der lebendigen Substanz wissen wir nichts. Die chemische Untersuchung des toten Tier- und Pflanzenkörpers hat darin eine sehr große Menge verschiedener organischer und anorganischer Verbindungen kennen gelehrt, sie hat aber ebensowenig wie die mikrochemischen Reaktionen etwas über die chemische Natur der lebendigen Substanz ermitteln können. Wir können also nur sagen, daß wir aus dieser Substanz, wenn sie abstirbt, vor allem Eiweißkörper verschiedener Art darstellen können, sowie daß sich bei den Tieren wenigstens die lebendige Substanz, wie es scheint, nur aus Eiweißkörpern bilden kann. Betreffs dieser Substanzen vgl. Kap. III.

d. Zur Morphologie des Zellinhaltes.

Überall, sowohl bei den Pflanzen als bei den Tieren hat das Protoplasma wesentlich dasselbe Aussehen, wie es auch überall in Bezug auf seine elementaren Verrichtungen wesentlich gleichartig ist; auch wenn wir es mit den stärksten Vergrößerungen beobachten, können wir das Protoplasma einer Pflanzenzelle von demjenigen einer tierischen Zelle nicht unterscheiden. Diese Ähnlichkeit ist natürlich nur eine scheinbare, denn da der Lebensprozeß bei jedem besonderen Organismus in einer für denselben eigentümlichen Weise stattfindet, und da das Protoplasma — abgesehen von dem Kern — den Schauplatz der verschiedenen Lebensvorgänge darstellt, so müssen ja die bei diesen hervortretenden Verschiedenheiten von einer verschiedenen Beschaffenheit des Protoplasmas bedingt sein (O. HERTWIG).

Ungeachtet des gleichartigen Aussehens des Protoplasmas können verschiedene Zellen, als Ganzes betrachtet, doch ein sehr verschiedenes Aussehen darbieten. Dies ist teils von der äußeren Form und Umhüllung der Zelle, die jedenfalls als etwas Sekundäres aufgefaßt werden muß, teils von einer innerhalb der Zelle stattgefundenen Differenzierung (Wimpern, kontraktile Fasern) bedingt, teils endlich beruht es darauf, daß verschiedene Substanzen in dem Protoplasma abgelagert worden sind, und zwar zuweilen in einer solchen Menge, daß es beim ersten Anblick erscheint, als bestehe die Zelle nur aus solchen, dem Protoplasma im hier definierten Sinne sonst fremden Substanzen.

Diese Einschlüsse sind sehr verschiedener Art: Stoffe, welche von außen in die Zelle aufgenommen werden, um daselbst weiter verarbeitet zu werden; Substanzen, die als Reservematerial für die Zellentätigkeit in der Zelle aufgespeichert sind; Substanzen, welche durch die Zellentätigkeit gebildet worden sind, um unter gewissen Umständen von der Zelle wieder abgegeben zu werden usw.

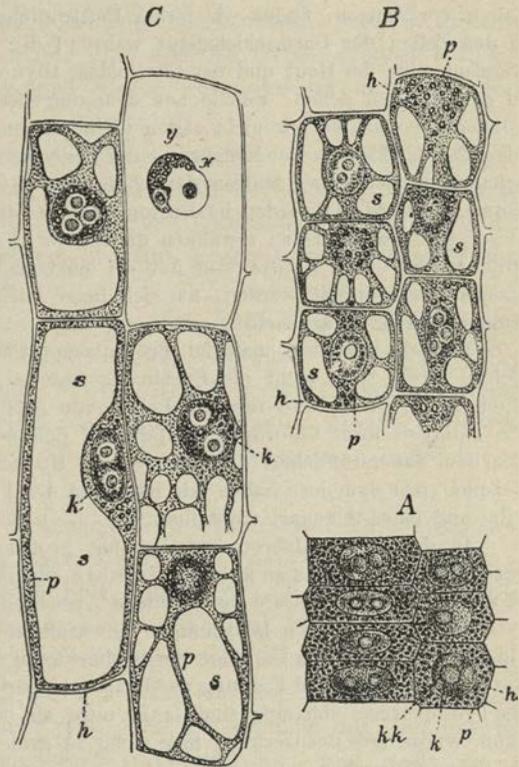
Bei den meisten Pflanzenzellen in der mittleren Schicht der Wurzelrinde ist der Zellkörper bloß zum geringen Teile vom Protoplasma gefüllt. Nur diejenigen Zellen, welche an dem Vegetations-

punkt der Pflanzen liegen, bestehen fast ganz aus Protoplasma (Fig. 19). Sie sind auch verhältnismäßig klein. Bei seinem Zuwachs nimmt der Zellkörper in einem viel größeren Maße als das Protoplasma an Volumen zu, und im Protoplasma entstehen kleine Hohlräume, Vakuolen, welche mit einer Flüssigkeit, Zellsaft, gefüllt sind. Von der Protoplasmanasse, welche den Kern umgibt, gehen Protoplasmafäden nach der Wand der Zelle und stehen mit der daselbst befindlichen zusammenhängenden Lage von Protoplasma (Primordialschlauch) in Verbindung. Diese Protoplasmanmassen werden im Verhältnis zum Zellkörper um so geringer, je mehr die Zelle an Größe zunimmt. Die Zwischenräume sind hier wieder vom Zellsaft gefüllt.

In den grünen Pflanzenzellen sind im Protoplasma als besonders differenzierte Bildungen der lebendigen Substanz die Chlorophyllkörper enthalten, denen die Pflanzenzellen ihre grüne Farbe verdanken und welche bei der Lebenstätigkeit der Pflanzen eine außerordentlich große Bedeutung haben (vgl. S. 27). — Unter den Einschlüssen sind außer dem Zellsaft vor allem die Stärkekörnchen zu erwähnen; dieselben stellen das erste sichtbare Produkt der assimilatorischen Tätigkeit der Pflanzenzelle dar.

Ferner finden wir im Protoplasma vieler Pflanzenzellen Öltropfen, die aus Eiweiß bestehenden Aleuronkörnern (in den Zellen der Pflanzensamen), Krystalle von Kalkoxalat usw.

In der Regel bestehen die tierischen Zellen fast ganz aus Protoplasma und enthalten fremde Substanzen nur in verhältnismäßig geringer Menge; sie sind also den jungen Pflanzenzellen wesentlich ähnlich. Auf der anderen Seite finden sich aber unter den tierischen



Figur 19. Parenchymzellen aus der mittleren Schicht der Wurzelrinde von *Fritillaria imperialis*; Längsschnitt, nach Sachs. A, dicht über der Wurzelspitze liegende, sehr junge Zellen, noch ohne Zellsaft; B, die gleichnamigen Zellen, etwa 2 mm über der Wurzelspitze; der Zellsaft (s) bildet im Protoplasma (p) einzelne Tropfen, zwischen denen Protoplasma- wände liegen; C, die gleichnamigen Zellen, etwa 7–8 mm über der Wurzelspitze. Die Zelle rechts oben durch den Schnitt geöffnet; der Zellkern läßt unter dem Einfluß des eindringenden Wassers eine eigentümliche Quellungserscheinung wahrnehmen (x y). k, Kern; kk, Kernkörper; h, Membran.

Zellen auch solche, bei welchen das Protoplasma von fremden Stoffen fast verdrängt ist. Dies ist z. B. mit den Fettzellen, in welchen die Hauptmasse des im Körper befindlichen Fettes abgelagert ist, der Fall. Ebenso enthalten die Eier im Eidotter (Nahrungsdotter) eine zuweilen sehr reichliche Menge von Eiweiß, Lecithin und Fett, die als Nahrung des sich entwickelnden Embryos dienen soll.

Als Einschlüsse, welche in mehr oder weniger reichlicher Menge in den tierischen Zellen vorkommen, finden wir ferner Fetttröpfchen in den Zellen der Milchdrüsen und in den Zellen der Darmschleimhaut während der Verdauung, Pigmentkörnchen in den Pigmentzellen der Haut und der Chorioidea, Glykogenkörnchen in den Leberzellen usw. In den nackten Zellen, welche aus dem umgebenden Medium feste Stoffe aufnehmen können, beobachten wir nicht selten kleine Algen, Bakterien, Infusorien u. dergl. (vgl. Figg. 20, 22, 23), die zur Ernährung der Zelle dienen, sowie nach beendeter Verdauung Schalen, Skelette und Hülsen derselben. Auch kleine, mit Flüssigkeit gefüllte Hohlräume, Vakuolen, werden im Protoplasma der tierischen Zellen nicht vermißt. Unter diesen sind besonders zu erwähnen die sogen. kontraktile Vakuolen, Flüssigkeitstropfen, die durch Kontraktion der sie umgebenden Protoplasmaschicht in das Protoplasma hineingepreßt werden, um sich beim Aufhören der Kontraktion wieder an der früheren Stelle zu sammeln.

- Endlich begegnet man im Protoplasma tierischer Zellen Pflanzenzellen, Algen, welche ihrem Wirt nicht als Ernährungsmaterial dienen, sondern mit ihm zusammen leben (Symbiose) und für sein Leben von größter Bedeutung sind, indem sie durch die Tätigkeit ihrer Chlorophyllkörper ihm den nötigen Sauerstoff liefern, wodurch er von dem Sauerstoffgehalt des umgebenden Mediums unabhängig wird. — Das schönste Beispiel einer Symbiose haben wir indes bei den Flechten, welche ein Aggregat je einer Pilz- und einer Algenart darstellen.

In den letzten Jahren hat man mit großem Eifer die Frage erörtert, inwiefern auch beim Protoplasma an sich eine feinere Struktur nachgewiesen werden kann, und in dieser Hinsicht mehrere verschiedene Ansichten verfochten.

Da diese in vielen Beziehungen unvermittelt einander gegenüberstehen und sogar die Frage, in welchem Umfange die beobachteten Strukturverhältnisse von den mit der Tötung, Fixierung und Färbung der Präparate verbundenen, künstlichen Veränderungen des Protoplasmas abhängig sind, lange nicht als bestimmt entschieden aufgefaßt werden kann, würde ihre Besprechung hier einen zu großen Raum beanspruchen, und ich muß sie daher übergehen.

Das gleiche muß ich auch in Bezug auf den feineren Bau des Zellkerns und auf den sogen. Zentralkörper tun, da das bis jetzt über diese Gebilde Ermittelte in den Lehrbüchern der Gewebelehre eine ausführlichere Darstellung gefunden hat, als hier möglich sein könnte. Aus diesem Grunde werde ich auch die bei der Zellvermehrung in dem Kern stattfindenden Vorgänge hier unberücksichtigt lassen.

§ 2. Die Lebenserscheinungen der Elementarorganismen.

a. Einleitende Übersicht.

Die Lebenstätigkeit sämtlicher, sowohl pflanzlicher als tierischer Zellen setzt sich aus zwei entgegengesetzten Prozessen zusammen: der Assimilation und der Dissimilation.

Als Assimilation bezeichnen wir hier alle die in der Zelle oder unter ihrer Mitwirkung stattfindenden synthetischen Prozesse, welcher Art sie

auch sein mögen; als Dissimilation alle in den Zellen oder durch dieselben stattfindenden Zersetzungsprozesse.

A. Die Assimilation ist zweierlei Art, nämlich teils Zuwachs von Protoplasma, d. h. Neubildung von lebendiger Substanz, teils Synthesen neuer Substanzen, ohne daß diese in lebendiges Protoplasma übergeführt werden.

Unsere Kenntnisse von dem Zuwachs des Protoplasmas sind noch äußerst mangelhaft. Wir können allerdings beobachten, wie die Zelle an Größe zunimmt, wie sie, nachdem sie eine gewisse Größe erlangt hat, sich vermehrt — der innere Mechanismus dieser Vorgänge ist uns aber noch gänzlich unbekannt.

Etwas befriedigender sind unsere Kenntnisse von den durch die Zellen bewirkten Synthesen organischer, nicht lebendiger Substanz, und hierbei ist ganz besonders die wichtigste aller dieser Synthesen, die Bildung der Stärke in den grünen Pflanzenteilen, ziemlich genau bekannt, obwohl auch hier noch vieles ganz dunkel ist.

In den Pflanzenzellen finden sich in der Nähe des Kerns konstant kleine, farblose, stark lichtbrechende Gebilde von meist ovaler oder elliptischer Form vor. Diese heißen Trophoplasten und entstehen immer aus schon vorhandenen Trophoplasten durch Teilung, ähnlich wie die Kerne und die Zentralkörper. Diese Gebilde erzeugen in sich das Chlorophyll.

Die von INGENHOUSZ (1797), SENEBIER (1782—1800) und TH. DE SAUSSURE (1804) entdeckte Eigenschaft der Pflanzen, die Kohlensäure zu reduzieren, ist von dem Chlorophyll abhängig. Die Reduktion findet unter der Mitwirkung der Sonnenstrahlen statt, und als erstes sichtbares Produkt dieser Synthese erscheint die Stärke, welche sich in den Chlorophyllkörpern in Form kleiner, stark lichtbrechender Körnchen ablagert (JULIUS SACHS, 1862). Zu gleicher Zeit gibt die Pflanze den bei der Reduktion der Kohlensäure freigemachten Sauerstoff ab, und wenn sie in einem abgeschlossenen Raume wächst, so nimmt die Kohlensäuremenge der abgesperrten Luft immer ab und die Sauerstoffmenge immer zu.

Bei den Pflanzen kommen noch andere Farbstoffe vor, welche ganz wie das Chlorophyll assimilatorische Funktionen besitzen. ENGELMANN, welcher alle derartigen an die lebendige Substanz gebundenen Farbstoffe als Chromophylle zusammenfaßt, hat für grüne, gelbe, rote, blaugrüne Zellen den Nachweis geliefert, daß Lichtstrahlen verschiedener Wellenlänge in jedem Falle *ceteris paribus* um so stärker assimilierend wirken, je stärker sie von dem betreffenden Farbstoff absorbiert werden. Im allgemeinen ist deshalb das zur eigenen Farbe komplementäre farbige Licht das hauptsächlich assimilatorisch wirksame und insofern das vorteilhafteste. Im Anschluß an diese Erfahrungen hat GAIDUKOW gefunden, daß Oscillarineen, wenn sie monatelang hinter geeigneten Lichtfiltern in rotem, gelbem, grünem und blauem Lichte gezüchtet wurden, ihre Farbe wechselten, indem sie statt ihrer ursprünglich rein oder schmutzig violetten Farbe eine in komplementärem Sinne abgeänderte annahmen. So waren sehr viele Exemplare nach Aufenthalt in rotem Lichte grün, in gelbem blaugrün, in grünem rot und in blauem braungelb geworden.

Die Stärke dient als Ausgangspunkt bei allen weiteren synthetischen Prozessen im Pflanzenkörper. Durch Spaltung und Hydratation entstehen daraus die Zuckerarten, welche beim Transport der Kohlehydrate innerhalb des Pflanzenkörpers und bei den weiteren synthetischen Prozessen von größter Bedeutung sind. Aus der Stärke werden ferner die Pflanzenfette gebildet. Endlich ist sie auch bei der Synthese der Eiweißkörper in den Pflanzen beteiligt.

Die Eiweißkörper enthalten außer den in der Stärke enthaltenen Elementen, Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff, noch Stickstoff und Schwefel (einige auch Phosphor). Diese Elemente erhält die Pflanze aus dem Boden wesentlich in Form von salpetersauren, schwefelsauren und phosphorsauren Salzen sowie von Ammonverbindungen. Dagegen bekommt sie nur einen ganz unbedeutenden Teil ihres Stickstoffes von den äußerst geringen Mengen Ammoniak und salpetriger Säure in der Luft. Durch Reduktionsprozesse werden aus diesen der Stickstoff und Schwefel (Phosphor) erhalten und mit den Elementen der Kohlehydrate zum Eiweiß synthetisiert. Es ist sehr wahrscheinlich, daß Aminosäuren und deren Amide, z. B. das Asparagin (Aminobernsteinsäureamid, $C_4H_8N_2O_3$) bei dieser Synthese Zwischenstufen ausmachen. Wie diese Prozesse stattfinden, darüber wissen wir zur Zeit noch nichts. Aus dem so gebildeten Eiweiß wird dann endlich das lebendige Protoplasma gebildet.

Die Aufnahme von Stickstoff und seine Überführung in organische Verbindungen kann bei gewissen Pflanzen auch aus freiem Stickstoff erfolgen. Die von WINOGRADSKY entdeckte frei im Erdboden lebende Bakterie, *Clostridium Pasteurianum*, nimmt aus der Atmosphäre Stickstoff auf und führt ihn in organische Verbindungen über. KRÜGER und SCHNEIDEWIND isolierten einen N-bindenden Bazill, der in 62 Tagen 4.6 bis 8.5 mg Luftstickstoff in Eiweißstickstoff verwandelte. Nach KUHN würde 1 Hektar seines Versuchsfeldes durch Mikroben jährlich eine Stickstoffvermehrung von 66 kg erfahren. Andere Bakterien, welche Stickstoff zu fixieren im stande sind, sind die von BEYERINCK studierten *Azobacter*. Bakterien, welche an den Wurzeln der Leguminosen eigenartige Auswüchse, die sogen. Wurzelknollen bilden, haben die Fähigkeit, den freien Stickstoff in solche Verbindungen (Amide?) überzuführen, welche nicht nur ihnen selbst, sondern auch höheren Pflanzen unmittelbar als Stickstoffnahrung dienen können (HELLRIEGEL).

Zur Entwicklung der Pflanzen gehören noch einige andere, mineralische Bestandteile, vor allem Eisen, das zur Bildung des Chlorophylls notwendig ist, Kali und Magnesia, die, wie man glaubt, bei der Assimilation und bei den Synthesen eine hervorragende Rolle spielen, Kalk, der für den Transport und die Bindung schädlicher Nebenprodukte des Stoffwechsels (Oxalsäure) sehr wichtig ist, usw.

Dagegen braucht die Pflanze keine organischen Nahrungsstoffe. Wenn die Wurzel eines Maiskorns, das man in Wasser zum Keimen gebracht hat, in ein Gefäß mit einer

künstlichen Nährlösung (1⁰/₁₀₀ salpetersaures Kali, je 0.5⁰/₁₀₀ Chlornatrium, schwefelsaurer Kalk, schwefelsaure Magnesia, phosphorsaurer Kalk, sowie 0.005⁰/₁₀₀ schwefelsaures Eisenoxydul) gebracht wird, während die oberirdischen Teile in die Luft ragen, so wächst die Pflanze, da ja die Luft immer Kohlensäure enthält, ganz ausgezeichnet, entwickelt sich zu einer großen Maisstaude, treibt Blüten und bringt Samen.

Nur die chromophyllhaltigen Pflanzen besitzen das Vermögen, sich ausschließlich von rein anorganischen Substanzen zu ernähren. Die chromophyllfreien Teile solcher Pflanzen erhalten wenigstens ihre Kohlehydrate aus den chromophyllhaltigen Teilen. Diejenigen Pflanzen, welche, wie die Pilze, gar kein Chromophyll enthalten, müssen zu ihrer Nahrung schon fertiggebildete organische Substanzen bekommen, und dies ist auch bei sämtlichen Tieren der Fall.

Der Beginn der in der Natur stattfindenden organischen Synthesen ist also die durch die Sonnenstrahlen bewirkte Stärkebildung in den grünen Pflanzenteilen. Die dadurch aufgespeicherte Energie wird bei sämtlichen weiteren Prozessen im Pflanzenkörper verwendet. Bei den chromophyllfreien Pflanzen und Pflanzenteilen, sowie bei den Tieren finden sämtliche Lebensvorgänge auf Kosten der in den grünen Pflanzenteilen gebildeten Stoffe direkt oder indirekt statt. Die grünen Pflanzen sind also die notwendige Lebensbedingung für alle übrigen lebendigen Wesen auf der Erde; da indessen Kohlensäure, salpeter-, schwefel- und phosphorsaure Salze ganz unabhängig von dem Lebensprozeß der Tiere auf der Erde und in der Atmosphäre existieren, so brauchen die grünen Pflanzen für ihr Dasein dagegen die Tiere nicht.

Wir dürfen uns aber nicht vorstellen, daß nicht auch bei den Tieren synthetische Prozesse vorkommen sollten. Es ist allerdings wahr, daß die Tiere nicht im stande sind, aus vollständig oxydiertem Kohlenstoff (CO₂) und Wasserstoff (H₂O) kompliziertere Verbindungen zu bilden und daß der Tierkörper als Rohmaterial nur Verbindungen von einer verhältnismäßig komplizierten Konstitution verwenden kann. Solche Substanzen sind vor allem Eiweißkörper, Fette und Kohlehydrate. Aus diesem Rohmaterial vermag der Tierkörper aber durch eine wirkliche Synthese viele neue Substanzen, vor allem die lebendige Substanz zu bilden.

Außer den soeben erwähnten Substanzen braucht die tierische Zelle ganz wie die pflanzliche noch gewisse mineralische Verbindungen, um sich zu entwickeln und ihre Leistungen in normaler Weise vollbringen zu können. Der tierische Körper scheidet nämlich, wie die Erfahrung an Metazoën ergibt, derartige Substanzen ununterbrochen in seinen Exkreten aus und muß also bei mangelnder Zufuhr von solchen notwendig daran verarmen. Infolgedessen entstehen sogar beim erwachsenen Körper sehr bedeutende Störungen, welche schließlich zum Tode führen. Der wachsende Körper hat einen verhältnismäßig noch größeren Bedarf an anorganischen Verbindungen, denn solche sind für den Aufbau seiner Organe unbedingt notwendig.

Unter den in den tierischen Säften enthaltenen mineralischen Verbindungen steht an Menge das Kochsalz (NaCl) obenan, und eine Kochsalzlösung von entsprechendem Gehalt (0.6—0.9 Proz.) genügt tatsächlich, um ziemlich lange einen vom Körper ausgeschnittenen Froschmuskel oder ein Froschherz leistungsfähig zu erhalten, während auf der anderen Seite ein solches Herz in einer Lösung, wo das NaCl fehlt, nicht mehr schlägt (LINGLE).

In einer solchen Lösung hören aber die Kontraktionen des Herzens allmählich auf, können indes durch Zusatz von CaCl_2 in geringer Menge wieder erweckt werden. Auch der Zusatz von KCl ist dabei von großer Bedeutung. Während durch das Calciumsalz die Zusammenziehung des Herzens begünstigt wird, scheint das Kaliumsalz für die Erschlaffung wichtig zu sein. Am besten schlägt daher das Herz in einer Nahrungsflüssigkeit, in welcher sowohl Na, wie Ca und K enthalten sind (RINGER und mehrere andere Autoren).¹⁾

Analoge Erscheinungen treten auch bei anderen Organen zum Vorschein. Der ausgeschnittene Froschmuskel bleibt länger am Leben, wenn CaCl_2 einer Kochsalzlösung zugefügt wird. Es wird für die glatten Muskeln wenigstens angegeben, daß das Calciumsalz ganz wie beim Herzen für den Kontraktionsvorgang von Bedeutung ist, während das KCl die Erschlaffung begünstigt. Desgleichen entwickelt sich das Fundulus-Ei in NaCl-Lösung nur, wenn CaCl_2 zugefügt wird (LOEB).

Bei dem noch verhältnismäßig wenig fortgeschrittenen Zustand unserer hierhergehörigen Kenntnisse wäre es indes verfrüht, aus diesen Angaben — welche übrigens nicht ohne Widerspruch geblieben sind — die allgemeine Schlußfolgerung zu ziehen, daß die hier zunächst besprochenen Metalle, Na, K, Ca, für alle Zellen dieselbe durchgreifende Bedeutung haben. Vielmehr liegen schon jetzt Angaben vor, die da zeigen, daß eine solche Verallgemeinerung durchaus nicht gestattet ist. So ist das Spiel der Geißeln, z. B. der Spermatozoën und der Wimperhaare der Flimmerzellen sowohl der Wirbeltiere als auch der Wirbellosen von der Anwesenheit von NaCl in der sie umgebenden Lösung völlig unabhängig. Dasselbe ist mit der Kontraktion der Stiele der Vorticellen und verwandter Protozoën der Fall (OVERTON). Bei ganz jungen Larven von *Arenicola cristata* begünstigten Lösungen mit CaCl_2 die Muskelbewegung, solche mit MgCl_2 mehr die Wimperbewegung. Reine NaCl-Lösungen waren für letztere viel schädlicher als für die Muskelbewegung; Na-freie Lösungen hoben die Muskelbeweglichkeit auf, während die Wimpern noch beweglich blieben und in reinen CaCl_2 - oder MgCl_2 -Lösungen ungehindert fortbestanden (LINGLE).

Im Zusammenhang hiermit steht auch die von GOLDBERGER erwähnte Tatsache, daß gewisse Ca-Salze, welche bei den höheren Tieren einen so günstigen Einfluß haben, auf die Protisten eine giftige Wirkung ausüben, während wiederum andere Ca-Salze für sie unschädlich sind.

Zur Deutung der jetzt besprochenen Erscheinungen sind mehrere verschiedene Hypothesen aufgestellt worden. Da indes der Raum keine nähere Erörterung derselben gestattet und die hierhergehörigen Untersuchungen übrigens noch immer weiter fortgesetzt werden, muß ich hier auf einen Bericht über dieselben verzichten.

Zu den jetzt erwähnten Elementen Na, K, Ca, Cl und den Eiweiß, in den Fetten und Kohlehydraten enthaltenen Elementen (N, S, P, C, O, H) kommen noch einige andere, welche für den Körper der Tiere ebenso notwendig sind. Hierher gehören vor allem Mg, das nebst dem Ca in dem festen Gerüst der Knochen enthalten ist; das für die Bildung des Farbstoffes in den roten Blutkörperchen notwendige Fe sowie das J, welches einen notwendigen Bestandteil des Sekretionsproduktes der Schilddrüse

¹⁾ Eine zur Speisung des ausgeschnittenen Säugetierherzens außerordentlich zweckmäßige Lösung ist die folgende: 8⁰/₁₀₀ NaCl, 0.075⁰/₁₀₀ KCl, 0.1⁰/₁₀₀ CaCl_2 , 0.1⁰/₁₀₀ NHCO_3 , wenn dieselbe mit Sauerstoff gesättigt ist. Vergl. die Zusammensetzung der Blutmasse, Kapitel V.

darstellt. Ob noch andere Elemente für den normalen Bestand und die normale Tätigkeit des Körpers notwendig sind, dürfte vorläufig nicht als entschieden erachtet werden können. Jedenfalls ist zu bemerken, daß nach H. SCHULZ das Bindegewebe einen nicht ganz zu vernachlässigenden Gehalt an SiO_2 hat; derselbe beträgt in den Sehnen des Menschen 0.064, in der harten Hirnhaut 0.087, in den Fascien 0.106, sowie in der Whartonschen Sulze des Nabelstranges 0.244 pro Mille der Trockensubstanz. Über das Fl geben verschiedene Autoren an, daß sein Gehalt in der Knochenasche 0.15 bis 0.5 Prozent beträgt.

Bei den Assimilationsvorgängen, welcher Art sie auch sein mögen, wird Energie aufgespeichert. Als Maß der Energie einer Substanz an und für sich dient die bei ihrer Verbrennung entwickelte Wärmemenge. Kohlensäure und Wasser sind keine brennbaren Stoffe; die Stärke kann aber schon eine sehr erhebliche Wärmemenge erzeugen, sie besitzt also eine gewisse Quantität potentieller Energie, und zwar entwickelt 1 g Stärke bei der Verbrennung etwa 4.1 Kal.¹⁾ Diese potentielle Energie stammt aus den Sonnenstrahlen, deren aktuelle Energie unter der Mitwirkung der Chlorophyllkörper in die potentielle Energie der Stärke umgewandelt worden ist.

Wenn eine Synthese in einer lebendigen Zelle stattfindet, welcher die dazu notwendige Energie nicht wie bei der Stärkebildung von außen zugeführt wird, so kann sie nur auf Kosten der in der Zelle selbst vorhandenen potentiellen Energie ausgeführt werden. Oder mit anderen Worten: bei allen synthetischen Prozessen, welche sich ohne die Mitwirkung der Sonnenstrahlen in den Pflanzen- oder Tierzellen vollziehen, wird die der Zelle in der einen oder anderen Weise zur Verfügung stehende potentielle Energie in die potentielle Energie der neugebildeten Substanz umgewandelt.

Die assimilatorischen Leistungen der Elementarorganismen sind mit dissimilatorischen Vorgängen nahe verknüpft, d. h. wenn der Elementarorganismus es nicht vermag, aktuelle Energie zu entwickeln, so scheint auch keine Neubildung von Substanz in ihm stattzufinden: je reger der dissimilatorische Prozeß ist, um so lebhafter wird die Assimilation. Ohne Sauerstoff ist auf die Dauer keine Entwicklung von Pflanzen und auch keine Entwicklung tierischer Eier möglich, wie schon SPALLANZANI, DUTROCHET, SAUSSURE und SCHWANN feststellten. Beim Ei des *Ctenolabrus*, eines marinen Knochenfisches, werden die schon gebildeten Furchungszellen bei Sauerstoffentziehung aufgelöst und fließen zusammen, um bei wieder stattfindender Sauerstoffzufuhr sich von neuem zu bilden (LOEB). Hierher gehört möglicherweise auch die Erscheinung, daß die Skelettmuskeln nur durch Arbeit an Masse zunehmen, während eine noch so reichliche Nahrungszufuhr ohne Arbeit keine Zunahme der Muskelmasse bewirkt, sowie daß beim wachsenden Organismus mit dem körperlichen Zuwachs eine lebhaftere Dissimilation Hand in Hand geht.

B. Die Dissimilationsprozesse stellen die Quelle der Produktion von aktueller Energie seitens der Zellen dar. Diese Prozesse sind überall, sowohl bei pflanzlichen als bei tierischen Zellen prinzipiell ganz übereinstimmend und bestehen in einer Zersetzung komplizierter

¹⁾ 1 Kal. (Kalorie oder Wärmeeinheit) — die zur Erwärmung von 1 kg Wasser von 0 bis 1° C. notwendige Wärmemenge.

Moleküle. Inwiefern diese Zersetzung die lebendige Substanz der Zelle oder nur die unbelebten Zelleinschlüsse trifft, kann noch nicht ganz bestimmt entschieden werden. Bei der Darstellung des allgemeinen Stoffwechsels werden wir Gelegenheit finden, diese Frage etwas eingehender zu erörtern.

Die betreffende Zersetzung ist in der Mehrzahl der Fälle eine Oxydation, also eine Verbrennung der dem Elementarorganismus zur Verfügung stehenden brennbaren Substanzen, der sogen. organischen Nahrungsstoffe: Eiweiß, Fette, Kohlehydrate (LAVOISIER 1777). Dies wird dadurch bewiesen, daß sämtliche Tiere Kohlensäure produzieren und bei Sauerstoffmangel binnen kurzem zu Grunde gehen. Da die Pflanze unter der Einwirkung von Sonnenstrahlen die Kohlensäure zu reduzieren vermag und den Sauerstoff daraus freimacht, folgt, daß unter geeigneten Umständen Pflanzen und Tiere, wenn sie zusammen in einem abgeschlossenen Raum gehalten werden, am Leben bleiben können, denn die von den Tieren gebildete Kohlensäure wird von den Pflanzen unter Sauerstoffabgabe reduziert, und so bekommen die Tiere Sauerstoff und die Pflanzen Kohlensäure.

Jedoch dürfen wir uns nicht vorstellen, daß die Pflanze gar keine Kohlensäure bildet. Im Gegenteil verhält sich das Pflanzenprotoplasma bei seiner Produktion von aktueller Energie ganz wie das tierische Protoplasma und erzeugt ebenso wie dieses Kohlensäure. Nur wird bei den grünen Pflanzen im Licht die Kohlensäurebildung durch die gleichzeitig stattfindende, viel umfangreichere Reduktion der Kohlensäure verdeckt; sie tritt aber im Dunkel, wo die Reduktionsprozesse aufgehoben sind, in ihrer vollen Deutlichkeit hervor.

Die durch die Lebenstätigkeit bewirkte Zersetzung geschieht nicht in der Weise, daß die brennbaren Substanzen in ihre Schlußprodukte unmittelbar übergehen, sondern die zusammengesetzten organischen Moleküle werden allmählich in weniger zusammengesetzte gespalten, wobei wahrscheinlich Oxydations- und Reduktionsprozesse in rascher Aufeinanderfolge stattfinden (DRECHSEL). Endlich werden diese intermediären Zersetzungsprodukte in diejenigen Substanzen verwandelt, welche als Schlußprodukte des Stoffwechsels den Körper verlassen.

Die tierische Verbrennung ist innerhalb sehr weiter Grenzen vollkommen unabhängig von dem Partiardruck des (neutralen) Sauerstoffes, und die lebendige Zelle regelt also selber die Größe ihres Sauerstoffverbrauches (PFLÜGER).

Das Protoplasma besitzt außerdem die Eigenschaft, Sauerstoff in Verbindungen aufzuspeichern, in welchen er locker gebunden ist und denen er bei Sauerstoffmangel wieder entzogen wird. Dies geht daraus hervor, daß die Elementarorganismen, wenn auch im allgemeinen nur für eine verhältnismäßig kurze Zeit, ohne Zufuhr von freiem Sauerstoff von außen, aktuelle Energie entwickeln können. In gewissen Fällen geschieht dies sogar auf Kosten von Verbindungen, welche Sauerstoff fest chemisch gebunden enthalten und durch unsere stärksten Reduktionsmittel nicht desoxydiert werden können.

Beispiele solcher Erscheinungen haben wir bei den Myxomyceten, welche ihre Bewegungen in sauerstofffreien Medien erst nach drei Stunden einstellen; bei den Flimmerzellen, welche noch länger ohne Sauerstoff fortzuleben im Stande sind; bei den Skelettmuskeln, welche sich sogar im Vakuum kontrahieren und dabei Kohlensäure abgeben. Der Eingeweidewurm *Ascaris* kann 5 Tage lang ohne Sauerstoffzufuhr am Leben bleiben (BUNGE). Hierbei findet ein Gärungsvorgang statt, bei welchem aus dem im Körper des Tieres aufgespeicherten Glykogen Kohlensäure und ein Gemenge von Valeriansäure, Kapronsäure usw. entsteht (WEINLAND). — Hierher dürfte auch die Erscheinung gehören, daß das gebrütete Hühnerei während der ersten 5 Stunden freien Sauerstoff abgibt (HASSELBALCH).

Ein sehr schöner Versuch über das Leben höherer Organismen ohne Sauerstoff ist folgender, den wir PFLÜGER verdanken. Um 2 Uhr 44 Minuten nachm. werden zwei Frösche in eine etwa auf 0° C. abgekühlte Atmosphäre gebracht, aus welcher jede Spur von Sauerstoff auf das sorgfältigste entfernt worden war. Um 3 Uhr zeigen sie die entschiedenste Atemnot, aber keine Krämpfe. Als bald sitzen sie bewegungslos, aber so still, als wollten sie durch Vermeiden jeder Bewegung das Sauerstoffbedürfnis nicht vermehren. Von Zeit zu Zeit wandern sie, stellen sich auf und öffnen die Mäuler. Abends 8 Uhr sind sie noch ruhiger geworden und sichtlich sehr matt, zeigen aber bei Reizung mittelst eines Drahtes die unzweideutigsten Zeichen der Integrität. Am folgenden Morgen um 9 Uhr liegen die Frösche bewegungslos wie Leichen in ihrem Gefängnis. Selbst die heftigsten Hautreize bringen keine Spur von Reaktion hervor; auch ist keine Spur von einer Atembewegung vorhanden. Um 10 Uhr verließen die Frösche nach 17stündiger Entbehrung des Sauerstoffes ihr Gefängnis. Als nach zwei Stunden Aufenthalt in atmosphärischer Luft und nach wiederholtem Lufteinblasen noch immer kein Lebenszeichen zurückkehren wollte, öffnete PFLÜGER bei dem einen Frosche die Leibeshöhle und fand, wie das Herz mit großer Energie schlug und wie die Arterien wundervoll hellrotes Blut enthielten. Trotzdem war es überall still. Erst gegen 3 Uhr fingen die Muskelbewegungen wieder an; allmählich kehrten die Reflexerregbarkeit, die spontanen Atembewegungen usw. zurück. Die kombinierten Bewegungen aber, welche unter der Mitwirkung der höchsten Nervenzentren stattfinden, kamen nicht mehr zum Vorschein.

Endlich können gewisse Organismen niedrigster Ordnung, besonders aus der Gruppe der Bakterien, nur unter Abschluß von Sauerstoff dauernd leben (anaerobe Bakterien, PASTEUR). Über die Art und Weise, wie dieselben die für ihre Leistungen notwendige aktuelle Energie freimachen, gibt uns die Hefezelle einen gewissen Aufschluß. Dieser Organismus kann lange Zeit als Anaerob am Leben bleiben und eine umfangreiche Tätigkeit entwickeln, die sich, ganz wie bei der aeroben Lebensweise desselben, vor allem durch die alkoholische Gärung des Zuckers, d. h. durch dessen Spaltung in 2 (CO₂) und 2 (C₂H₆O), kennzeichnet. Da nun die Verbrennungswärme des gebildeten Alkohols geringer als die des zerlegten Zuckers ist, wird eine gewisse Menge aktueller Energie entwickelt, die der Hefezelle zur Verfügung gestellt wird (HERMANN, KÜHNE).

Bei den dissimilatorischen Prozessen der Zelle werden natürlich die zu ihrer Verfügung stehenden Nahrungsstoffe allmählich verbraucht, und wenn keine Zufuhr von außen stattfindet, muß sie an Hunger sterben.

Die bei der Nahrungsentziehung auftretenden Veränderungen im Zellkörper hat WALLENGREN an der ciliaten Infusorie *Paramecium* näher verfolgt. Schon während der ersten Hungertage verschwinden alle Nahrungsvakuolen und Nahrungsballen. Darauf werden die im Protoplasma befindlichen kleinen Körnchen verbraucht, und das Körnerplasma nimmt infolgedessen an Menge stark ab. Am Ende dieser Zeit wird wahrscheinlich auch die lebendige Substanz des Körnerplasmas selbst teilweise verbraucht. Trotz der hierdurch hervorgerufenen mehr oder minder großen Veränderung der

Körperform sind das Hautplasma, die kontraktile Vakuolen und die Cilien noch nicht in merkbarer Weise beeinflußt. Während dieser Periode wird also die Tätigkeit der letzterwähnten Bildungen durch das vom Körnerplasma gelieferte Material unterhalten. Bei weiter fortschreitender Inanition erscheint im Körnerplasma eine starke Vakuolisierung, das Hautplasma sowie eine Menge Cilien werden mehr und mehr resorbiert, auch der Makronukleus wird endlich angegriffen, während der Mikronukleus noch ziemlich unberührt bleibt. Zuletzt wird der Punkt erreicht, wo alles, was der Zelleib als Nährmaterial liefern kann, verbraucht und die zurückgebliebene lebendige Substanz selbst ganz erschöpft ist, und die Zelle fällt unter den Erscheinungen des körnigen Zerfalls dem Tode anheim.

C. Die Temperatur. Auf die Lebenstätigkeit der Elementarorganismen übt die Temperatur einen sehr großen Einfluß aus, und wir können fast behaupten, daß für jede Zelle eine bestimmte Temperatur die günstigste ist. Allerdings vermögen die Zellen Temperaturschwankungen gewissen Umfanges zu ertragen, resp. sich an solche zu gewöhnen, einige Zellen sind in dieser Hinsicht sehr wenig empfindlich, andere dagegen von der Temperatur in hohem Grade abhängig, für alle Zellen aber gilt als Regel, daß sie zu Grunde gehen, wenn die Temperatur des umgebenden Mediums gewisse Grenzen überschreitet.

Für die meisten tierischen und pflanzlichen Zellen ist die obere Grenze der mit dem Leben noch vereinbaren Temperatur etwa 40—47° C. Sie sterben, auch wenn sie nur kurze Zeit einer etwas höheren Temperatur ausgesetzt werden. Dies ist zum Teil wenigstens von einer bei dieser Temperatur stattfindenden Gerinnung abhängig. Jedoch finden sich Elementarorganismen, welche eine bedeutend höhere Temperatur ertragen, ohne zu Grunde zu gehen. In den heißen Quellen von Ischia leben Algen bei einer Temperatur von 53° C., und es wird angegeben, daß daselbst zwischen Filzen von Oscillarien ciliate Infusorien und Rotatorien bei einer Temperatur von 81—85° C. leben (EHRENBERG). Viele Bakterien wachsen bei 50—55° C., ja sogar bei 72° C. Noch weit resistenter gegen Wärme sind aber ihre Sporen, und erst trockene Hitze von 140° C. vernichtet bei dreistündiger Einwirkung mit Sicherheit ihr Leben.

In Bezug auf die niedere Grenze der mit dem Leben vereinbaren Temperatur hat man gefunden, daß Amöben, auf Eis gelegt, allerdings ihre Bewegungen einstellen und schließlich vollständig regungslos liegen bleiben, nach Erhöhung der Temperatur aber wieder anfangen, sich zu bewegen. Wenn sie aber im Wassertropfen selbst einfrieren, so bleiben sie nach Erwärmen vollständig regungslos und sind also tot.

Indessen ist eine Temperatur unter 0° C. für die Elementarorganismen nicht absolut tödlich. PICTET hat nämlich mit voller Sicherheit beobachtet, daß Fische, welche in einem Eisblock auf —15° C. abgekühlt wurden, nach vorsichtiger Erwärmung dennoch am Leben blieben, obwohl ihre Versuchsgenossen sich wie das Eis selbst zu Pulver zerstampfen ließen. Dagegen gingen die Fische bei einer Abkühlung auf —20° C. zu Grunde. Frösche ertrugen eine Temperatur von —28° C.,

Tausendfüßer von -50° C., ohne zu sterben. — Getreidesamen verloren ihre Keimfähigkeit nicht, wenn sie sogar eine längere Zeit hindurch einer Temperatur von -42° C. ausgesetzt wurden (C. DE CANDOLLE). Cholera-spirillen und Milzbrandsporen können, ohne zu sterben, 20 Stunden bis 7 Tage bei der Temperatur der flüssigen Luft (-183 bis -192° C.) gehalten werden, ja eine Bakterienart, *Bacterium phosphorescens*, blieb nach zehnstündigem Aufenthalt bei -252° C. noch am Leben (MC FADAYEN).

Von vornherein sollte man glauben, daß das Leben bei einer so niedrigen Temperatur, daß das Protoplasma erstarrt, temporär stillstehen müßte. Nach den soeben mitgeteilten Erfahrungen scheint dies jedoch nicht ganz richtig zu sein, denn in diesem Falle wäre es ja ganz gleichgültig, ob die Temperatur eines erfrorenen Fisches -15 oder -20° C. ist, und dennoch kann der Fisch nach Abkühlung auf -15° am Leben bleiben, während er nach Abkühlung auf -20° stirbt. Stünde das Leben wirklich absolut still, so wäre es schwer zu verstehen, weshalb ein weiteres Sinken der Temperatur noch von Einfluß sein sollte. Jedenfalls sind aber bei diesen niedrigen Temperaturen die Lebensvorgänge auf ein geringes Minimum reduziert.

Wenn die Temperatur oder die chemische Zusammensetzung des umgebenden Mediums verändert wird und die Elementarorganismen dennoch am Leben bleiben, so können verschiedene Veränderungen in ihren Eigenschaften auftreten, welche besonders bei den pathogenen Mikroorganismen eine außerordentlich große Bedeutung haben, indem dabei der Grad ihrer Virulenz gesteigert oder geschwächt werden kann (PASTEUR). Hierauf gründen sich die von PASTEUR eingeführten Schutzimpfungen.

Nach dieser allgemeinen Übersicht wollen wir die einzelnen Lebenserscheinungen der Elementarorganismen näher ins Auge fassen und also die Stoffaufnahme, die Verdauung, die oxydativen Vorgänge, die Abgabe der Zersetzungsprodukte, die Sekretion sowie endlich die Bewegungserscheinungen, die Lichtproduktion, die Wärmebildung und die Erzeugung von Elektrizität der Reihe nach erörtern.

b. Die Stoffaufnahme.

Es ist selbstverständlich, daß das Medium, in welchem die Elementarorganismen leben, alle die für den Unterhalt derselben notwendigen Nahrungstoffe, inkl. Sauerstoff und Wasser, enthalten muß, denn sonst würden sie ja unbedingt zu Grunde gehen. Außerdem verhalten sich verschiedene Elementarorganismen bei verschiedenem Salzgehalt des Mediums sehr verschieden, was zum Teil wenigstens von vererbten Arteigentümlichkeiten bedingt ist.

Gewisse einzellige Organismen sind für das Leben im Süßwasser, andere für das Leben im Salzwasser eingerichtet. Die meisten sterben, wenn sie in destilliertes Wasser gebracht werden. Wenn das Medium, worin die Zellen leben, plötzlich und in einem höheren Grade hinsichtlich seiner Zusammensetzung verändert wird, so geht die Zelle zu Grunde. Findet dagegen die Veränderung nur allmählich und langsam statt, so kann sich die Zelle der veränderten Beschaffenheit des Mediums anpassen und am Leben

bleiben. Wie weit die Veränderung schreiten darf, bis Störungen in der Lebenstätigkeit der Zelle eintreffen, hängt teils von der Beschaffenheit der Zellen ab und teils von denjenigen Stoffen, die dem Medium zugesetzt worden sind.

Daß auch bei den höchsten Tieren und dem Menschen die Eigenschaften der Elementarorganismen durch veränderte Zusammensetzung der Gewebsflüssigkeit verändert werden, geht ohne weiteres aus den Erfahrungen über die chronischen Intoxikationskrankheiten (z. B. Alkoholismus, Morphinismus) hervor.

Bei den vielzelligen Tieren baden die Zellen in einer Flüssigkeit, der Gewebsflüssigkeit, welche das Medium darstellt, in welchem sie leben. Wenn die Gewebsflüssigkeit hierzu geeignet sein soll, muß sie vor allem alle die zur Ernährung der Elementarorganismen notwendigen Substanzen enthalten, sowie auch die sonst notwendigen Eigenschaften besitzen.

Die Gewebsflüssigkeit unterscheidet sich von denjenigen Medien, in welchen die einzelligen Wesen leben, dadurch, daß sie innerhalb des Körpers selbst eingeschlossen ist und wesentlich durch die Tätigkeit der Zellen gebildet wird. Auch ist die Menge der Gewebsflüssigkeit keine unbegrenzte, der Vorrat an Nahrungsstoffen und Sauerstoff, den sie zu einem bestimmten Zeitpunkt enthält, wird bald verbraucht, und statt ihrer wird sie von Zersetzungsprodukten angefüllt und überladen, welche dem Körper schädlich sind.

Um am Leben bleiben zu können, müssen die Metazoön daher vor allem dafür sorgen, daß die Gewebsflüssigkeit immer von normaler Beschaffenheit ist. Zu diesem Zwecke wirken sehr viele Organe des Körpers in der Weise zusammen, daß die einzelnen Organe für besondere Aufgaben besonders abgepaßt sind.

Die Erfahrung zeigt nun, daß eine besondere Aufgabe im allgemeinen nicht von einem einzelnen Organe ausgeführt werden kann, sondern die Mitwirkung mehrerer Organe erfordert. Man bezeichnet als Organsystem oder Apparat alle diejenigen Organe, welche zusammen eine bestimmte Aufgabe zu lösen haben.

Damit die Gewebsflüssigkeit als Medium für die Lebenstätigkeit der Zellen dienen kann, muß sie nebst Wasser gewisse brennbare Stoffe und mineralische Bestandteile, welche alle als Nahrungsstoffe zusammengefaßt werden, sowie Sauerstoff enthalten.

Weder die Nahrungsstoffe noch der Sauerstoff gelangen aber direkt in die Gewebsflüssigkeit; um dieselben zu dieser zu bringen, müssen nicht weniger als drei Organsysteme zusammenwirken, nämlich 1) der Kreislaufsapparat, 2) der Verdauungsapparat und 3) der Atmungsapparat.

Der Kreislaufsapparat hat die Aufgabe, die Gewebsflüssigkeit sowohl mit Nahrungsstoffen als mit Sauerstoff zu versehen. Dies geschieht so, daß mittelst dieses Apparates eine Flüssigkeit, das Blut, in einer ununterbrochenen Strömung durch alle Teile des Körpers getrieben wird. Das Blut enthält alles, was die Gewebsflüssigkeit zu ihrer normalen Zusammensetzung braucht. Bei seiner Strömung gibt es Stoffe an die Gewebsflüssigkeit ab und unterhält also die normale Zusammensetzung derselben.

Der Vorrat des Blutes an Nahrungsstoffen und an Sauerstoff ist natürlich keineswegs unbegrenzt, und das Blut würde durch die stetigen Abgaben an die Gewebsflüssigkeit bald zum Unterhalt derselben untauglich werden, wenn es nicht während seines Kreislaufes durch gewisse Organe strömte, deren Aufgabe es ist, diese Verluste zu ersetzen. Diese Organe gehören dem Verdauungs- und dem Atmungsapparate an.

Der Verdauungsapparat hat die Aufgabe, die zum Unterhalt des Körpers notwendigen Nahrungsstoffe aufzunehmen und dieselben in der Weise zu verändern, daß sie in das Blut übergeführt werden können.

Durch den Atmungsapparat wird der für die Verbrennung im Körper notwendige Sauerstoff demselben zugeführt.

Die bei der Verbrennung entstandenen Zersetzungsprodukte dürfen nicht in der Gewebsflüssigkeit bleiben, weil sie den Körper schließlich vergiften. Sie müssen also vom Körper ausgeschieden werden. Dies geschieht in der Weise, daß sie zuerst in das Blut übergehen und dann durch die Ausscheidungsorgane vom Körper abgegeben werden.

Nur durch die Zusammenwirkung dieser Organsysteme wird die Gewebsflüssigkeit hinsichtlich ihrer chemischen Zusammensetzung von der Beschaffenheit, daß sie ihre Aufgabe erfüllen kann.

Damit aber alle diese für das Leben notwendigen Verrichtungen in einer solchen Weise stattfinden sollen, daß sie zum richtigen Ziel führen, unterliegen sie sämtlich dem Einfluß des Nervensystems, dessen wichtige Aufgabe es ist, die Organe zu beherrschen und ihre Leistungen zu regulieren. Auch Produkte, welche bei der Lebenstätigkeit der Organe gebildet werden, wirken bei dieser Regulation vielfach mit.

Durch den Einfluß des Nervensystems wird ferner bei den sogen. warmblütigen Tieren eine konstante Körpertemperatur, d. h. eine konstante Temperatur der Gewebsflüssigkeit zuwege gebracht. Ein besonderes Organsystem für die Unterhaltung der Körpertemperatur findet sich allerdings nicht, sondern die verschiedenen Körperteile wirken, wenn auch in verschiedenem Grade, zu diesem Resultat zusammen. Indes können wir sagen, daß die Muskeln hierbei die wichtigste Rolle spielen.

Bei den von Membranen umgebenen Elementarorganismen können nur gasförmige und in Lösung befindliche Stoffe mit der Zelle einverleibt werden. Die bei der Aufnahme gasförmiger Stoffe stattfindenden Prozesse sind bei den Elementarorganismen an sich nur wenig bekannt, und die bei den höheren Tieren hervortretenden Erscheinungen werden wir in Kapitel IX näher erörtern. Über die Aufnahme von Flüssigkeiten und in Lösung befindlichen Verbindungen sind dagegen unsere Kenntnisse etwas weiter fortgeschritten.

In dieser Beziehung sind die osmotischen Erscheinungen von der allergrößten Bedeutung, weshalb es angezeigt ist, dieselben hier etwas eingehender zu besprechen.

Wenn man über irgend eine Lösung, z. B. von Zucker in Wasser, vorsichtig eine Schicht reinen Wassers bringt, so bleibt das System nicht in diesem Zustande. Der Zucker beginnt alsbald, sich der Schwere entgegen zu erheben und in dem Wasser zu verbreiten, und die Bewegung hört erst auf, wenn sich der Zucker in die gesamte Wassermenge gleichförmig verteilt hat.

Dasselbe trifft auch in dem Falle ein, wenn Wasser und Zuckerlösung durch eine Wand getrennt sind, welche für beide in gleichem Grade durchgängig ist: die gelöste Substanz wandert von Orten höherer Konzentration zu solchen niederer ganz in derselben Weise, als wäre keine trennende Membran vorhanden.

Ganz andere Erscheinungen treten aber auf, wenn man zwischen die Lösung und das Wasser eine Wand bringt, welche zwar das letztere, nicht aber die gelöste Substanz hindurchtreten läßt. Solche „halbdurchlässige“ (semipermeable) Wände lassen sich darstellen, wenn man z. B. eine poröse Tonzelle mit einer Lösung von Kupfersulfat tränkt, sie sorgfältig ausspült und mit einer Lösung von Kaliumferrocyanid anfüllt. Es bildet sich alsdann auf und in der Tonwand eine zusammenhängende Decke von Kupferferrocyanid, durch welche man Wasser filtrieren kann; filtriert man aber eine Zuckerlösung, so erfordert dies zunächst einen viel stärkeren Druck, und was schließlich durchgetreten ist, ist nicht Zuckerlösung, sondern reines Wasser.

Wenn man in eine derartig vorbereitete Zelle Zuckerlösung füllt und sie durch einen Propfen verschließt, welcher ihren Inhalt mit einem Manometer in Verbindung zu

bringen gestattet, so bemerkt man, wenn die Zelle in reines Wasser gesetzt wird, im Innern derselben eine Zunahme des Druckes, welcher bis zu einem bestimmten Maximalwert geht. Dieser stellt den osmotischen Druck der betreffenden Flüssigkeit dar und ist gerade so groß wie der Gasdruck, den man beobachten würde, wenn man das Wasser entfernte und den Zucker, den gleichen Raum bei gleicher Temperatur in Gasform füllend, zurückließe.

Für eine einprozentige Lösung von Rohrzucker beträgt der osmotische Druck bei 13.7° C. 0.691 Atmosphäre; eine vierprozentige Zuckerlösung läßt den Druck auf 2.74 Atmosphären steigen.

Da es keine Membran gibt, welche für Lösungen aller möglichen Substanzen halbdurchlässig wäre, muß man, um die osmotische Spannkraft verschiedener Lösungen zu bestimmen, indirekte Methoden benutzen. Eine solche, die auch innerhalb der Physiologie und der Medizin eine große Anwendung hat, gründet sich darauf, daß in einer wässerigen Lösung die gelöste Substanz, z. B. ein Salz, einen hemmenden Einfluß auf das Gefrieren des Wassers ausübt und also den Gefrierpunkt erniedrigt. Die Ursache dieser Hemmung liegt darin, daß die Salzteilechen durch die Anziehung, welche sie auf die Wasserteilchen ausüben, die letzteren verhindern, sich miteinander zu vereinigen, d. h. in festen Zustand überzugehen. Je größer nun die Anziehung von Salz an Wasser ist, um so schwerer wird das Wasser gefrieren, und um so bedeutender wird also die Abkühlung sein müssen, um letzteres zu bewirken. Die Gefrierpunktniedrigung, die mit Δ bezeichnet wird, ist also ein Maß für die osmotische Spannkraft P des Salzes, welches sich daraus laut der Formel $P = 12.03 \Delta$ in Atmosphären berechnen läßt. Eine einprozentige NaCl-Lösung gefriert bei -0.606° C. Die Gefrierpunktniedrigung ist also 0.606. Findet man für eine unbekannte Flüssigkeit $\Delta = 0.606$, so entspricht deren osmotische Spannkraft der einer NaCl-Lösung von 1 Prozent und beträgt also $12.03 \times 0.606 = 7.29$ Atmosphären.

Wenn man in einem gleichen Lösungsmittel aequimolekulare Mengen verschiedener Substanzen, d. h. Mengen, welche sich wie die Molekulargewichte der betreffenden Substanzen verhalten, zur Auflösung bringt und also Lösungen herstellt, welche im gleichen Volumen die gleiche Anzahl Moleküle der gelösten Substanzen enthalten, so haben diese Lösungen bei gleicher Temperatur den gleichen osmotischen Druck.

Hierbei begegnen wir aber bei Elektrolyten einer, übrigens nur scheinbaren Ausnahme, indem der osmotische Druck bei diesen höher ist, als dies der soeben dargestellten Regel entspricht. Dieses abweichende Verhalten ist dadurch bedingt, daß die betreffenden Substanzen in Wasserlösungen teilweise in (elektrisch geladenen)

Ionen dissoziiert sind, z. B. HCl in $\overset{+}{\text{H}}$ und $\overset{-}{\text{Cl}}$, KCl in $\overset{+}{\text{K}}$ und $\overset{-}{\text{Cl}}$, NaOH in $\overset{+}{\text{Na}}$ und $\overset{-}{\text{OH}}$, usw.¹⁾ Hierdurch wird die Anzahl der in der Lösung befindlichen Moleküle vergrößert und infolgedessen auch der osmotische Druck, in vollkommener Übereinstimmung mit der allgemeinen Regel, erhöht.

Der Grad der Dissoziation ist vor allem von der Konzentration der Lösung und der Natur der gelösten Substanz abhängig. Je verdünnter die Lösung, um so vollständiger ist bei einem und demselben Elektrolyten die Dissoziation, d. h. um so größer die prozentuale (nicht die absolute) Zahl der freien Ionen. Bei verschiedenen Elektrolyten bietet die Dissoziation Verschiedenheiten dar, auf welche hier nicht eingegangen werden kann. Es sei nur erwähnt, daß die bei den Vorgängen im Körper wichtigsten Salze, die der Alkalien mit einbasischen Säuren, in verdünnten Lösungen bei aequivalenten Konzentrationen gleichstark, und zwar in sehr großem Umfange dissoziiert sind.

¹⁾ + und - bedeuten die Art der elektrischen Ladung der Ionen.

Die osmotische Spannung einer Lösung von mehreren Substanzen ist gleich der Summe der Spannungen der einzelnen Substanzen.

Wenn zwei Lösungen von verschieden großer osmotischer Spannung durch eine halbdurchlässige Membran voneinander getrennt sind, so tritt Wasser von der mit geringerer Spannung zu der mit stärkerer so lange über, bis beide isotonisch sind. Im Verhältnis zueinander werden diese Lösungen hypo-, bezw. hypertonisch genannt.

Tote tierische und pflanzliche Membranen sind in der Regel sowohl für das Wasser als auch, obschon in geringerem Grade, für die darin gelösten Substanzen permeabel. Wenn eine solche Membran Wasser von einer wässrigen Salzlösung trennt, so tritt jenes in die Lösung hinein und das Salz aus derselben heraus, bis die osmotische Spannung an beiden Seiten der Membran die gleiche geworden ist. Dasselbe ist der Fall, wenn zwei isotonische Lösungen von verschiedenen Salzen, z. B. NaCl und NaNO₃, durch die Membran getrennt sind: das Kochsalz geht von der einen zu der anderen über und umgekehrt, wobei die Lösungen isotonisch bleiben. Wenn sie anisotonisch sind, so findet ein Austausch von Wasser und Salzmolekülen statt, bis die Isotonie der beiden Lösungen erreicht wird.

(Vgl. WALTHER NERNST, Theoretische Chemie vom Standpunkte der AVOGADRO'schen Regel und der Thermodynamik. Zweite Auflage. Stuttgart 1898. — H. J. HAMBURGER, Osmotischer Druck und Ionenlehre in den medizinischen Wissenschaften. I—II. Wiesbaden 1902—1904.)

Aus diesen Erfahrungen über die osmotischen Erscheinungen geht hervor, daß jede Veränderung in der Zusammensetzung des den Elementarorganismus umgebenden Mediums oder der in demselben enthaltenen Flüssigkeit eine Veränderung des in ihm herrschenden osmotischen Druckes und also der in ihm enthaltenen Flüssigkeitsmenge (des Quellungsgrades) sowie auch der chemischen Zusammensetzung des Zellsaftes, ja sogar des Protoplasmas selbst, wird bewirken können, je nachdem die Grenzschicht des Protoplasmas für die in Betracht kommenden Substanzen durchgängig ist oder nicht.

Die einfachsten Beispiele von dem Einfluss der Osmose bieten uns die Pflanzenzellen. Ihre Membran ist für Gase, Wasser und Lösungen durchgängig. An der lebendigen Zelle ist die Membran von Wasser imbibiert, und alle Stoffe, welche in Wasser gelöst sind, können die Membran durchdringen und also nach der Außenschicht des innerhalb der Membran befindlichen Zellprotoplasmas (des Primordialschlauches) gelangen.

Die Pflanzenzelle enthält, von dem Primordialschlauch umgeben, den Zellsaft, welcher eine wässrige Lösung von verschiedenen Salzen, Kohlehydraten usw. darstellt. Der Primordialschlauch ist für Wasser durchlässig, verwehrt aber gewissen Verbindungen vollständig den Eintritt und verhält sich denselben gegenüber genau als eine halbdurchlässige Membran.

Wenn daher die Zelle von der Lösung einer solchen Verbindung umspült wird, deren osmotische Spannung größer als diejenige des Zellsaftes ist, so tritt Wasser vom Zellsaft heraus, der Primordialsack löst sich von der Zellwand und zieht sich immer mehr zusammen (Plasmolyse). Durch Überführen in reines Wasser kann dann umgekehrt Wasser durch den Primordialsack hindurch wieder in den Zellsaft hineintreten und den Druck desselben, von welchem der Zellturgor bedingt ist, erhöhen.

Gewissen anderen Verbindungen gestattet der Primordialsack leichter oder schwerer den Eintritt, und ist übrigens noch im stande, ihre Permeabilität nach Umständen zu verändern, insbesondere bei dem Verkehr der Zellen untereinander, da Stoffwanderung und Stoffaustausch in reichem Maße vorkommen. Daraus folgt, daß die Stoffaufnahme, wie übrigens auch die Stoffabgabe, bei den pflanzlichen Zellen nicht als ein einfacher osmotischer Prozeß zu bezeichnen ist.

Bei den Zellen des Tierkörpers lassen sowohl der Zellkörper selbst als auch der Kern gewisse in Wasser gelöste Substanzen hindurch, andere aber nicht und verhalten sich also letzteren gegenüber als halbdurchlässige Membranen (HAMBURGER, HEDIN). Für eine und dieselbe Substanz kann die Permeabilität verschiedener Zellengattungen ziemlich verschieden sein, auch scheint sie bei einer und derselben Zellengattung unter verschiedenen physiologischen Zuständen zu variieren (HAMBURGER).

Aus den Untersuchungen von HAMBURGER, HEDIN, KOEPPE und GRYSN über die Durchlässigkeit der roten Blutkörperchen für verschiedene Substanzen läßt sich entnehmen, daß die Ka -, Na -, Ca -, Sr -, Ba -, Mg -Ionen, die verschiedenen Zuckerarten, Arabit und Mannit gar nicht in sie eindringen; daß sie für neutrale Aminosäuren (Glykokoll, Asparagin usw.) wenig permeabel sind, und zwar scheint die Amidogruppe der Aminosäuren dem Eindringen einen kräftigen Widerstand zu leisten, während dieser Einfluß der Amidogruppe in den Säureamiden (Acetamid usw.) viel weniger kräftig ist. Durchlässig sind die roten Blutkörperchen aber für die NH_4 -Ionen, für freie Säuren und Alkalien, für Alkohole, und zwar in um so höherem Maße, je geringer die Zahl der Hydroxylgruppen im Molekül ist; ferner für Aldehyde, Ketone, Äther, Ester, Antipyrin, Amide, Harnstoff, Urethan, Gallensäuren und gallensaure Salze. — Die Leukocyten des Blutes und der Lymphdrüsen sind, soviel ihre Durchlässigkeit bis jetzt untersucht wurde, für Chlor, Schwefelsäure, Kohlensäure, Jod, Brom, Oxalsäure, Phosphorsäure, Salicylsäure, Benzoessäure, Arsensäure durchlässig (HAMBURGER und v. D. SCHROEFF).

Am quergestreiften Muskel hat OVERTON die Durchlässigkeit für eine große Anzahl organischer Verbindungen näher untersucht und ist dabei zu dem Resultat gekommen, daß sich derselbe den gleichen Substanzen gegenüber in ganz ähnlicher Weise wie die pflanzlichen Zellen verhält. Alle Verbindungen, die neben einer merklichen Löslichkeit im Wasser sich in Äthyläther, in den höheren Alkoholen, in Olivenöl und in ähnlichen organischen Lösungsmitteln leicht lösen oder wenigstens in diesen nicht viel schwerer löslich sind als im Wasser, dringen äußerst leicht in die lebenden Muskelfasern und andere tierische und pflanzliche Zellen ein. Je mehr sich aber das Teilungsverhältnis einer Verbindung zwischen Wasser einerseits und einem der genannten organischen Lösungsmittel andererseits zugunsten des ersteren verschiebt, um so langsamer dringt die Verbindung in die betreffenden Gebilde hinein. Zur Erklärung dieses eigentümlichen Verhaltens hat OVERTON die Hypothese aufgestellt, daß die Grenzschichten des Protoplasmas von einer fettartigen Substanz (einem Gemisch von Lecithin-Cholesterin) imprägniert sind, und daß das elektive Lösungsvermögen dieses Gemisches für bestimmte Substanzen die rein osmotische Permeabilität der Zellen beherrscht.

Von den etwa 75000 zur Zeit bekannten organischen Verbindungen würden also nach der Überschlagsrechnung von OVERTON mehr als 60000 in die Zelle eindringen können. Unter diesen finden sich aber weder die Kohlehydrate noch eine Menge andere bei dem Stoffwechsel der Pflanzen und Tiere besonders stark beteiligte Substanzen.

Zur Erklärung dieses merkwürdigen Verhältnisses bemerkt OVERTON, daß soweit die Konstitution dieser Verbindungen bekannt ist, sich immer Derivate derselben dar-

stellen lassen, die sehr leicht in die Zellen eindringen. In wie weit dies im lebendigen Körper tatsächlich stattfindet, darüber wissen wir indessen nichts.

Ferner hat man gefunden, daß verschiedene Infusorien vom osmotischen Druck der Lösungen in weitem Umfange unabhängig sind, indem sie z. B. tagelang in destilliertem Wasser existieren können, ohne dabei irgendwie merklich zu leiden und ohne daß ihre Formen etwas besonders Auffallendes zeigen (GOLDBERGER). Die Eier von *Fundulus* schwellen nicht, wenn sie aus Seewasser plötzlich in destilliertes Wasser gebracht werden, sie schrumpfen nicht beim umgekehrten Wechsel der Bedingungen (LOEB). — Bei der Meduse *Aurelia* fand MC CALLUM, daß der Salzgehalt des umgebenden Mediums innerhalb weiter Grenzen variieren kann, ohne auf den der Körperflüssigkeit wesentlich einzuwirken. Die aus dem Tiere ausgepreßte Flüssigkeit enthielt an SO_3 , MgO und NaO weniger, an Cl, Fe und besonders an Ka mehr als das Meerwasser; auch war die Gefrierpunktdepression bei dem letzteren geringer als bei dem Körpersaft. — Während der Salzgehalt des Blutes bei *Carcinus moenas* mit dem des Seewassers ab- und zunimmt, ist das Verhalten beim Krebs umgekehrt; hier betrug die Gefrierpunkterniedrigung des Blutes 0.8°C ., während sie bei dem umgebenden Wasser nur $0.02\text{—}0.03^{\circ}\text{C}$. war (FREDERICQ). — Frösche können wochenlang in destilliertem Wasser gehalten werden und geben dabei nur einen Teil ihrer Salze an das Wasser ab; infolgedessen würden zwischen ihnen und dem Wasser Druckdifferenzen von etwa 2 Atmosphären bestehen, wenn man dieselben auf Grund osmotischer Gesetze berechnet (DURIG).

Auch bei den verschiedenen Geweben eines und desselben Tieres finden sich bemerkenswerte Unterschiede in Bezug auf das osmotische Verhalten. Die nur aus einer Bindegewebsschicht bestehenden, mit glatten Zellen in einer einzigen Lage ausgekleideten lebendigen Membranen, wie das Peritoneum und das Mesenterium, setzen dem Durchgang der verschiedenen Ionen sehr geringen Widerstand entgegen, auch wird ihre Durchlässigkeit durch den Tod der Zellen (Chloroform) nicht merklich verändert. Anders verhalten sich solche lebende Membranen, die aus spezifisch differenzierten Epithelzellen gebaut sind: ihre Fähigkeit, sich dem Wanderungsbestreben der Ionen zu widersetzen, oder ihnen den Durchgang zu erleichtern, entspricht den ihnen obliegenden physiologischen Verrichtungen und verschwindet mit dem Tode der Zellen, wobei auch die Permeabilität ganz bedeutend ansteigt (GALEOTTI).

Die hier zusammengestellten und andere Tatsachen, unter denen noch die von SCHÜCKING bei der *Aplysia* nachgewiesene, daß eine andauernde Erregung der Hautmuskulatur die Wirkung des osmotischen Druckes sogar überkompensieren kann, sowie die Erfahrungen über die Aufsaugung aus dem Verdauungsrohre (vgl. Kap. VIII) herbeizuziehen sind, zeigen, daß auch bei der Stoffaufnahme der tierischen Zellen die osmotischen Prozesse nicht allein maßgebend sein können. Die äußere Begrenzungsschicht der Zelle verhält sich allerdings in vieler Hinsicht als eine halbdurchlässige Membran, scheint aber, so viel wir zur Zeit die Sachlage überblicken können, in manchen Beziehungen von einer solchen abzuweichen. Wie die Zelle den Umfang der in ihr stattfindenden oder von ihr eingeleiteten Oxydationsprozesse selber reguliert, so reguliert sie auch, innerhalb gewisser Grenzen, unabhängig von der quantitativen Zusammensetzung und dem osmotischen Druck des umgebenden Mediums ihre Stoffaufnahme, bzw. -abgabe. Es ist nicht unmöglich, daß dies durch spezifische Affinitäten der lebendigen Körper, welche das Protoplasma zusammensetzen, bedingt sein kann. Wie Leimplatten und Agarplatten, gleichgültig ob die Lösung ihrem Inhalt isotonisch, hypotonisch oder hyper-

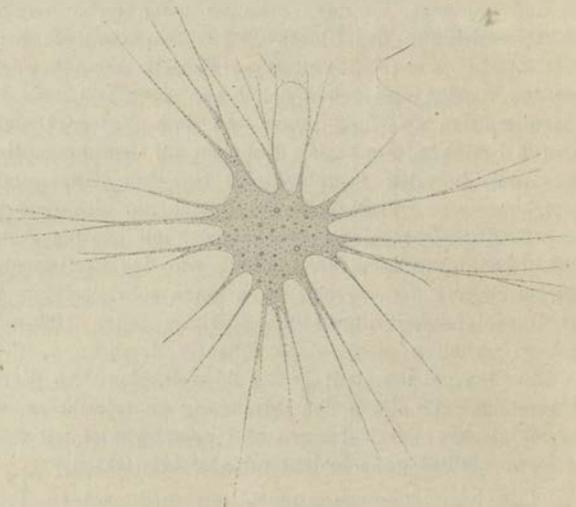
tonisch ist, so lange von derselben in sich aufsaugen, bis ihre Affinität zu diesen Substanzen gesättigt ist, so könnte ja auch die lebendige Substanz, unabhängig von den osmotischen Vorgängen, infolge ihrer Affinität die verschiedenen Substanzen aufnehmen oder abgeben. Zur Zeit läßt sich indes über die Tragweite dieser von FRIEDLÄNDER und DURIG entwickelten Hypothese nichts Bestimmtes sagen.

Im Zusammenhang mit den hier besprochenen Untersuchungen hat man auch vielfach Gelegenheit gehabt, den osmotischen Druck innerhalb der tierischen Zellen zu bestimmen. Derselbe entspricht einer 0.7 bis 0.9prozentigen NaCl-Lösung und beträgt also etwa 5 bis 6.5 Atmosphären.



Figur 20.

Figur 20. *Gromia oviformis*, nach Max Schultze. Einige der Pseudopodien haben eine Navicula ergriffen, die durch allmähliches Verkürzen der kontraktile Fäden in die Schalenöffnung gezogen wird. ²⁰/₁. —



Figur 21.

Figur 21. *Amoeba porrecta*, nach Max Schultze. ³³⁰/₁.

Damit der Wassergehalt der tierischen Zellen keinen Veränderungen unterliegen mag, muß wohl in den meisten Fällen das umgebende Medium, die Gewebsflüssigkeit, die entsprechende osmotische Spannung besitzen. Hierbei spielt das NaCl die maßgebende Rolle und man könnte sich vorstellen, daß darin seine alleinige Bedeutung liege. Dem ist aber nicht so, wie daraus hervorgeht, daß ein Froschmuskel, der, wie schon erwähnt, in 0.6prozentiger NaCl-Lösung ziemlich lange erregbar bleibt, in einer isotonischen Lösung von Rohrzucker bald seine Reizbarkeit verliert (OVERTON).

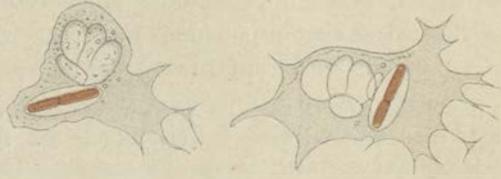
Die nackten Elementarorganismen vermögen außerdem feste Körper in ihren Leib aufzunehmen. Dies geschieht in vielen Fällen ganz einfach so, daß der Elementarorganismus Ausläufer, Pseudopodien, aussendet, welche den Nahrungskörper anfassen, ihn allmählich mehr und mehr umgeben, bis er endlich ganz vom Protoplasma umflossen und also in den Zelleib aufgenommen ist. Beispiele davon finden wir bei den Amöben

und anderen Rhizopoden (Fig. 20—22), sowie bei den Leukocyten aller Tierklassen, welche ja hinsichtlich ihres Baues mit den Amöben sehr nahe übereinstimmen.

Diese Fähigkeit der Leukocyten hat für den Gesamtorganismus eine sehr große Bedeutung, denn überall, wo im Körper aus normalen oder pathologischen Ursachen ein Gewebszerfall stattfindet, werden die Gewebstrümmer von den Leukocyten aufgenommen und entfernt. Endlich spielen die Leukocyten auch insofern eine bedeutende Rolle, als sie krankheitserregende Bakterien, welche in den Körper hineinkommen, angreifen, auffressen und verdauen (Fig. 23) und also einen wichtigen Schutz des Körpers gegen Infektionen bilden (METSCHNIKOFF).



Figur 22. *Amoeba polypodia*, nach Max Schultze. Im Inneren des Körpers liegt eine kleine Bazillarie eingeschlossen. ³³⁰/₄.

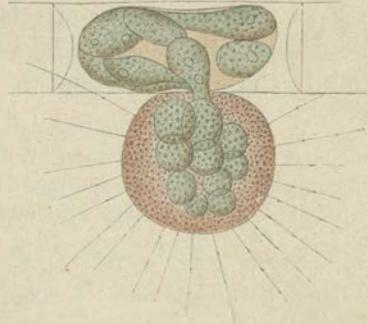


Figur 23. Ein mit Vesuvin gefärbter Miltzbrandbazill im Inneren eines farblosen Blutkörperchens vom Frosch. Die beiden Figuren zeigen die Formveränderungen einer und derselben Zelle. Nach Metschnikoff.

Die höher organisierten, mit Wimpern und Zellmund ausgestatteten Elementarorganismen, wie die Wimperinfusorien, nehmen feste Körper in der Weise auf, daß sie durch Bewegungen der Wimpern einen Strudel erzeugen, der so gerichtet ist, daß er kleine Partikelchen in den Zellmund hineintreibt. Bei diesem Modus und anderen ähnlichen Weisen der Aufnahme von festen Körpern kann der Elementarorganismus eine wirkliche Auswahl der Nahrung treffen, wie z. B. daraus hervorgeht, daß bestimmte Rhizopoden nur bestimmte Algenzellen und keine anderen aufnehmen und fressen (vgl. Fig. 24).

c. Die Verdauung.

Die festen Körper, welche in solcher Weise von den Zellen aufgenommen werden, müssen verschiedene Veränderungen erleiden, damit sie der Zelle von Nutzen sein können. Dasselbe ist auch mit den gelösten Nahrungsstoffen vielfach der Fall. Man faßt alle diejenigen Prozesse, durch welche die Nahrungsstoffe in der Weise verändert werden, daß sie von der Zelle aufgenommen oder in ihr weiter bearbeitet werden können, unter dem Namen Verdauung, Digestion, zusammen.



Figur 24. *Vampyrella spirogyrae* während der Nahrungsaufnahme, nach Cienkowski.

Die von den Elementarorganismen bewirkte Verdauung ist entweder eine extra- oder intrazelluläre. Im ersten Falle geschieht die Verdauung unter dem Einfluß von besonderen von der Zelle gebildeten Substanzen, Enzymen, welche die Eigenschaft haben, auch dann, wenn sie in sehr geringer Menge anwesend sind, gleich Katalysatoren massenhafte chemische Veränderungen zusammengesetzter Moleküle hervorzurufen, wobei diese in einfachere Verbindungen zerlegt werden. Durch die Einwirkung der Enzyme werden vor allem Eiweiß in Albumosen und Peptone, Stärke in Zucker verwandelt und Fett in Glycerin und freie Fettsäuren gespalten (über diese und andere im Tierreich vorkommenden Enzyme vgl. Kap. VII). Hierbei ist ganz besonders zu bemerken, daß jedes spezielle Enzym auf eine bestimmte Verbindung oder eine bestimmte Gruppe von Verbindungen einwirkt; das eiweißspaltende Enzym wirkt also nicht auf Stärke, das stärke-spaltende nicht auf Eiweiß usw.

Im folgenden (Kap. VII) werden wir die von den höheren Tieren gebildeten Enzyme und ihre Wirkungen näher studieren. Hier sei nur erwähnt, daß ganz entsprechende Enzyme auch bei den Pflanzen vorkommen. Die Stärke wird, behufs ihres Transports von der einen Zelle zur anderen, durch ein Enzym, die Diastase, welche aus keimenden Samen leicht zu erhalten ist, in Zucker verwandelt. Bei den sogenannten fleischfressenden Pflanzen, z. B. der Drosera, welche durch ihre Blätter Insekten fangen können, wird eine Art Verdauungsflüssigkeit abgegeben, welche das Eiweiß des Tierkörpers aufzulösen vermag. Ähnliche Enzyme sind im Pflanzenreich sehr verbreitet (FERMI); beispielsweise sind noch zu nennen die Keimpflanzen, bei welchen das Enzym die im Samen abgelagerten Eiweißkörper löst, und der Milchsafte von Carica-Arten. Endlich wird bei mehreren Pflanzen auch ein fettspaltendes Enzym angegeben.

Daß die Enzyme ihre Wirkung ebensogut innerhalb der Zelle selbst, als in dem umgebenden Medium entfalten können, scheint gar nicht unmöglich zu sein, und es kann sehr fraglich erscheinen, ob eine intrazelluläre Verdauung ohne Beteiligung von Enzymen überhaupt stattfindet, wenn auch eine solche nicht bestimmt in Abrede gestellt werden kann.

Aus feineren Organen — Milz, Lymphdrüsen, Niere, Leber, Herz usw. — hat man Enzyme erhalten, welche ganz wie die entsprechenden Enzyme in den Verdauungsflüssigkeiten eiweißlösende Eigenschaften besitzen. Daß sie auch bei der lebenden Zelle vorhanden sind, wird allgemein angenommen, ohne indes vollständig bewiesen zu sein. Über ihre Bedeutung bei den normal im Körper stattfindenden Prozessen läßt sich zur Zeit nichts Bestimmtes sagen; es ist indes möglich, daß sie bei Nahrungsentziehung die Lösung der Eiweißkörper in den Geweben besorgen, wie auch der nach dem Tode in den verschiedenen Körperorganen ohne Beteiligung von Mikroorganismen auftretende Verdauungsprozeß — die Autolyse — von den betreffenden Enzymen eingeleitet und unterhalten wird.

Die Enzyme sind Produkte der Zellentätigkeit, wirken aber, wenn sie einmal gebildet sind, ganz ohne die Mitwirkung der Zelle und sind selbst nur tote Stoffe. Im allgemeinen stellt man sich vor, daß sie eine Art von Eiweißkörpern sind, und in der Tat hat PEKELHARING aus dem Hundemagensafte ein sehr reines Enzym (Pepsin) dargestellt, welches phosphorfrei ist und die Zusammensetzung der Eiweißkörper

darbietet. Doch wäre es verfrüht, aus einer einzelnen Beobachtung allgemeine Folgerungen über die chemische Natur der Enzyme zu ziehen.

In den Zellen kommen die Enzyme zum großen Teil wenigstens in Form eines Vorstadiums, Zymogens, vor. Bei der Sekretion wird dieses in das wirkliche Enzym verwandelt; auch kann die Aktivierung unter Einfluß eines anderen Enzyms zustande gebracht werden.

Die Enzyme sind nur wenig diffusibel, passieren aber durch Porzellanfilter und können auf diese Weise von den zelligen Bestandteilen eines Extraktes oder Preßsaftes getrennt werden. In gelöstem Zustande vertragen sie Erwärmung auf etwa 70°C .; trocken werden mehrere Enzyme durch Temperaturen über 100°C . nicht zerstört. Im allgemeinen sind sie bei einer Temperatur von etwa 35 bis 45°C . am kräftigsten wirksam, bei niederen Temperaturen wirken sie schwächer, können aber nach Abkühlung auf -192°C . bei Erwärmen vollständig leistungsfähig sein.

Durch Mineralsäuren und Alkalien in genügend starker Konzentration werden sie zerstört. Auch die bei der Enzymwirkung erzeugten Abbauprodukte wirken, bei einigen Enzymen wenigstens, hemmend auf ihre weitere Tätigkeit. Auf der anderen Seite wird dieselbe von mehreren Protoplasmagiften nur wenig beeinflusst.

Es gibt verschiedene Tatsachen, welche dafür sprechen, daß sich die Enzyme zuerst mit dem betreffenden Substrat verbinden und erst dann ihre spezifische Wirkung ausüben. So verbindet sich z. B. das Pepsin mit dem Eiweißkörper Fibrin zu einer Verbindung, aus welcher ersteres nicht durch Waschen wieder entfernt werden kann. Auch die Tatsache, daß die Enzyme in Mischung mit den entsprechenden Substraten höhere Temperaturen als sonst vertragen, gibt dieser Auffassung eine gewisse Stütze.

Für das in den Hefezellen gebildete Enzym, durch welches Maltose in Dextrose verwandelt wird, hat CROFT HILL nachgewiesen, daß es in konzentrierteren Lösungen (über 4 Proz.) auch Dextrose in Maltose (Isomaltose) umzuwandeln vermag, daß also der betreffende Vorgang einen reversiblen Prozeß darstellt. Nachher sind unter Anwendung anderer Enzyme ähnliche Erscheinungen beobachtet worden: das Pankreasextrakt bewirkt eine partielle Synthese von Äthylbutyrat aus Äthylalkohol und Buttersäure (KASTLE und LOEVENHART); aus Galaktose und Glukose in gleichen Mengen stellten E. FISCHER und ARMSTRONG mittelst eines Milchzucker spaltenden Enzyms Isolaktose dar usw.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß diese Erscheinung bei den im Körper stattfindenden Umsetzungen eine sehr große Bedeutung hat, obwohl wir ihre volle Tragweite noch nicht übersehen können.

d. Die oxydativen Vorgänge.

Man hat versucht, den durch die Gewebe eingeleiteten oxydativen Spaltungen eine eingehendere theoretische Deutung zu erteilen und hat in dieser Hinsicht mehrere Hypothesen entwickelt, indem man sich teils vor-

gestellt hat, daß die Wirkung der tierischen Gewebe bei den physiologischen Oxydationsprozessen in einer Steigerung der oxydierenden Tätigkeit des Sauerstoffes bestehe, teils angenommen, daß die Gewebe bei der Vermittlung der Oxydation nicht auf den Sauerstoff, sondern auf die oxydierbaren Substanzen einwirken, indem sie diese Substanzen jenem zugänglicher machen.

Wie man diese Hypothesen in Einzelheiten durchgeführt hat, kann hier nicht dargestellt werden, da sie, wie sie bis jetzt vorliegen, noch lange nicht die zu deutenden Tatsachen erklären können. Es mag nur erwähnt werden, daß man sowohl aus frischen als aus toten und in Alkohol gehärteten Organen durch Wasser eine Substanz ausziehen kann, welche gewisse Stoffe, wie Benzylalkohol, Salicylaldehyd und Glukose oxydiert (JAQUER). Nach SPITZER stellt diese Substanz ein dem Zellkern angehöriges, eisenhaltiges Nukleoproteid dar. — Ob sie bei den physiologischen Prozessen irgendwelche Bedeutung hat, darüber läßt sich vorläufig nichts Bestimmtes sagen, besonders da die Möglichkeit ja nicht ausgeschlossen ist, daß sie erst durch den Zerfall der Gewebeelemente in Freiheit versetzt wird. Daß allenfalls ihre physiologische Bedeutung nur eine sekundäre sein kann, scheint daraus zur Genüge hervorzugehen, daß die Quantität derselben oder richtiger die in der eben erwähnten Weise bestimmte oxydierende Funktion bei den drüsigen Organen (Milz, Leber, Thyreoidea, Nieren usw.) beträchtlich größer ist, als bei den Muskeln, wo jedoch die umfangreichste Verbrennung stattfindet.

Weitere Ausblicke scheinen folgende Erfahrungen zu gewähren. Bei der durch die Hefezellen bewirkten alkoholischen Gärung wird der in Wasser gelöste Malzzucker unter der Einwirkung eines in den Hefezellen gebildeten Enzyms in Traubenzucker verwandelt und dieser dann in Kohlensäure und Alkohol gespalten. Bis in die letzte Zeit stellte man sich allgemein vor, daß letztere Spaltung nur durch die Lebenstätigkeit der Hefezellen selbst bewirkt werde, was in der Tat aus mehreren Erfahrungen hervorzugehen schien. Es gelang aber E. BUCHNER (1897), durch mechanische Zerreibung der Hefezellen und nachfolgende Auspressung derselben bei einem Druck von 400—500 Atmosphären einen Saft zu gewinnen, welcher, wenn er zuvor im sterilisierten Kieselguhrfilter filtriert und also von Hefezellen befreit wurde, im stande war, gärungsfähigen Zucker in Alkohol und Kohlensäure zu spalten. Die darin enthaltene wirksame Substanz nannte BUCHNER *Zymase*.

Diese Entdeckung eröffnet für unsere ganze Auffassung vom Modus der Stoffzersetzung neue Aussichten, indem sie die Annahme ermöglicht, daß nicht allein die Hefezelle, sondern auch andere Elementarorganismen den für ihre Lebenstätigkeit charakteristischen chemischen Umsatz durch isolierbare, den Enzymen analoge Substanzen ausführen, welche in ihnen gebildet und von ihnen abgegeben werden.

Es wäre indes verfrüht, auf dem jetzigen Standpunkt der Wissenschaft, wenn auch nur ganz hypothetisch, eine solche Generalisation zu machen. Denn die bei den betreffenden Prozessen gebildeten Substanzen sind so mannigfacher Art und das Wesen dieser Vorgänge noch so dunkel, daß man doch nicht so ohne weiteres eine unmittelbar durch die Lebenstätigkeit der Elementarorganismen bewirkte Dissimilation gänzlich ausschließen kann.

Übrigens sind die im Körper stattfindenden Oxydationsprozesse je nach der tatsächlich auszuführenden Arbeit sowohl in Bezug auf ihre Größe als auch hinsichtlich

ihres zeitlichen Verlaufes so äußerst fein reguliert, daß es nicht leicht ist, sich vorzustellen, wie dies ausschließlich durch eine Enzymwirkung bewerkstelligt werden könnte.

Eine durch die direkte Lebenstätigkeit der Zelle bewirkte Dissimilation wird, im Gegensatz zu den Wirkungen der Enzyme und der Zymase, als Fermentwirkung und die dabei beteiligten Elementarorganismen als Fermente bezeichnet. Die entstandenen Substanzen stellen die durch die Lebenstätigkeit direkt gebildeten Zersetzungsprodukte dar. Zu solchen gehören wohl, wenigstens teilweise, die Kohlensäure, welche bei fast allen lebendigen Wesen produziert wird, sowie ferner Substanzen, die verschiedene Organismen besonders charakterisieren, wie z. B. die vielfach sehr giftigen Stoffwechselprodukte der Bakterien (Toxine), welche bei verschiedenen Bakterien sehr verschiedene Eigenschaften besitzen.

Allen Elementarorganismen gemeinsam ist, daß die bei ihrem Stoffwechsel erzeugten Produkte für die betreffenden Elementarorganismen selbst schädlich, ja sogar, wenn sie in größerer Menge zurückgehalten werden, tödlich sind. Daher können weder Hefezellen noch Bakterien, auch wenn sich kein Mangel an Nahrungsstoffen vorfindet, in einer und derselben Lösung dauernd am Leben bleiben, wenn nicht dafür gesorgt wird, daß die Zersetzungsprodukte aus der Lösung entfernt werden.

e. Die Abgabe der Zersetzungsprodukte.

Die Elementarorganismen können natürlich nicht die Zersetzungsprodukte aus dem Medium, in welchem sie leben, entfernen. Sie müssen sich darauf beschränken, diese Produkte aus ihrem eigenen Leibe herauszuschaffen. Die unverdaulichen Überbleibsel der geformten Nahrung, wie Schalen von Algen, Panzer von Diatomaceen, Chitinmassen von Rädertierchen usw., werden aus dem Zelleib in einer Weise ausgestoßen, die genau das Spiegelbild ihrer Aufnahme in die Zelle darstellt. Diese Reste werden in die Nähe der Zelloberfläche gebracht, das Protoplasma weicht hier aus, der ausstoßende Körper wird abgegeben, und die Zelle zieht sich von ihm zurück.

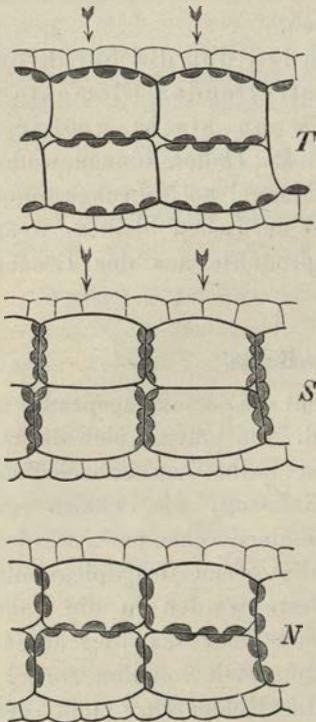
Die gasförmigen Ausscheidungsprodukte, die Kohlensäure und der Sauerstoff, werden wahrscheinlich nach den Gesetzen der Gasdiffusion abgegeben (vgl. jedoch Kap. IX).

Wie die in Lösung abzugebenden Substanzen den Zelleib verlassen, darüber wissen wir vorläufig nicht viel. Nach der Analogie mit der Art der Stoffaufnahme zu schließen, dürfte neben osmotischen Prozessen auch eine aktive Tätigkeit der Zelle hierbei stattfinden. Wenn die betreffenden Produkte nicht unmittelbar abgegeben werden können, geschieht es zuweilen, daß sie durch irgend welche Bindung unschädlich gemacht werden, wie z. B. die giftige Oxalsäure bei den Pflanzen sich mit Kalk zum unlöslichen und also unschädlichen Calciumoxalat verbindet. Im XIII. Kapitel werden wir eine Anzahl analoger Vorgänge bei den höheren Tieren besprechen.

f. Die Sekretion.

Bei den einzelligen Wesen sowie bei den mehrzelligen, obgleich bei den letzteren in einem wahrscheinlich noch höheren Grade, bilden die Zellen bei ihrer Lebenstätigkeit verschiedene Substanzen, welche teils zum Nutzen der Zelle selbst dienen, teils, wie es bei den mehrzelligen Wesen der Fall ist, den Zwecken des Gesamtkörpers notwendig sind. Wir fassen alle diese Substanzen als Sekrete auf.

Zu den Sekreten gehören die schon erwähnten Enzyme und andere denselben analoge Verbindungen; die Produkte der sogen. inneren Sekretion (vgl. Kap. XII); ferner die meisten Skelettsubstanzen, wie die Chitinpanzer der Insekten, die Kalkschalen der Foraminiferen, die Zellmembranen usw.; endlich die Interzellularsubstanzen, wie bei den Binde-Substanzen, dem fibrillären Bindegewebe, dem Knorpel und den Knochen. Inwiefern diese Substanzen durch eine Umwandlung des lebendigen Protoplasmas entstehen oder nur durch seine Tätigkeit produziert werden, kann noch nicht als entschieden angesehen werden. Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß letzteres für diejenigen Gebilde wenigstens, welche aus Kieselsäure oder Calciumkarbonat bzw. Phosphat gebildet sind, zutrifft, denn es läßt sich nicht leicht vorstellen, daß derartige Gebilde unmittelbar aus der lebendigen Substanz hervorgegangen sind.



Figur 25. Wechselnde Stellung der Chlorophyllkörper in den Zellen der *Lemna trisulca* bei verschiedener Beleuchtung, nach Stahl.

Chlorophyllkörper unter dem Einfluß des Lichtes (Fig. 25). Bei diffusem Tageslicht stellen sich diese nämlich so, daß sie mit ihrer größten Fläche senkrecht gegen das Licht stehen (*T*); in direktem Sonnenlicht dagegen so, daß sie ihre schmale Kante der Lichtquelle zukehren (*S*); im Finstern kann eine dritte Stellung der Chlorophyllkörper (*N*) eintreten. Diese Bewegungen geschehen unzweifelhaft, um bei starker Beleuchtung die Pflanze vor zu intensiver Lichtwirkung zu schützen und bei mäßiger Beleuchtung ihr möglichst viel Licht zuzuführen.

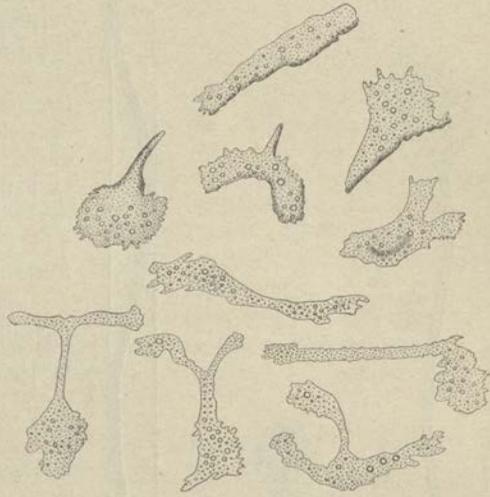
g. Die Bewegungserscheinungen.

Obwohl ich von den Bewegungen der Elementarorganismen schon oben einiges zu sagen genötigt gewesen bin, so müssen wir doch, da die Bewegung eine der wichtigsten Leistungen der lebendigen Substanz ist, dieselbe hier in ihren verschiedenen Erscheinungsweisen noch näher studieren.

Das in der Zellmembran eingeschlossene Protoplasma der Pflanzenzellen zeigt verschiedene Formen von Bewegungen. Diese verlaufen zum Teil sehr langsam, wie z. B. die Lageveränderungen der

Ferner beobachten wir bei den Pflanzenzellen Strömungen vom Protoplasma, wie aus den Ortsveränderungen der darin eingeschlossenen Körnchen ersichtlich ist. Bei diesen Bewegungen strömen die Protoplasma-teilchen entweder in verschiedener Richtung oft dicht nebeneinander her (Zirkulationsbewegung), oder ist das ausschließlich wandständige Protoplasma in gleichsinnigem Umlauf begriffen, wobei der Kern und oft auch die Chlorophyllkörper mitgeschleppt werden (Rotationsbewegung).

In ganz entsprechender Weise tritt die einfachste Art der Protoplasma-bewegung bei den nackten Elementarorganismen auf, wie sie bei den Amöben (Figg. 20—22) und den diesen ganz ähnlichen Leukocyten der vielzelligen Tiere beobachtet wird (Figg. 23, 26). Während der Ruhe ist die Amöbe kugelförmig. Wenn sie sich aber zu bewegen beginnt, treten von der Peripherie ihres Körpers ein oder mehrere Ausläufer hervor. Durch eine Art von Protoplasmaströmung fließt nun das Protoplasma in diesem Ausläufer heraus, und der ganze Körper des Tierchens kann von diesem Ausläufer mitgeschleppt werden. Die Ausläufer stellen aber keine präformierten Bildungen der Zelle dar, wie daraus hervorgeht, daß die Zelle von jedem Punkt ihrer Oberfläche aus solche Ausläufer auszusenden und wieder einzu- ziehen vermag, wobei dieselben mit dem Protoplasma der Zelle vollständig zusammenschmelzen. Sie werden daher Pseudopodien, Scheinfüße, genannt.



Figur 26. Farbloses Blutkörperchen bei 38° C. in lebhaft kriechender Bewegung, nach Max Schultze. Die gezeichneten Formen stellen ein und dasselbe Körperchen in seinen rasch aufeinander folgenden Gestaltveränderungen dar.

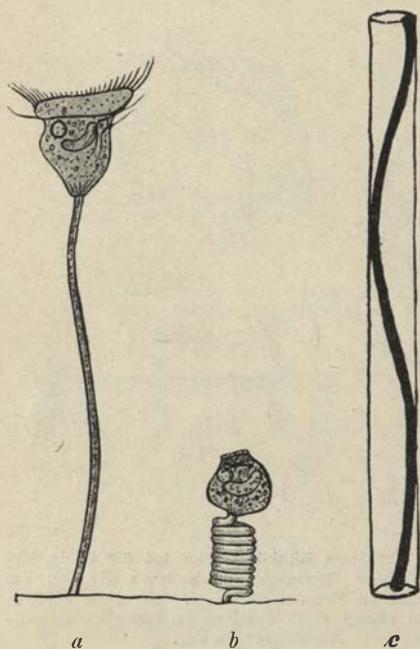
Das Aussehen der Pseudopodien ist bei verschiedenen Arten von Elementarorganismen ein sehr verschiedenes. Bei den mit einem äußeren Skelett versehenen einzelligen Tieren treten die Pseudopodien durch Öffnungen des Skeletts hervor und werden ihrer Form nach natürlich von der Beschaffenheit der betreffenden Öffnungen beeinflusst (vgl. z. B. Fig. 16). Wir begegnen also bei verschiedenen derartigen Tieren kurzen, massigen oder langgestreckten, fadenförmigen, dornförmigen usw. Pseudopodien, Pseudopodien, die ganz isoliert voneinander verlaufen, oder solchen, die sich untereinander zu den verwickeltesten Netzwerken vereinigen.

Bei den Amöben sind die beiden Phasen der Bewegung, die Expansion und die Kontraktion, als aktive Tätigkeitszustände aufzufassen, und alle beide haben ja für die eigentliche Aufgabe der Bewegung, das Hinein-

bringen fremder Substanzen in die Zelle, bezw. die Ortsveränderungen des Zellkörpers, dieselbe Bedeutung.

Bei anderen Bewegungen besteht aber die wichtigste Phase unbedingt darin, daß sich die Oberfläche der Zelle vermindert, d. h. daß sich die Zelle kontrahiert. Hierzu gehören vor allem die Bewegungen der glatten und der quergestreiften Muskeln, welchen wir in Kapitel XV die gebührende Aufmerksamkeit widmen werden.

Der Leib gewisser einzelliger Organismen bietet besonders differenzierte, kontraktile Elemente dar. Der Stentor z. B. besitzt in der äußeren Schicht seines Protoplasmas glatte, ungefähr parallel nebeneinander verlaufende Muskelfibrillen; die Vorticella (Fig. 27) enthält nur einen einzigen, aus mehreren Fibrillen zusammengesetzten, glatten Muskelfaden, der als dicker Strang aus dem Körper heraustritt und, umgeben von einer elastischen Scheide, an deren Innenrand er in langgestreckten Spiraltouren angeheftet ist, dem Zellkörper als Stiel (*c*) zum Festsitzen dient. Wenn sich diese kontraktile Fasern in Tätigkeit setzen, so werden sie, ganz wie die wirklichen Muskeln, kürzer und dicker und verändern in entsprechender Weise die Form der Zelle.



Figur 27. Vorticella, nach Verworn. *a*, ausgestreckt; *b*, kontrahiert; *c*, Stielscheide mit Muskelfaden, stark vergrößert.

Endlich kommen bei zahlreichen einzelligen Organismen sowie bei zahlreichen Zellen der vielzelligen Organismen als besondere Differenzierungen des Zelleibes die Wimper- oder Flimmerhaare vor. Diese stellen längere oder kürzere, an die Außenfläche der Zelle befestigte und nicht wie die Pseudopodien zufällige, sondern beständige Gebilde dar, welche sich meistens in einer stetigen Bewegung befinden und bei jeder Zelle entweder allein oder in einer Mehrzahl vorkommen.

Wenn die Zelle nur wenige (1—4) Haare trägt, werden diese Geißeln genannt; wenn sie in großer Anzahl vorhanden sind, heißen sie Wimpern oder Cilien. Bei gewissen Elementarorganismen können sie nach Hunderten, ja Tausenden zu zählen sein.

Die mit Geißeln versehenen Zellen tragen dieselben entweder am vorderen oder am hinteren Ende ihres Körpers. Ersteres findet sich z. B. bei den Flagellaten, bei pflanzlichen Samenfäden, manchen Bakterienformen, sowie bei den Schwärmsporen vieler Algen und mancher Pilze vor. Bei den Bewegungen gehen die Geißeln voran und schleppen den Zellkörper hinter sich her. Wenn die Geißel, wie es bei den Samenfäden der meisten Tiere der Fall ist, am hinteren Ende des Körpers befestigt ist, stößt sie, etwa wie ein Propeller, den Körper vor sich her. Die Bewegungsformen der Geißeln sind bei verschiedenen Organismen sehr verschieden, können aber hier nicht näher dargestellt werden.

Wenn sich die Flimmerhaare in beiden Richtungen mit derselben Kraft bewegten, so würde dadurch nur eine hin und her gehende Bewegung an einer und derselben Stelle und keine Ortsveränderung entstehen. Die nähere Untersuchung der Geißel- und Wimperbewegung hat indessen ergeben, daß sich die Haare immer schneller in der einen Richtung als in der anderen bewegen, was den mechanischen Erfolg der betreffenden Bewegung verständlich macht.

Bei den frei beweglichen Zellen hat die Flimmerbewegung die Aufgabe, die Ortsveränderungen der Zellen zu bewirken. Außerdem werden durch die Flimmerbewegung die Zellen verhindert, zu Boden zu sinken, wenn sie in einer spezifisch leichteren Flüssigkeit schwimmen. Endlich dienen sie bei gewissen einzelligen Tieren zur Nahrungsaufnahme, indem sie um die Mundöffnung derselben kranzförmig gestellt sind und bei ihrer Bewegung einen Strudel im Wasser erzeugen, durch welchen feste, im Wasser suspendierte Körperchen in den Mund hineingetrieben werden.

Die die Schleimhäute der Metazoën bekleidenden Wimperzellen bewirken durch ihre Wimpern, daß kleine feste Körperchen, welche an die Schleimhautoberfläche kommen, in eine bestimmte Richtung getrieben werden. Dies spielt bei den betreffenden Tieren in vielerlei Hinsicht eine sehr wichtige Rolle.

Die Kraft der Cilien ist in Anbetracht ihrer geringen Größe recht bedeutend. Die Infusorie *Paramecium*, die eine Länge von 0.25 mm besitzt, vermag etwa das Neunfache ihres eigenen Körpergewichtes zu heben; pro 1 mg Wimpern würde dies eine Hebung von 368 mg betragen (JENSEN). Die Flimmerzellen der Rachenschleimhaut des Frosches können in einer Ausdehnung von 1 qcm noch ein Gewicht von 336 g in horizontaler Richtung merkbar fortschieben (WYMAN). Pro qcm und Minute kann dasselbe Objekt in günstigem Falle eine Arbeitsleistung von 6.8 g-mm ausführen, woraus man berechnet hat, daß jede einzelne Zelle in der Minute ihr eigenes Gewicht 4.253 m hoch zu heben vermag (BOWDITCH).

Alle Flimmerhaare sind auf einer protoplasmatischen Unterlage befestigt und stellen niemals Auswüchse fester Zellmembranen dar. Sehr häufig sind sie jedoch keine unmittelbaren Fortsetzungen des Protoplasmas, sondern ruhen zunächst auf einer dünnen Schicht einer glashellen Substanz, welche der Substanz der Cilien sehr nahe steht, aber nicht kontraktil zu sein scheint und wie eine Art Deckel glatt auf der nackten Oberfläche des Zellprotoplasmas liegt. Die Deckel benachbarter Zellen berühren sich so innig, daß man sie in manchen Fällen über weite Strecken abheben kann.

Gewisse Wimpern wenigstens können sich auch dann bewegen, wenn sie von jedem Zusammenhang mit dem Protoplasma oder dem basalen Teil der Zelle getrennt sind. Da außerdem sowohl die Wimpern als auch die Geißeln vielfache komplizierte Bewegungen machen können, müssen wir schließen, daß sie selbst aus einer kontraktilen Substanz bestehen. Wenn wir dazu noch annehmen, daß sie auch eine nichtkontraktile Stützsubstanz enthalten, so können wir eine ziemlich befriedigende Erklärung der verschiedenen Bewegungsformen dieser Gebilde gewinnen (PÜTTER).

In den meisten Fällen geht die Flimmerbewegung vor sich, ohne irgendwie von anderen benachbarten oder entfernt liegenden Zellen beeinflußt zu werden, und die Flimmerbewegung auf den Schleimhäuten der Wirbeltiere scheint von Nerven durchaus unabhängig zu sein, wie die Flimmerzellen sich, auch wenn sie aus dem Körper

herausgeschnitten sind, fortwährend bewegen, beim Menschen sogar drei Tage nach dem Tode (VALENTIN).

Um so merkwürdiger ist es dann, daß in einer Reihe nebeneinander stehender Flimmerzellen die Wimpern sich immer in einer ganz genauen Ordnungsfolge bewegen. Dies ist nicht dadurch bedingt, daß jede vorangehende Wimper durch direkte Berührung die nächstliegende zur Bewegung brächte, denn diese Koordination kann auch dann stattfinden, wenn die Wimpern überhaupt nicht miteinander in Berührung kommen. Dies, sowie die Tatsache, daß eine Reizwirkung auf das Flimmerepithel auch über eine nicht mehr schlagende Strecke in der Richtung des wirksamen Schlages fortgeleitet werden kann, zeigt, daß auch der basale Teil der Flimmerzellen bei der Reizleitung eine große Bedeutung haben muß. Jedenfalls bleibt hier noch viel zu erklären übrig.

Bei den lebendigen Wesen kommen noch andere Arten von Bewegungen als die schon besprochenen vor. Verschiedene einzellige Tiere (Radiolarien, Rhizopoden) können sich durch Veränderung ihres spezifischen Gewichtes im Wasser, wo sie leben, erheben oder senken. Arcellen und Diffflugien können sich aktiv erheben, indem sie in ihrem Körper eine Kohlensäureblase entwickeln. — Die *Thalassicolla* (Fig. 18) schwimmt an der Meeresoberfläche, weil die Vakuolen eine spezifisch leichtere Flüssigkeit als das Meerwasser enthalten. Unter Umständen kann sie sich aber senken, und dies findet dadurch statt, daß die Vakuolenschicht durch Zerplatzen der Vakuolen zusammenschmilzt. Wenn diese Vakuolen dann zurückgebildet werden, steigt das Tierchen wieder in die Höhe. — Die Gregarinen scheiden hyaline Gallertfäden aus, welche bald erstarren. Der auf diese Weise gebildete Stiel wird durch fortwährende Ausscheidung neuer Gallertmassen immer länger; da er an die Unterlage fixiert ist, muß notwendigerweise eine Vorwärtsbewegung des Tieres erfolgen.

Endlich kommen bei den Pflanzen durch Quellung der Zellwände, sowie durch Veränderung des Zellurgors eine Menge von Bewegungen vor, welche wir hier indessen nicht näher besprechen können.

h. Die Lichtproduktion.

Gewisse Fäulnisbakterien, die auf faulenden Seefischen und Fleisch leben, sowie gewisse Pilze und einzelne Insekten besitzen die Fähigkeit, Licht zu produzieren. An gewissen Orten leuchtet das Meereswasser; bei Filtration desselben findet man, daß die leuchtende Substanz am Filtrum bleibt, während das Filtrat nicht leuchtet. Die Ursache der Lichtentwicklung ist also eine im Meereswasser unlösliche Substanz. Die mikroskopische Untersuchung des am Filtrum bleibenden Rückstandes zeigt Millionen von leuchtenden Organismen von allen Klassen der wirbellosen Tiere.

Daß das Leuchtvermögen dieser Tiere nicht von einer Insolation herrührt, geht daraus hervor, daß diese Tiere, auch wenn sie lange Zeit in vollständigem Dunkel gehalten werden, ebenso stark leuchten wie ihre Genossen, die am Tage im Sonnenschein gewesen sind. Das Leuchten hört dagegen auf, wenn die Tiere in ein für die Atmung ungeeignetes Medium gebracht werden; es stellt also einen wirklichen Oxydationsprozeß dar.

Eine nähere Untersuchung der betreffenden Erscheinung ergibt nun, daß dieselbe von der Tätigkeit des lebendigen Protoplasmas eingeleitet wird, denn nur so lange die betreffenden Organismen am Leben bleiben, produzieren sie Licht. Bei der Bohrmuschel *Pholas* kann die leuchtende Substanz indessen vom Körper abgestoßen werden, sie wird aber auch hier nur durch die Tätigkeit des lebendigen Protoplasmas ge-

bildet. Das Leuchten entsteht durch Einwirkung eines besonderen Enzyms auf diese Substanz (R. DUBOIS). — Beim Leuchtkäfer, *Lampyris*, hat man Nervenfasern nachgewiesen, welche sich im Leuchtorgan verzweigen. Das Tierchen dämpft sein Licht beim Geräusch; hierbei beginnt die Verdunkelung an dem proximalen Ende des Leuchtorgans und schreitet von da nach seinem distalen Ende hin. Auch bei einer Krustacee, *Carcinium*, hat man einen entsprechenden Einfluß des Willens auf das Leuchtorgan nachgewiesen.

Bemerkenswert ist, daß das Spektrum des vom Leuchtkäfer produzierten Lichtes an seinen beiden Enden verkürzt ist; wir haben also hier eine Lichtquelle ohne oder fast ohne ultrarote und ultraviolette Strahlen (LANGLEY und VERY).

i. Die Wärmebildung.

Bei allen dissimilatorischen Prozessen wird Wärme gebildet, und da derartige Prozesse überall in der lebendigen Natur vorkommen, so kommt auch die Wärmebildung überall vor. Diese läßt sich aber nicht immer nachweisen: bei einzelnen Elementarorganismen darum nicht, weil die gebildete Wärmemenge so gering ist, daß sie mit unseren Instrumenten nicht meßbar ist; bei den Pflanzen in der Regel deshalb nicht, weil die Wärme nur so langsam gebildet wird, daß sie, je nachdem sie entsteht, vom umgebenden Medium abgeleitet wird und also keine Erhöhung der Temperatur der Pflanze über die sie umgebende Temperatur zustande bringen kann. Hierzu kommt noch, daß die bei den Pflanzen vorkommende reiche Wasserverdunstung ihre Temperatur herabsetzt. Dasselbe ist auch bei den meisten der sogen. kaltblütigen oder poikilothermen Tiere, d. h. der Tiere, bei welchen die Körpertemperatur mit der Zu- oder Abnahme der umgebenden Temperatur steigt oder sinkt, in der Regel, und zwar aus denselben Gründen wie bei den Pflanzen der Fall. Auch ist die Temperatur eines kaltblütigen Tieres wegen Verdampfung des Wassers von seiner Körperoberfläche bei trockener Luft im allgemeinen niedriger als die der umgebenden Luft. Bei feuchter oder mit Wasserdampf gesättigter Luft kann die Körpertemperatur einige Zehntel Grade höher sein. Dasselbe ist auch bei den im Wasser lebenden poikilothermen Tieren der Fall. Nur bei den sogen. warmblütigen oder richtiger homiothermen Tieren, Vögeln und Säugetieren, d. h. den Tieren, deren Körpertemperatur trotz aller Variationen der umgebenden Temperatur konstant bleibt, läßt sich die Wärmeproduktion bei der Lebens-tätigkeit unmittelbar und ohne Schwierigkeit nachweisen, denn die Körpertemperatur dieser Tiere ist fast immer höher als die des Mediums, in welchem sie leben.

Daß aber sowohl bei den Pflanzen, als bei den kaltblütigen Tieren in der Tat Wärme gebildet wird, kann unter Umständen sehr augenfällig demonstriert werden. Bei Erbsen, die auf einem Trichter unter einer Glasglocke keimen, hat man eine Temperaturerhöhung von 1.5° C. feststellen können. An den Blütenkolben der Aroideen hat man nicht selten eine um 15° C. höhere Temperatur als die der Um-

gebung nachgewiesen. Auch bei der Vergärung von Zuckerlösungen durch die Hefezellen können Temperatursteigerungen von etwa demselben Umfange auftreten.

Betreffend die Körpertemperatur kaltblütiger Tiere besitzen wir unter anderem folgende Angaben über den Überschuß der Temperatur des Tierkörpers über die der Umgebung: verschiedene Wirbellose im Wasser 0.21° — 0.60° C.; Regenwürmer in einem Glas 1.4° C.; Bienen im Bienenstock 21° C.; sich bewegende Schmetterlinge $+14^{\circ}$ C.

Die Körperwärme der warmblütigen Tiere werden wir in Kap. XIV näher erörtern.

k. Die Erzeugung von Elektrizität.

Die außerordentlich zahlreichen Arbeiten über die tierische Elektrizität beginnen — wenn wir von den elektrischen Fischen absehen — mit der folgenschweren Beobachtung GALVANIS, daß ein Froschschenkel zuckt, wenn er an zwei Punkten mit einem Metallbogen berührt wird (20. September 1786). Aus diesem Versuch glaubte GALVANI schließen zu können, daß die Tiere eine eigentümliche Elektrizität haben und daß diese bei den Leistungen des Tierkörpers eine sehr große Bedeutung hätte; die Physiologen glaubten, ihren Traum von einer Lebenskraft mit den Händen zu greifen.

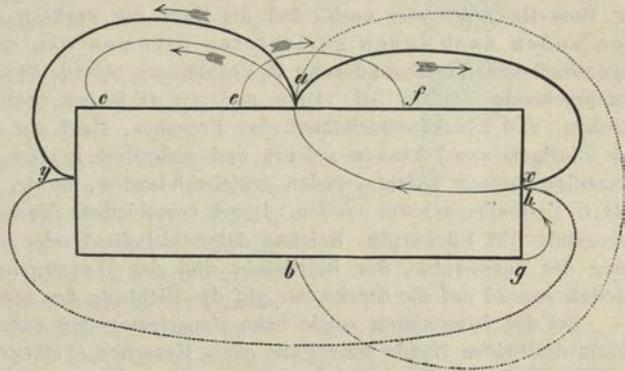
Dem Scharfsinn VOLTAS war es vorbehalten zu zeigen, daß jene Zuckungen von der Ungleichartigkeit der beiden den feuchten Leiter berührenden Enden des Metalles und von der dadurch bedingten Herstellung einer galvanischen Kette bedingt waren. Es stellte sich aber bei den fortgesetzten Untersuchungen heraus, daß auch im Tierkörper elektrische Spannungsdifferenzen vorkommen. Die in dieser Hinsicht geschichtlich wichtigsten Daten sind die Entdeckung des sogen. Froschstromes, d. h. eines im Frosch von den Füßen nach dem Kopfe gerichteten Stromes (NOBILI 1827); der Nachweis, daß der isolierte Muskel unter bestimmten Umständen gesetzmäßige Ströme gibt (MATTEUCCI und DU BOIS-REYMOND 1840 bis 1843); die Entdeckung der bei der Muskeltätigkeit erscheinenden Stromschwankungen (MATTEUCCI und DU BOIS-REYMOND 1842), sowie diejenige des Nervenstromes und dessen Schwankungen bei der Nerventätigkeit (DU BOIS-REYMOND 1843).

Das wichtigste Untersuchungsobjekt bei allen hierher gehörigen Arbeiten ist der quergestreifte Muskel gewesen. Wenn ein ausgeschnittener Muskel an zwei Stellen mit einem Galvanometer in leitende Verbindung gestellt wird, so gibt das Galvanometer in der Regel einen Ausschlag: zwischen den beiden abgeleiteten Punkten des Muskels findet sich also eine Spannungsdifferenz. Durch nähere Untersuchungen wurde festgestellt, daß sich die betreffenden Spannungsdifferenzen ganz regelmäßig, und zwar bei parallel-faserigen Muskeln in folgender Weise (DU BOIS-REYMOND) gestalten (vgl. das Schema Fig. 28). Wenn man an einem solchen Muskel die Mantelfläche und den Querschnitt mit dem Galvanometer verbindet, so erhält man einen Strom, der im Muskel vom Querschnitt zur Mantelfläche gerichtet ist, und zwar seine größte Intensität (etwa 0.06 bis 0.08 Volt) erreicht, wenn die ableitenden Elektroden mit der Mitte der Mantelfläche und der Mitte des

Querschnittes verbunden sind. Werden zwei asymmetrische Punkte der Mantelfläche abgeleitet, so zeigen sich schwächere Ströme, die im Muskel von der Peripherie nach der Mitte gerichtet sind. Bei Ableitung zweier asymmetrischer Punkte des Querschnittes findet man einen Strom, der im Muskel von der Mitte nach der Peripherie geht. Werden endlich symmetrische Punkte des Querschnittes oder der Mantelfläche abgeleitet, so zeigen sich keine Spannungsdifferenzen (Fig. 28, die punktierten Linien). Hieraus folgt, daß die ganze Mantelfläche des Muskels positive, jeder Querschnitt dagegen negative Spannung besitzt.

Auf Grund dieser und anderer derartiger Erscheinungen nahm DU BOIS-REYMOND an, daß der ganze Muskel aus lauter kleinen Teilchen zusammengesetzt ist, von denen jedes elektromotorisch wirkt, und zwar in gleicher Weise wie der ganze Muskelzylinder; diese Teilchen würden aus je zwei dipolaren Hälften bestehen, welche sich ihre positiven Hälften zuehren.

Gegen diese Hypothese machte HERMANN von 1867 an schwerwiegende Bemerkungen, und sie kann jetzt nicht mehr als haltbar angesehen werden. Es zeigt sich nämlich, daß bei einem völlig unbeschädigten, ruhenden Muskel keine Spannungsdifferenzen vorkommen. Wenn man den *M. gastrocnemius* eines Frosches äußerst vorsichtig enthäutet und dabei peinlichst vermeidet, daß er mit dem Hautsekret in Berührung kommt, so entsteht kein oder nur ein äußerst schwacher Strom, wenn der Muskel mit dem Galvanometer verbunden wird. Wird dagegen der Muskel in der Nähe der einen Elektrode irgendwie beschädigt, so kommt ein starker Strom zum Vorschein. — Auch das unversehrte, vorsichtig präparierte Herz ist stromlos (ENGELMANN).



Figur 28. Schema des ruhenden Muskelstromes, nach Foster.

Diese und andere Erfahrungen — unter welchen noch die zu erwähnen ist, daß der Muskelstrom nach stattgefundener Verletzung des Muskels nicht augenblicklich in seiner vollen Stärke erscheint, sondern sich nur allmählich entwickelt — brachten HERMANN zu einer anderen Auffassung des ruhenden Muskelstromes, welche zur Zeit unter den Physiologen am allgemeinsten angenommen ist. Nach dieser Anschauung liegt die Ursache der elektrischen Spannungsdifferenz beim ruhenden Muskel gerade in der Verletzung. An partiell verletzten Muskeln verhält sich jeder Punkt des verletzten Teiles negativ gegen die Punkte der unversehrten Oberfläche, und die vorhandenen Ströme lassen sich aus dem Satze ableiten, daß in jeder verletzten Muskelfaser die Demarkationsfläche zwischen lebendem und totem Faserinhalt Sitz einer gegen den lebenden Teil gerichteten elektromotorischen Kraft ist. HERMANN bezeichnet daher den Ruhestrom als Demarkationsstrom.

Genau dieselben elektrischen Erscheinungen wie beim ruhenden Muskel treten auch beim ruhenden Nerven hervor.

Bei der Tätigkeit des Muskels oder des Nerven erscheinen elektrische Ströme, welche mit dem funktionellen Zustand derselben aufs nächste zusammenhängen. Das allgemeine Gesetz dieser Ströme (Aktionsströme) läßt sich folgendermaßen zusammenfassen: Jede erregte Stelle eines Muskels oder eines Nerven verhält sich negativ gegen den ruhenden Faserrest (BERNSTEIN, 1867). Wir können also das Gesetz für die Erscheinungen des Ruhestromes und des Aktionsstromes in folgende einfache Formulierung zusammenfassen: Im Muskel wie im Nerven verhält sich jede erregte oder in irgend einer Weise beschädigte Stelle negativ elektrisch gegen jede andere Stelle, die zur Zeit in Ruhe bzw. unversehrt ist.

Das nähere Studium des Aktionsstromes wollen wir bis zu der Darstellung der allgemeinen Physiologie der Muskeln und der Nerven (Kap. XV) aufschieben.

Auch bei vielen anderen Geweben begegnen wir analogen, elektrischen Erscheinungen. Von besonderem Interesse sind die bei den Drüsen auftretenden Ströme. DU BOIS-REYMOND wies nach, daß die Haut der nackten Amphibien der Sitz eines von außen nach innen gerichteten Stromes war, den er mit der diesen Tieren eigentümlichen Hautabsonderung in Verbindung stellte. Spätere Untersuchungen haben entsprechende Ströme bei vielen anderen Objekten (Schleimhaut der Froschzunge, Rachen- und Kloakenschleimhaut des Frosches, Haut der Amphibien, der Fische und des Blutigels usw.) kennen gelehrt und außerdem gezeigt, daß sie auch von den als einzellige Drüsen aufzufassenden schleimbildenden, sowie von anderen nichtdrüsigen (REID) Epithelien erzeugt werden. Durch verschiedene Einwirkungen, wie das sekretions-erregende Gift Pilokarpin, Reizung der Schleimhaut oder der Drüsennerven, Veränderung der Temperatur, der Blutzufuhr und des Wassergehaltes wird ein bedeutender Einfluß sowohl auf die Stärke, als auf die Richtung des Stromes ausgeübt.

Bei den Säugetieren sowie beim Menschen treten entsprechende Hautströme auf. Wenn die beiden Hände oder Füße eines Menschen symmetrisch zum Galvanometer abgeleitet werden und dann der eine Arm oder das eine Bein willkürlich bewegt wird, so gibt das Galvanometer sogleich einen Ausschlag, der indes nicht von der Muskelkontraktion an sich, sondern von dem dabei gleichzeitig stattfindenden Sekretionsvorgang in den Schweißdrüsen der kontrahierten Extremität bedingt ist. Der betreffende Strom geht in der Haut von außen nach innen. Ein ganz ähnlicher, einsteigender Hautstrom wird bei der Schweißsekretion verschiedener Säugetiere beobachtet.

Bei den Epithel- und Drüsenzellen ist es, wie BIEDERMANN bemerkt, nicht möglich, eine scharfe Trennung zwischen Ruhestrom und Aktionsstrom durchzuführen, denn die betreffenden Spannungsdifferenzen sind ja hier immer der Ausdruck einer Verschiedenheit des Chemismus benachbarter Teile des lebenden Kontinuums. Von diesem Gesichtspunkte aus erscheint es daher auch völlig willkürlich, ja geradezu unrichtig, von dem Ruhestrom einer drüsigen Schleimhaut im Gegensatz zum Aktionsstrom zu sprechen, da es sich in beiden Fällen um Wirkungen handelt, welche der Fortdauer gewisser chemischer Stoffwechselprozesse an bestimmten Stellen des Zellkörpers ihre Entstehung verdanken, die durch direkte oder indirekte Reizung nur quantitativ oder qualitativ verändert werden. Im großen und ganzen wird also der gewöhnliche einsteigende Hautstrom durch die Negativität des sich schleimig oder körnig metamorphosierenden Zellanteils gegen den noch protoplasmatischen hervorgerufen (HERMANN).

Wie oben erwähnt, zeigt dieser einsteigende Strom unter der Einwirkung verschiedener Umstände eine vollständige Umkehr. Um diese zu deuten, bleibt wohl keine andere Annahme übrig, als die, daß eine und dieselbe Epithelzelle bald in dem einen,

bald in dem anderen Sinne elektromotorisch zu wirken vermag, was wiederum darauf hinweist, daß jede Zelle als Sitz von zwei verschiedenen chemischen Prozessen (der Assimilation und Dissimilation) anzusehen ist, die, gleichzeitig vorhanden, zur Entstehung gegensinniger Spannung führen. Die jeweils zu beobachtende Ablenkung würde demgemäß immer nur die Resultierende aus zwei antagonistischen Kräften sein (HERING, BIEDERMANN).

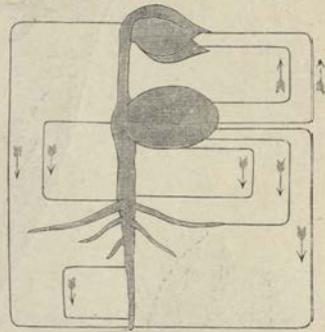
Übrigens liegt es auch nahe, die betreffenden chemischen Vorgänge mit der Absonderung des Wassers einerseits und der organischen spezifischen Sekretbestandteile andererseits in Zusammenhang zu bringen (BIEDERMANN). Etwa aus diesem Gesichtspunkte wären auch die Erfahrungen bei den Verdauungsdrüsen zu deuten, wovon Näheres in Kap. VII.

Sogar bei den Pflanzen sind elektrische Ströme nachgewiesen worden. Auch hier wird, wie bei den tierischen Geweben, eine verletzte Stelle elektro-negativ gegen die unversehrte Oberfläche gefunden. Unter Umständen treten an gewissen Pflanzenteilen, in völlig unversehrtem Zustande, elektrische Wirkungen hervor, indem zwischen Zellen oder Zellterritorien eines Pflanzenorganes oder einer ganzen Pflanze, welche sich hinsichtlich ihres Chemismus verschieden verhalten, elektrische Spannungsdifferenzen auftreten. Als Beispiel davon ist die Figur 29 mitgeteilt, welche die Spannungsdifferenzen zwischen den verschiedenen Teilen der Keimpflanze von *Pisum sativum* darstellt.

Am reizbaren Blatt der *Dionaea muscipula* (Fig. 30) ermittelte BURDON-SANDERSON folgende Tatsachen. Legt man Elektroden an die entgegengesetzten Enden eines frischen, unversehrten *Dionaeablattes* an, so läßt sich ein Strom konstatieren, der im Blatte selbst vom Stielende zu dem vom Stiel abgewendeten Ende fließt; bei Ableitung von der oberen und der unteren Blattfläche zeigt sich diese in der Regel gegen jene negativ elektrisch. Unter gewissen Umständen führt das *Dionaeablatt* unmittelbar sichtbare Bewegungen aus, welche in einem raschen Zusammenklappen der beiden Blatthügel bestehen, wodurch angeflogene Insekten eventuell gefangen werden (vgl. Fig. 30, die zwei obersten Blätter). Mit diesen Reizbewegungen verknüpfen sich sehr bemerkenswerte elektromotorische Erscheinungen, indem bei irgend welcher Reizung des Blattes, durch eine daran kriechende Fliege, durch einen Induktionsstrom usw., eine Stromschwankung auftritt, die häufig doppelsinnig ist.

Nach WALLER sind auch die bei der Stärkebildung stattfindenden Prozesse mit elektromotorischen Erscheinungen verbunden. Verbindet man an geeigneten grünen Blättern, z. B. von *Iris*, zwei Stellen mit einem Galvanometer, von denen die eine beschattet, die andere aber belichtet wird, so beobachtet man mit dem Lichteinfall das Auftreten eines elektrischen Stromes, welcher im Blatte selbst vom belichteten zum beschatteten Teil geht. Die Ablenkung beginnt etwa nach 3—10 Sekunden und dauert ebenso lange als die Belichtung, wenn die Zeit derselben nicht mehr als etwa 5 Minuten beträgt. Die Wirkung ist am geringsten bei diffusum Tageslicht, am größten bei direktem Sonnenlicht und wird durch Kochen der Blätter vernichtet. Alle derartigen Wirkungen fehlen bei chlorophyllfreien Blumenblättern.

Ob diese elektrischen Schwankungen überhaupt irgend welche Bedeutung für die betreffenden Elementarorganismen und die aus denselben gebauten Individuen haben, darüber läßt sich zur Zeit nichts Bestimmtes sagen. Um so deutlicher liegt die Sache aber bei den schon längst bekannten elek-



Figur 29. Schema der Spannungsdifferenzen zwischen verschiedenen Teilen der Keimpflanze von *Pisum sativum*, nach Müller-Hettlingen.

trischen Fischen, von welchen man zur Zeit zahlreiche verschiedene Arten kennt. Unter diesen sind die Torpedineen, der *Gymnotus electricus* und der *Malopterurus electricus* in erster Linie zu nennen.

Die elektrischen Organe sind bei den meisten dieser Fische metamorphosierte Muskeln, nur bei dem Zitterwels (*Malopterurus*) stellt das Organ eine Umwandlung der Hautdrüsen dar. In Ruhe ist das Organ stromlos; unter dem Einfluß des zugehörigen Nerven, sowie bei direkter Reizung entwickelt es sehr starke elektrische Ströme, deren Spannung beim *Malopterurus*



Figur 30. *Dionaea muscipula*, nach Syd Edwards.

bis 200 Volt und mehr beträgt. Daß solche Ströme für die betreffenden Tiere im Kampf ums Dasein sehr bedeutungsvoll sein müssen, ist ohne weiteres einleuchtend. Näheres über die elektrischen Fische mitzuteilen, liegt indes außer der Aufgabe dieses Buches.

§ 3. Die Einwirkung der Reize auf die Elementarorganismen.

a. Von den Reizmitteln im allgemeinen.

Diejenige Grundeigenschaft, aus welcher die gesamte Tätigkeit der lebendigen Substanz hergeleitet werden kann, ist die Reizbarkeit,

d. h. die Fähigkeit der lebendigen Substanz, unter der Einwirkung von allerlei Agentien ihren Stoffwechsel und also auch ihren Energiewechsel in der einen oder anderen Richtung zu verändern. Alle diejenigen Agentien, welche eine derartige Veränderung hervorrufen können, heißen Reize oder Reizmittel. Zu den Reizen gehören verschiedene chemische Einwirkungen, mechanische Eingriffe allerlei Art, Licht, Wärme und Elektrizität.

Die durch einen Reiz bewirkte Veränderung des Stoffwechsels ist entweder dissimilatorisch oder assimilatorisch (vgl. oben S. 26). Im ersten Falle kommt es zur Produktion von aktueller Energie, und der hierbei im Elementarorganismus stattfindende Vorgang wird als Erregung bezeichnet. Der Reiz kann aber auch den Stoffwechsel für eine längere oder kürzere Zeit herabsetzen, zum Stillstand bringen oder ihn gänzlich aufheben. Man spricht dann von einer Lähmung des Elementarorganismus.

Auch vermag man durch Reizung gewisser Nerven die dissimilatorische Erregung des zugehörigen Organs aufzuheben. Unter diesen Erscheinungen, welche als Hemmungserscheinungen bezeichnet werden, ist der Einfluß des Vagus auf das Herz am genauesten untersucht worden. Wenn der Vagus gereizt wird, so schlägt das Herz langsamer, und bei genügend starker Reizung steht das Herz in der Diastole still (die Gebrüder WEBER, 1846). Diese Hemmung stellt aber keine Art von Lähmung dar, denn später (Kap. VII) zu beschreibende Erscheinungen zeigen, daß das Herz beim Vagusstillstand, obgleich regungslos, doch nicht erlahmt ist.

Endlich kann der Reiz einen assimilatorischen Vorgang und also ein Aufspeicherung von potentieller Energie bewirken; diese Wirkung wird in vielen Fällen als trophische Wirkung bezeichnet.

Die wirkliche Lähmung nimmt ihrer ganzen Natur nach den assimilatorischen wie den dissimilatorischen Reizwirkungen gegenüber eine ganz bestimmte Ausnahmestellung ein. Dagegen verlaufen bei demselben Elementarorganismus assimilatorische und dissimilatorische Vorgänge vielfach einander parallel.

Da unter diesen Reizwirkungen die dissimilatorischen am besten bekannt sind, ist es angezeigt, dieselben in erster Linie zu besprechen.

Allen dissimilatorischen Reizwirkungen gemeinsam ist, daß die dabei erscheinende Produktion von aktueller Energie vielmal größer ist als die Energie des benutzten Reizes, was z. B. aus dem folgenden Versuch hervorgeht.

Ein Froschgastrocnemius wird mittelst des Schenkelbeines in einer Klemme befestigt und an sein unteres Ende ein Gewicht von 48.5 g angehängt. Der mit dem Muskel zusammenhängende Nerv wird auf eine starre Unterlage gebracht. Läßt man nun ein Gewicht von 0.485 g von 10.1 mm Höhe auf den Nerven fallen, so kontrahiert sich der Muskel und hebt das Gewicht 3.8 mm hoch. Die vom Muskel geleistete Arbeit ist also $48.5 \times 3.8 = 184.3$ g-mm, während die lebendige Kraft des Reizes nur einer Arbeit von $0.485 \times 10.1 = 4.9$ g-mm entspricht. Die durch den Reiz hervorgerufene mechanische Leistung des Muskels ist hier also etwa 38mal größer als die lebendige Kraft des Reizes, und dennoch haben wir hier nicht die vom Muskel gleichzeitig entwickelte Wärmemenge berücksichtigt.

Ganz wie der Muskel in diesem Versuch, verhalten sich alle übrigen Elementarorganismen, wenn sie bei Reizung aktuelle Energie durch dissimilatorische Prozesse entwickeln, und Analogien hierzu begegnen uns zahlreich in der toten Natur. Wenn z. B. ein Gewicht von 10 kg 10 m oberhalb des Fußbodens an einem Bindfaden aufgehängt ist, so repräsentiert es eine potentielle Energie von 100 kg-m. Um diese potentielle Energie in aktuelle zu verwandeln, brauchen wir nur mit einer Schere den Bindfaden zu durchschneiden, was natürlich keine Anstrengung von 100 kg-m beansprucht; dasselbe ist der Fall, wenn eine Pulvermasse mittelst eines Zündhütchens zur Explosion gebracht wird usw.

Alle derartigen Vorgänge bezeichnet man als Auslösungsprozesse und versteht also unter Auslösung im allgemeinen denjenigen Anstoß, durch welchen eine Verwandlung von potentieller Energie in aktuelle erzeugt wird, wobei der Natur der Sache nach die Größe dieses Anstoßes nur sehr geringfügig zu sein braucht.

Man hat in früherer Zeit die Auslösung der Erregung im lebendigen Protoplasma nicht nur in ihrer größten Allgemeinheit, sondern auch in Einzelheiten mit der Explosion einer explosiblen Substanz verglichen. Ein solcher Vergleich ist aber absolut unstatthaft, denn zwischen der Auslösung der Erregung z. B. im Muskel und der Explosion eines Pulverhaufens findet die sehr bedeutende Differenz statt, daß bei diesem die ganze Masse nach einem gegebenen Anstoß vollständig explodiert, während beim Muskel nach einer einmaligen Reizung immer nur eine gewisse Menge von potentieller Energie in aktuelle umgesetzt wird. Ferner ist der Umfang der Explosion einer Pulvermasse von der Stärke des Anstoßes unabhängig, während beim Muskel, wie überhaupt bei der lebendigen Substanz (mit nur wenigen Ausnahmen), die Größe der Erregung in einer nicht zu verkennenden Abhängigkeit von der Stärke des Reizes steht.

Um überhaupt eine nachweisbare Wirkung an der lebendigen Substanz hervorrufen zu können, darf der Reiz nicht zu schwach sein; erst von einem gewissen Minimum an wird der Reiz wirksam. Wenn nun der Reiz gesteigert wird, so steigt auch die Erregung, und zwar im allgemeinen so, daß sie bei gleichgroßer Reizzunahme um so weniger zunimmt, je stärker der Reiz ist, bis endlich bei einer gewissen Reizstärke die Erregung ein Maximum erreicht, über welches sie nicht steigen kann, auch wenn die Reizung noch so viel an Stärke zunimmt.

Eine andere, für das Verhalten des lebendigen Protoplasmas bei Reizung charakteristische Eigentümlichkeit ist seine bei verschiedenen Elementarorganismen in verschiedenem Grade entwickelte Fähigkeit, Reizwirkungen zu summieren. Wenn der belastete Muskel von einem maximalen Reiz getroffen wird, so kontrahiert er sich in einem gewissen Grade; wird er aber, bevor diese Kontraktion aufgehört hat, von einem neuen Reiz getroffen, so zieht er sich noch mehr zusammen, und bei genügend schneller Folge der Reize kann man Muskelkontraktionen erhalten, welche viel stärker sind als jede durch Einzelreize bei derselben Belastung zu erhaltende Verkürzung.

Alle Erregungsvorgänge sind mit Entwicklung von Wärme und Elektrizität verbunden; die anderen Formen aber, in welchen sich die dissimila-

torischen Vorgänge kundgeben, sind bei den verschiedenen Elementarorganismen der Metazoen verschieden, und jeder Elementarorganismus reagiert bei jeder Art von Reizung, die überhaupt einen dissimilatorischen Vorgang auszulösen vermag, immer in einer und derselben, für ihn charakteristischen Weise. Welches Reizmittel auch zur Reizung einer Muskelzelle benutzt wird, immer entsteht eine Zusammenziehung; eine Speicheldrüse sondert bei jeder Art von Reizung Speichel ab, usw. Hieraus folgt, daß wir bei der folgenden Darstellung der verschiedenen Reize auf die verschiedene Art der Tätigkeit verschiedener Elementarorganismen im allgemeinen nicht näher einzugehen brauchen.

Diejenigen Agentien, welche eine Erregung hervorrufen, verändern in der Regel auch die Erregbarkeit der lebendigen Substanz, d. h. unter ihrer Einwirkung ruft ein gegebener Reiz eine stärkere oder schwächere Erregung hervor, als wenn er nur allein für sich wirkt. Wir müssen also zwischen Erregung und Erregbarkeitveränderung (-zunahme oder -abnahme) einen Unterschied machen. Eine Erregung findet statt, wenn ein gegebener Reiz einen nachweisbaren dissimilatorischen Vorgang auslöst. Wenn der Reiz aber keine derartige Wirkung hat, ein anderer Reiz dagegen unter dem Einfluß des ersteren eine stärkere oder schwächere Erregung als sonst auslöst, so hat der erstere Reiz die Erregbarkeit des betreffenden Elementarorganismus erhöht oder vermindert.

Wenn der Reiz zu stark wird, so kann dadurch die Leistungsfähigkeit der lebendigen Substanz entweder herabgesetzt oder gänzlich vernichtet werden.

Bei einer eingehenden Darstellung unserer jetzigen Kenntnisse wäre natürlich notwendig, bei jedem einzelnen der jetzt zu erörternden Reizmittel sowohl seine erregende als seine erregbarkeitsteigernde und -herabsetzende Wirkung im Detail zu besprechen. Da aber in diesem Buch der nötige Raum dazu fehlt, muß ich mich mit diesen allgemeinen Gesichtspunkten begnügen und mich im folgenden hauptsächlich auf die erregende Wirkung der verschiedenen Reize beschränken.

b. Die automatische Reizung.

Wenn das Protoplasma vor allen äußeren Einwirkungen möglichst geschützt ist, so zeigt es dennoch die wesentlichen Leistungen, die wir kennen gelernt haben: Stoffaufnahme, Bewegung, Verdauung, Wärmebildung usw. Es muß sich also in diesem Falle innerhalb der Zelle irgend etwas finden, was die Tätigkeit derselben hervorbringt, und nach allem, was uns hinsichtlich dieses Gegenstandes bekannt ist, liegt die Annahme am nächsten, daß die Reizung hier von den bei der Tätigkeit der Zelle gebildeten Stoffwechselprodukten bewirkt wird.

Die Bedeutung der im Körper selbst entstehenden Reize geht vor allem aus den Erfahrungen hervor, die man über die Tätigkeit des zentralen Nervensystems bei den höheren Tieren besitzt. Wenn z. B. ein Kaninchen durch Verschuß der Luftröhre er-

stickt wird, so erscheinen binnen kurzem verstärkte Atembewegungen, Krämpfe in der gesamten Körpermuskulatur, Kontraktion der Gefäßwände usw. Hier sind es die infolge des Trachealverschlusses im Körper inkl. des zentralen Nervensystems zurückgebliebenen, sonst durch die Atmung vom Körper abgegebenen Zersetzungsprodukte, welche die betreffende starke Reizung des zentralen Nervensystems zuwege gebracht haben (vgl. Kap. XXII). Entsprechende Erscheinungen treten auch auf, wenn durch Exstirpation der Nieren die sonst durch diese vom Körper abzugebenden Stoffwechselprodukte sich in vermehrter Menge im Körper ansammeln.

Die durch die Stoffwechselprodukte hervorgebrachte Reizung wird als automatische Reizung bezeichnet, weil die Bildung der dabei tätigen Substanzen in irgend einer Weise mit der Tätigkeit der lebendigen Substanz zusammenhängt. Die Elementarorganismen entwickeln also in sich selbst die Reize, die sie zu fortgesetzter Leistung anspornen.

c. Die chemische Reizung.

Die automatische Reizung, so wie sie hier definiert wurde, ist eine Art chemischer Reizung, und prinzipiell, soweit wir jetzt zu urteilen vermögen, ganz derselben Art wie diejenige, die wir durch allerlei chemische Stoffe künstlich hervorrufen können.

Einzellige Organismen, Amöben und andere Rhizopoden, werden durch 1—2 prozentige Kochsalzlösung, 0.1 prozentige Salzsäure, 1 prozentige Kalilösung oder durch schwache Lösungen anderer Säuren, Alkalien und Salze zur Kontraktion gebracht, ziehen ihre Scheinfüße ein und nehmen die Kugelform an. Dieselben Substanzen steigern die Bewegungen der Geißel- und Wimperzellen zuweilen in einem sehr hohen Grade. Die Nerven und Muskeln der Metazoen sowie die kontraktile Fasern der einzelligen Organismen verhalten sich in ganz ähnlicher Weise. In betreff der Muskeln hat HERING gezeigt, daß verschiedene Substanzen, von denen man eine lange Zeit glaubte, daß sie eine chemische Reizung derselben ausübten, nur durch Schließung des Ruhestromes des Muskels die Erregung hervorbrachten, daß also die ausgelöste Zuckung tatsächlich durch elektrische Reizung hervorgerufen wurde. Hierher gehören die sogen. physiologische Kochsalzlösung (0.6 Prozent), Lösungen von fixen Alkalien bis zu 0.1 Prozent, sowie verschiedene Salzlösungen. Auch Lösungen, welche an sich eine chemische Reizung bewirken, können, wenn sie gut leiten, in der betreffenden Weise Muskelzuckungen hervorbringen. Eine rein chemische Reizung des Muskels findet also nur durch solche Flüssigkeiten statt, welche die Elektrizität nicht oder sehr schlecht leiten oder auf der unversehrten Längsoberfläche angebracht werden.

Wie BIEDERMANN gezeigt hat, geraten die quergestreiften Muskeln des Frosches in rhythmische Zuckungen, wenn sie in schwache Lösungen von Na_2HPO_4 , Na_2CO_3 , Na_2SO_4 , NaHO getaucht werden. LOEB hat diese Kontraktion aus dem Gesichtspunkte der elektrolytischen Dissoziationstheorie näher untersucht und ist dabei zu dem Resultat gekommen, daß sie nur durch gewisse Ionen (z. B. Na, Li, Cl, F, Br, J) hervorgerufen, durch andere aber (z. B. K, Ca, Mg, Be, Sr, Co, Mn) erschwert oder unmöglich ge-

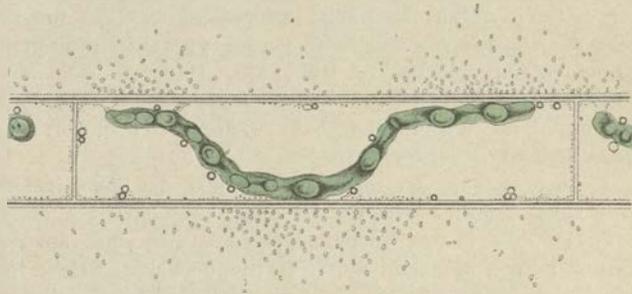
macht werden, — in beiden Fällen, ohne daß dabei die Erregbarkeit des Muskels in entsprechender Richtung verändert worden wäre. Die Hydroxyl(HO)- und Wasserstoff-Ionen beschleunigen den Eintritt der betreffenden Zuckungen, ohne dieselben direkt hervorzurufen zu können. Lösungen, welche keine Elektrolyten enthalten, rufen keine solchen Kontraktionen hervor.

Die theoretische Bedeutung dieser und anderer hierher gehöriger Erfahrungen kann hier nicht näher erörtert werden, denn wir können das durch diese Untersuchungen erst neulich eröffnete Gebiet noch nicht genügend übersehen. Daß wir aber gerade von dieser Seite sehr wertvolle Aufschlüsse über den Chemismus der lebendigen Wesen erwarten können, scheint unzweifelhaft zu sein.

Auch auf die Lehre von den Giften wird die physikalische Chemie und besonders die Ionenlehre einen sehr bedeutenden Einfluß ausüben. Es ist aber nicht hier der Ort, die sich darauf beziehenden Untersuchungen zusammenzustellen.

Noch muß erwähnt werden, daß die chemischen Reizmittel, welche eine höhere osmotische Spannung als das zu reizende Gebilde haben, auch durch Wasserentziehung erregend oder erregbarkeitverändernd wirken können, wie es bei den Nerven in vielen Fällen wahrscheinlich eintritt.

Daß dies aber nicht das allein Bestimmende ist, und daß die eigene Beschaffenheit der chemischen Substanz hier wie auch sonst einen wesentlichen Einfluß ausübt, geht daraus hervor, daß äquimolekulare Lösungen, d. h. Lösungen, welche in der Volumeneinheit dieselbe Zahl von Molekülen enthalten, im allgemeinen stärker reizen, je höher ihr Molekulargewicht ist (GRÜTZNER). So reizt z. B. Jodnatrium bei gleicher osmotischer Spannung der Lösung stärker als Brom- und Chlornatrium.



Figur 31. *Mesocarpus scalaris*. Unter dem Einfluß des Lichtes haben sich die Bakterien an denjenigen Stellen der Zelloberfläche weitaus am stärksten angehäuft, welche den Chlorophyllmassen im Innern am nächsten liegen.
Nach Engelmann.

Außer diesen direkten Reizwirkungen und den Veränderungen der Erregbarkeit, welche wir hier übergehen müssen, üben gewisse Substanzen einen sehr merkwürdigen, zuerst von ENGELMANN an Bakterien nachgewiesenen Einfluß auf die Bewegungen frei beweglicher Elementarorganismen aus, indem dieselben durch sie entweder angezogen oder auch weggestoßen werden. Man faßt diese Erscheinungen als Chemotaxis zusammen und bezeichnet dieselbe im ersten Fall als positiv, im zweiten als negativ. Verschiedene Substanzen wirken auf verschiedene Elementarorganismen verschieden ein, und sogar eine und dieselbe Substanz kann auf einen gewissen Elementarorganismus in verschiedener Konzentration eine verschiedene Wirkung ausüben.

Einige Beispiele von Chemotaxis mögen hier angeführt werden. Gewisse Bakterienformen werden vom Sauerstoff angezogen, und man kann in einem mikroskopischen Präparat, das solche Bakterien und eine Algenzelle enthält (Fig. 31), beobachten, wie

jene, von dem von der Alge gebildeten Sauerstoff angezogen, sich immer um diese herum sammeln (ENGELMANN).

Die Infusorie *Paramecium aurelia* wird von verdünnten Säurelösungen (inkl. Kohlensäure) angezogen (positive Chemotaxis), von stärkeren Lösungen und alkalischen Flüssigkeiten abgestoßen (negative Chemotaxis; JENNINGS).

Füllt man ein einseitig zugeschmolzenes Kapillarröhrchen mit einer Lösung von 0.05prozentiger Apfelsäure und bringt es mit seinem offenen Ende in einen Tropfen, der Farnspermatozoën enthält, so daß die Apfelsäure allmählich aus der Kapillare in den Tropfen hinaus diffundiert, so findet man, daß die Spermatozoën sofort anfangen, sich nach der Mündung des Röhrchens zu bewegen und in dasselbe hinein zu wandern. Sogar bei einer noch viel schwächeren, 0.001prozentigen Lösung von Apfelsäure kann dieselbe Erscheinung beobachtet werden (PFEFFER).

Man hat sich vorgestellt, daß die Spermatozoën der im Meere frei lebenden Tierarten durch die Chemotaxis zu der richtigen Eizelle geführt werden würden, indem jede Spermatozoënnart von Stoffen angezogen würde, welche für die Eizelle der gleichen Art eigentümlich sind. Nach neueren Beobachtungen scheint indes diese Ansicht nicht genügend begründet zu sein. Wenn man z. B. Seeigel- oder Seesterneier mit Spermatozoën der gleichen Art im Seewasser zusammenbringt, so überzeugt man sich leicht, daß keine Substanzen von den Eiern ausgehen, welche die Spermatozoën auf meßbare Entfernungen hin anlocken (v. DÜNGERN). Dagegen hat man an Kaninchen und Ratten beobachtet, daß die Uterus- und Tubenschleimhaut auf die Spermatozoën eine positive chemotaktische Wirkung ausüben, während sich das Ovarium in dieser Hinsicht völlig indifferent verhält (Löw).

Auch in folgender Beziehung hat man der Chemotaxis eine durchgreifende Bedeutung zugeschrieben. Wie wir gesehen haben, besitzen die Leukocyten das Vermögen, Bakterien, die in den Körper hineingekommen sind, anzugreifen und zu fressen. Sie werden zu den Bakterien durch die Stoffe geleitet, welche von diesen abgegeben werden, wie daraus hervorgeht, daß, wenn eine Kapillare, die eine sterilisierte Kultur von z. B. *Staphylococcus pyogenes albus* enthält, unter die Haut eines Kaninchens gebracht wird, das Röhrchen nach Ablauf einiger Stunden mit eingewanderten Leukocyten gefüllt ist. Dieselbe Kulturflüssigkeit übt dagegen an und für sich keinen derartigen Einfluß auf die Leukocyten aus.

Ebenso wird bei anderen Prozessen, bei welchen sich Leukocyten an einem gewissen Ort ansammeln, die Anziehung derselben von der Chemotaxis bedingt, wie z. B. wenn die Leukocyten bei normal oder pathologisch stattfindender Gewebszerstörung die Trümmer wegschaffen (vgl. S. 43). Kurz, soweit unsere jetzige Erfahrung es erlaubt, können wir sagen, daß es wesentlich die Chemotaxis ist, welche die Wanderungen der vom Nervensystem ganz unabhängigen Leukocyten regelt.

Aus diesen Beispielen dürfte hervorgehen, eine wie große Rolle die Chemotaxis bei den Vorgängen in der ganzen lebendigen Natur spielt, indem durch dieselbe die Bewegungen der frei beweglichen Elementarorganismen nach den augenblicklichen Bedürfnissen vielfach geregelt werden, ohne daß dabei irgend welche psychische Qualitäten herbeigezogen werden müssen.

Bei den höheren Tieren hat sich als besonderer chemischer Sinn der Geruchssinn entwickelt; die unter dessen Einfluß stattfindenden Bewegungen sind allerdings in vielen Fällen als bewußte aufzufassen; in zahlreichen Fällen verlaufen sie aber als reine Reflexe und können daher gewissermaßen als chemotaktische aufgefaßt werden, wenn wir nämlich den Begriff der Chemotaxis auf alle Ortsbewegungen ausdehnen, welche ohne

Teilnahme des Bewußtseins durch chemische Reize direkt oder indirekt ausgelöst und geregelt werden. So können z. B., nach der eingehenden Analyse von BETHE, eine ganze Menge der so komplizierten Leistungen der Ameisen einfach als chemotaktische Reaktionen gedeutet werden, und auch bei den Bienen sind mehrere Leistungen unzweifelhaft desselben Ursprunges.

Wie aus dem hier Dargelegten hervorgeht, faßt man im allgemeinen die chemotaktischen Erscheinungen als die Folgen eines bewegungsrichtenden Einflusses auf. Indes hat JENNINGS an einigen Infusorien und Bakterien nachgewiesen, daß diese bei der betreffenden Reizung nur zu einer bestimmten Bewegung angeregt werden. Wenn z. B. *Bacillum volutans* in einem Präparat mit einer grünen Alge zusammengebracht wird, so findet man, wie zuerst die Bazillen gleichförmig durch das ganze Präparat verbreitet sind. Wenn aber die Alge beginnt, freien Sauerstoff abzugeben, und die Bazillen bei ihren Bewegungen innerhalb der O-reichen Zone kommen, schwimmen sie durch dieselbe, bis sie an ihre Grenze anlangen. Hier machen sie kehrt und schwimmen nun bis zu der entgegengesetzten Grenze der genannten Zone, kehren wieder um, und so setzt sich das Spiel der Bewegungen unaufhörlich weiter fort, ohne eine bestimmte Orientierung in Bezug auf den Mittelpunkt der Sauerstoffbildung einzuhalten.

d. Die mechanische Reizung.

Zu den mechanischen Reizen gehören Stöße, Berührung, Erschütterung usw. Durch dieselben kann bei den verschiedensten Elementarorganismen Produktion aktueller Energie hervorgerufen werden.

Außerdem üben Einwirkungen mechanischer Art auf die Ortsbewegungen vieler Organismen einen bedeutenden Einfluß aus.

Diese Einwirkungen werden, insofern sie von der Schwerkraft bedingt werden, als geotaktische bezeichnet. Hierher gehören z. B. folgende Erscheinungen.

Bringt man gewisse Infusorien in einer horizontalen Glasröhre auf die Zentrifugalscheibe, so sammeln sie sich am zentralen Ende der Röhre, wo der Druck am geringsten ist (JENSEN). — Unter verschiedenen Umständen, wie bei niedriger Temperatur und beim Hunger, bewegt sich die Infusorie *Paramecium* nach unten (positive Geotaxis), bei reicher Nahrungszufuhr sowie bei hoher Temperatur nach oben (ANNA MOORE).

Gewisse Seetiere, wie z. B. die Echinoderme *Cucumaria cucumis*, die *Actinia mesembryanthemum*, der Seestern *Asterina gibbosa*, kriechen an vertikalen Flächen unter Verhältnissen empor, welche jede andere Reizursache als die Schwerkraft ausschließen (negative Geotaxis). Ebenso verhält es sich mit mehreren Insekten, wie Küchenschaben (*Periplaneta orientalis*), Coccinellen usw. (LOEB).

Auch die natürliche Orientierung der Fische kann als eine geotaktische Erscheinung aufgefaßt werden. Als weiteres Beispiel von der Geotaxis bei Tieren ist das Verhalten großhirnloser Frösche zu bezeichnen. Wenn man einen solchen Frosch auf ein Brett placiert und dasselbe allmählich in vertikale Stellung bringt, so klettert der Frosch, von einem inneren Trieb bewegt, nach oben, bis er die Kante des Brettes erreicht, wo er sich dann in Ruhe setzt.

Diese und andere unter Einwirkung der Gravitation bei den Metazoen erscheinende Ortsveränderungen, bezw. Körperstellungen, sind als Reflexe komplizierter Art aufzufassen, denjenigen analog, welche durch chemische Reizung ausgelöst werden (vgl. S. 64).

Wahrscheinlich werden sie dadurch hervorgebracht, daß, je nach der Stellung des Tieres, die Endorgane verschiedener zentripetaler Nerven (der Haut, der Gelenke, der

Muskeln) durch den Druck des Körpers oder durch den Zug, welcher von nicht unterstützten Teilen ausgeübt wird, erregt werden. Als Ort der peripheren Reizung ist endlich auch der Otolithenapparat, wo sich ein solcher vorfindet, zu bezeichnen (vgl. Kap. XVIII).

Eine zweite Art von Bewegungen, die durch mechanische Einflüsse hervorgerufen werden, ist die Rheotaxis, d. h. die von strömendem Wasser oder strömender Luft hervorgerufenen Ortsveränderungen.

Man taucht das eine Ende eines Streifens von Fließpapier in ein Glas mit Wasser und erzeugt dadurch im Streifen eine Flüssigkeitsströmung. Wenn man nun auf das außerhalb des Glases befindliche Ende des Streifens ein Plasmodium von *Aethalium septicum* bringt, so fängt das Plasmodium sich gegen den Strom zu bewegen an: es wird durch den Wasserstrom veranlaßt, sich in der Richtung gegen das Wasser zu bewegen (JÖNSSON).

An Spermatozoën kann man im mikroskopischen Präparat zeigen, daß sie sich gegen den Strom bewegen (ROTH), wie man ja schon lange weiß, daß diese Elementarorganismen in dem Eileiter gegen den von dem Flimmerepithel erzeugten Strom dem ovarialen Ende der Tube zustreben.

An zahlreichen Mollusken, Krebstieren, Insekten usw. hat DEWITZ ebenso gefunden, daß sie sich mit großer Regelmäßigkeit gegen den Strom bewegen. Und was die höheren Tiere betrifft, ist es ja eine altbekannte Tatsache, daß viele Fische vom Meere in die Flüsse gegen den Strom aufsteigen.

Endlich hat WHEELER die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, daß die bewegte Luft in entsprechender Weise die Bewegungen vieler Insekten beeinflußt, indem sich diese gegen den Wind stellen.

Einer dritten Gruppe von Erscheinungen, welche durch mechanische Reizung bedingt werden, gehören folgende an. Wenn Spermatozoën der Küchenschabe in eine physiologische Kochsalzlösung zwischen Objektträger und Deckglas gebracht werden, so sammeln sie sich nach einiger Zeit teils auf der Unterseite des Deckglases, teils an der oberen Fläche des Objektträgers, während der Flüssigkeitstropfen selbst von den Spermatozoën ganz frei bleibt. Froschspermatozoën bohren sich mit ihrem Kopf in die allerfeinsten Sprünge und Risse einer glatten Glimmerplatte (DEWITZ). Diese Organismen haben also eine ausgesprochene Neigung, sich an feste Körper zu halten (Thigmotaxis). Dementsprechend hat JENNINGS bei dem *Paramaecium aurelia* gefunden, daß sich dieses Tier an festen, im Präparat vorhandenen Partikelchen festsetzt, und PÜTTER hat nachgewiesen, daß die Thigmotaxis eine in allen Klassen der Protisten ungemein weit verbreitete, wahrscheinlich ganz allgemeine Erscheinung darstellt.

Auch bei vielen Metazoën kommt die Thigmotaxis vor: es gibt Tiere, welche in Hohlwürfeln konstant die konkaven Ecken und Kanten aufsuchen (Ameisen u. a.), während andere Tiere konstant an den konvexen Kanten und Ecken der Körper sich festsetzen.

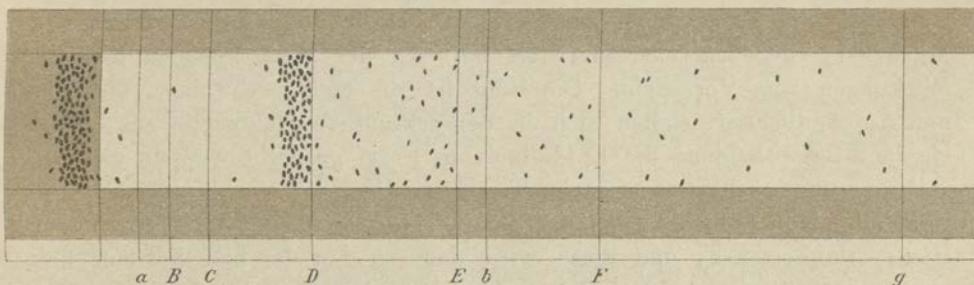
e. Die Reizung durch das Licht.

Das Licht, wenn wir unter demselben nur die sogen. leuchtenden Strahlen zusammenfassen, wirkt nur auf wenige Elementarorganismen direkt erregend. Bei den höheren Tieren wirkt es allein auf die Sehzellen der Netzhaut und auf die Muskulatur der Iris (vgl. Kap. XXI), sowie, wenn es genügend konzentriert ist, auf die Endapparate der Wärmenerven ein. Ebenso ist die Haut von gewissen Wirbellosen wenigstens für das Licht erregbar. An einigen einzelligen Wesen hat man Bewegungen beobachtet, welche

unzweideutig vom Licht hervorgerufen werden. Bei den Amöben sollen die roten Strahlen hierbei die kräftigste Wirkung ausüben (HARRINGTON und LEAMING). Bei Frosch- und Tritonembryonen im Eie sowie bei ganz jungen Larven derselben Tiere ruft das Licht ausgesprochene Bewegungen hervor, und zwar sind hierbei die blauen und violetten Strahlen die kräftigsten (FINSSEN). Die Rhizopode *Pelomyxa* zieht sich bei plötzlicher Belichtung zusammen. Eine Bakterienart, das *Bacterium photometricum*, wird vom Licht zu lebhafter Bewegung gebracht, während es im Dunkel ganz still liegt. Im Mikrospektrum (Fig. 32) wandern diese Bakterien, der Hauptmasse nach, ins Ultrarot, während sich eine andere Anhäufung im Orange und Gelb bildet (ENGELMANN).

Als Phototaxis bezeichnet man die von dem Licht hervorgebrachten bewegungrichtenden Wirkungen.

Freilebende einzellige Organismen, welche in einem Wassertropfen eingeschlossen sind, sammeln sich bei mäßiger Beleuchtung an dem Rande des Tropfens, der dem



Figur 32. Verteilung der Bakterien (*Bacterium photometricum*) im Mikrospektrum direkten Sonnenlichtes, nach Engelmann.

Licht zugekehrt ist (positive Phototaxis). Bei starker Beleuchtung fliehen sie aber davon und sammeln sich am entgegengesetzten Rande (negative Phototaxis). Also begegnen wir hier bei verschiedener Lichtstärke ganz derselben Verschiedenheit, die wir oben in Bezug auf die Chemotaxis kennen gelernt haben. Im allgemeinen sind die kurzwelligen Strahlen des Spektrums, die blauen und violetten, bei dieser bewegungrichtenden Wirkung am wichtigsten.

Bei den Metazoen haben LOEB, FINSSEN, ADAMS, YERKES und andere mehrere analoge Erscheinungen beschrieben. Der Regenwurm zeigt bei einer Lichtstärke von 192 bis 0.012 Normalkerzen eine mit der Stärke der Beleuchtung immer abnehmende negative Phototaxis, bei 0.0011 Normalkerzen dagegen eine ausgesprochen positive. Bei diffusem Tageslicht ist der Frosch positiv phototaktisch; im direkten Sonnenlicht zeigt er zuerst eine positive Phototaxis, dann aber eine negative. Auch hier scheinen die stärker brechbaren Strahlen die bedeutendere Wirkung auszuüben.

Bei vielen Tieren erscheint die Phototaxis nur in einer bestimmten Epoche ihres Daseins, um nachher wieder abzunehmen oder zu verschwinden. So ist die Raupe der

Porthesia chrysorrhoea stark positiv phototaktisch, nur wenn sie aus dem Gespinst hervorbricht und noch ungefüttert ist; später reagiert sie nur ganz schwach auf Licht.

Sogar in Bezug auf ihr Vorzeichen kann die Phototaxis bei einem und denselben Tiere wechseln. Die Larven der Annelide *Polygordius* z. B. werden durch Erhöhung der Temperatur oder Abnahme des Salzgehaltes des Seewassers negativ phototaktisch, durch Abnahme der Temperatur oder Zunahme des Salzgehaltes positiv phototaktisch (LOEB).

Beispiele einer unzweifelhaften Phototaxis bei Zellen höherer Tiere finden wir in den unter der Lichtwirkung hervorgerufenen Bewegungen in der Netzhaut, bei welchen die Ausläufer des Pigmentepithels sich bis an die *Membrana limitans externa* erstrecken und die Zapfennenglieder sich verkürzen (vgl. Kap. XXI). Auch die unbewußt erfolgenden, reflektorischen Bewegungen der Augen, des Kopfes und des ganzen Körpers, welche von einer Lichtreizung der Sehzellen der Netzhaut hervorgerufen werden, können gewissermaßen als eine Art von Phototaxis aufgefaßt werden (vgl. oben S. 64).

Die ultravioletten Strahlen üben eine sehr merkwürdige Wirkung auf die Elementarorganismen aus. An den vorderen Medien des Auges rufen sie eine Reizung hervor, welche durch katarrhale Symptome an der *Conj. palpebralis*, Injektion und Schwellung an der *Conj. oculi*, Epithelabhebung und Trübung an der Hornhaut, sowie Pupillenverengung und Mißfärbung der Iris charakterisiert ist. An der Haut kommen ähnliche Wirkungen zum Vorschein. Die Haut ist rot und geschwollen, Brennen und Empfindlichkeit stellen sich in der erkrankten Hautpartie ein. Nach einigen Tagen beginnt die Epidermis, in Form großer Schuppen sich abzulösen, und nach etwa vierzehn Tagen ist die Haut wieder normal. Gewöhnlich bleibt jedoch noch lange eine leichte Verfärbung der angegriffenen Hautpartie bestehen, und diese wird dadurch von der umgebenden Haut abgegrenzt (WIDMARK). Bei genügender Konzentration des Lichtes sollen auch die blau-violetten Strahlen entsprechende Wirkungen ausüben können (FINSEN).

Die histologischen Veränderungen, welche die genannten makroskopischen Wirkungen begleiten, sind bei kurz dauernder Einwirkung dieser Strahlen auf das Auge eine Vermehrung der Epithelzellen und der fixen Zellen der Hornhaut; eine längere Einwirkung hat eine Nekrose der Zellen zur Folge, wobei in erster Linie die Zellkerne betroffen werden. In den fixen Hornhautzellen geht der Nekrose eine amitotische Kernvermehrung voran (OGNEFF). In der Haut ist noch nach einem halben Jahre Erweiterung der Kapillaren nachgewiesen worden.

Auch auf Bakterien (*Bacillus prodigiosus*) üben hauptsächlich die violetten und ultravioletten Strahlen eine schädigende Wirkung aus, indem diese je nach Dauer und Stärke der Bestrahlung entweder in ihrer Entwicklung gehemmt oder vollständig getötet werden.

Die von RÖNTGEN entdeckten sogen. X-Strahlen rufen in der Haut ähnliche, wenn auch stärkere Wirkungen als die soeben besprochenen hervor; möglicherweise könnten die in dem Kathodenlicht enthaltenen ultravioletten Strahlen dabei zu einem gewissen Grade beteiligt sein. Gewisse Bakterien wenigstens (die Cholera-, Milzbrand-, Diphtherie- und Tuberkelbazillen) werden von den X-Strahlen getötet und Zellen höherer Pflanzen in ihrer Tätigkeit herabgesetzt. Verschiedene Protozoön zeigen gegen die X-Strahlen bei 14stündiger Einwirkung eine sehr verschiedene Widerstandskraft: manche Formen scheinen gar nicht auf sie zu reagieren, andere wenig, einzelne stark. Im allgemeinen scheint es, als ob Formen, welche ein lockeres Plasma besitzen, schneller

reagieren als solche, welche festeren Baues sind. Auch kann das Fehlen oder Vorhandensein von Hüllen und Schalen von Bedeutung sein (SCHAUDINN).

Hinsichtlich der Becquerel-Strahlen (Radium) haben ASCHKINASS und CASPARI gefunden, daß sie bei 2—4stündiger Einwirkung den *Bacillus prodigiosus* zwar nicht töten, aber abschwächen; auf anderen Nährboden geimpft wächst derselbe auffallend langsamer als sonst. Bei längerer Bestrahlung mit Radium (24, bezw. 16 Stunden) wurden Typhus- und Cholerabazillen abgetötet (PFEIFFER und FRIEDBERGER). Ferner gibt SCHWARZ auf Grund von Versuchen am Hühnerei an, daß diese Strahlen imstande sind, albuminoïde Körper im Sinne einer trockenen Destillation zu zersetzen, daß sie das Lutein entfärben, sowie daß sie auf das Lecithin in der Zellsubstanz einwirken. In diesen Einwirkungen findet er die Erklärung der von BECQUEREL selber beobachteten eigenartigen Zellnekrobiose. BECQUEREL trug einst, bloß während ein paar Stunden, ein stark wirksames Radiumpräparat wohlverpackt in seiner Westentasche. Vierzehn Tage später bemerkte er an der Stelle der Bauchhaut, an der sich das Radium befunden hatte, eine Entzündung, die immer größere Dimensionen annahm und schließlich in ein tiefgreifendes Geschwür überging, welches nach Monaten noch nicht geheilt war.

f. Die Reizung durch die Wärme.

Nur in verhältnismäßig wenigen Fällen scheint die Wärme eine direkt erregende Wirkung auf die lebendigen Zellen auszuüben. Bei den höheren Tieren werden eigentlich nur die Endapparate gewisser centripetaler Nervenfasern von der Wärme in Tätigkeit versetzt. Eine um so stärkere Einwirkung übt die Wärme, wie schon oben bemerkt wurde, auf die Erregbarkeit der Elementarorganismen aus. Bei allen Elementarorganismen, welcher Art sie auch sein mögen, finden wir nämlich, daß sämtliche Lebensvorgänge bis zu einer gewissen Grenze (vgl. oben S. 34) mit der Temperatur an Intensität zunehmen, und daß sie bei einer zu niedrigen Temperatur jedenfalls tief herabgedrückt, wenn nicht zum Stillstand gebracht werden.

Es ist indes in einem gegebenen Falle nicht leicht, die erregende Wirkung von der erregbarkeitsteigernden bestimmt zu trennen, und die jetzt erwähnten Erscheinungen werden daher von einigen Autoren zum Teil als Ausdruck einer wirklichen Erregung aufgefaßt. Hier ist auch zu erwähnen, daß sich ein ausgeschnittener Froschmuskel bei Erwärmung im Kochsalzbade von etwa 28° C. an verkürzt.

Als Beispiel der bewegungsrichtenden Wirkung der Wärme auf die Elementarorganismen (Thermotaxis) sei nur das Verhalten der Wimperinfusorie *Paramecium* erwähnt. Wenn das Gefäß, in welchem dieselbe sich befindet, einseitig auf etwa 24—28° C. erwärmt wird, so ziehen sich die Tierchen von da weg nach dem kälteren Ende hin, während sie bei Temperaturen unterhalb dieser Grenze nach dem wärmeren Ende des Gefäßes wandern — also auch hier entgegengesetzte Bewegungen, je nachdem ein Reiz derselben Art stärker oder schwächer ist. Die Bewegung wird natürlich von der Temperaturdifferenz an den beiden Polen des *Parameciums* bewirkt, welche Differenz nur auf etwa 0.01° C. geschätzt werden kann (MENDELSSOHN).

g. Die elektrische Reizung.

Am genauesten studiert, weil am leichtesten zu handhaben und abzustufen, sind die elektrischen Reize. Da ihre Wirkungen vor allem bei den Nerven und Muskeln der Wirbeltiere untersucht sind, werden wir dieselben bei der Darstellung der Physiologie der Nerven und Muskeln eingehender behandeln müssen. Auf die Erfahrungen bei den motorischen Nerven gestützt stellte DU BOIS-REYMOND das Gesetz auf, daß der elektrische Strom nur dann eine Erregung hervorbringt, wenn seine Stärke genügend schnell in positiver oder negativer Richtung verändert wird. Dieses Gesetz wurde später auch auf die direkte Muskelreizung ausgedehnt und vielfach als allgemeines Gesetz der elektrischen Reizung aufgefaßt. Es hat sich indessen gezeigt, daß diese Verallgemeinerung keineswegs berechtigt ist, und daß das Gesetz sogar für die motorischen Nerven nicht streng gültig ist (vgl. Kap. XV).

Bei den Nerven und Muskeln hat man ferner gefunden, daß der elektrische Strom nur an dem einen oder dem anderen Pole reizt, und zwar bei Schließung an der Kathode, und bei Öffnung an der Anode (PFLÜGER). In der ganzen Strecke zwischen den beiden Polen wirkt er nur erregbarkeitverändernd, nicht aber erregend.

Das polare Gesetz der Erregung bedarf, um auf alle erregbaren Gebilde ausgedehnt werden zu können, einer näheren Erörterung. Bei der Infusorie *Paramecium* z. B. soll die Erregung bei Schließung des Stromes an der Anode stattfinden; beim *Actinosphaerium* soll die Erregung bei Schließung an beiden Polen, bei Öffnung an der Kathode ausgelöst werden usw. (KÜHNE, VERWORN).

Bei Reizung mit Öffnungsinduktionsströmen hat man am *Paramecium* und anderen ciliaten Infusorien entsprechende Erscheinungen konstatiert. Normal schlagen bei diesen Tieren die Wimpern von vorn nach hinten; wenn sie aber gereizt werden, so findet ihr Schlag von hinten nach vorn statt. Diese Veränderung beginnt an der Anode. Ebenso fängt die Kontraktion des Protoplasmas, bzw. der in ihm befindlichen kontraktilen Elemente bei der gleichen Reizung an der Anode an (STATKEWITSCH).

Aus diesen Erfahrungen geht also hervor, daß allerdings das Hauptmoment des vorliegenden Gesetzes, d. h. die polare Erregung des reizbaren Gebildes, bei allen untersuchten Organismen zu konstatieren ist; auf der anderen Seite zeigen sie aber, daß die Erregung lange nicht immer von der Kathode ausgeht, wie es bei den Nerven und Muskeln der Fall ist.

Indes ist hier noch vieles ganz dunkel, was angesichts der Kleinheit der Versuchsobjekte ja fast als selbstverständlich erscheint. Auch ist der unmittelbare Vergleich mit den Muskeln nicht immer zutreffend. Wenn z. B. eine Amöbe an dem einen Ende seines Körpers Pseudopodien zurückzieht, an dem anderen ausstreckt, so liegt, wie BIEDERMANN ausführt, durchaus kein zwingender Grund vor, lediglich das erstere mit der Kontraktion und das Ausstrecken mit der Erschlaffung eines Muskels in Parallele zu stellen. Die Auffassung von der Natur der verschiedenen Bewegungen wird also in gewissen Fällen wenigstens einen sehr wesentlichen Einfluß auf die theoretische Deutung der tatsächlich beobachteten Erscheinungen ausüben.

Übrigens spielen auch rein physikalisch-chemische Vorgänge bei den betreffenden Erscheinungen mit hinein. So hat CARLGRÉN in Bezug auf das *Paramecium* nachgewiesen, daß leblose Individuen augenblicklich nach der Schließung eines hinreichend starken konstanten Stromes an der Anode eine Zusammenschrumpfung und an der Kathode

eine Vorwölbung zeigen, welche alle beide die Folge der sogen. kataphorischen Wirkung des konstanten Stromes darstellen, und es ist gar nicht unwahrscheinlich, daß dieselbe auch bei dem lebenden *Paramaecium* einen mehr oder minder bedeutenden Einfluß ausüben könnte.

Endlich sind auch andere Nebenwirkungen des Stromes hierbei in Betracht zu ziehen. Eine solche dürfte z. B. folgende Erscheinung darstellen. Wenn ein *Amblystoma* von einem elektrischen Strom in der Längsrichtung durchsetzt wird, so fangen die Hautdrüsen des Tieres mit einer starken Sekretion an, die indes nur an der Anodenseite erscheint. Dasselbe trifft auch bei isolierten Stücken des Tieres, an welchen das Rückenmark zerstört wurde, ein. Diese Sekretion wird aber, wie LOEB nachgewiesen hat, nicht durch den Strom an sich, sondern durch die von diesem bewirkte Ausscheidung elektropositiver Ionen hervorgerufen. Wenn nämlich das Tier in eine NaCl-Lösung getaucht ist, so werden die elektropositiven Ionen bei ihrer Wanderung nach der Kathode an der Haut des Tieres ausgeschieden und mit dem Hydroxyl des Wassers zu Alkali verbunden. Dieses übt aber, wie direkte Versuche ergeben haben, auf die betreffenden Hautdrüsen eine starke Erregung aus; die hier besprochene Erscheinung wäre also in der Tat nur eine Nebenwirkung des Stromes. Zu bemerken ist noch, daß weder schwache Säuren noch die elektronegativen Ionen einen derartigen Einfluß ausüben.

Wie die übrigen Reize wirken auch die elektrischen bewegungsrichtend ein. Wenn ein Gefäß, in welchem sich Froschlarven oder Fischembryonen befinden, von einem konstanten Strom durchflossen wird, so stellen sich die Tierchen mit ihrer Längsachse in die Richtung der Stromkurven, und zwar gegen den Strom, so daß sie mit dem Kopfe nach der Anode und mit dem Schwanz nach der Kathode gerichtet sind. In dieser Lage verharren sie, solange der Strom geschlossen ist: wird der Strom umgekehrt, so machen die Tiere wie auf Kommando kehrt (HERMANN).

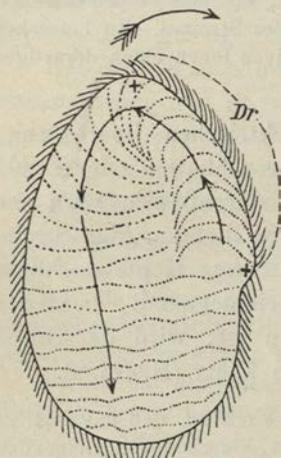
Diese Galvanotaxis wurde von HERMANN in der Weise erklärt, daß das zentrale Nervensystem durch den aufsteigenden Strom dauernd erregt, durch den absteigenden nicht erregt, ja sogar anscheinend gelähmt wird, infolgedessen die Larven, bezw. Embryonen instinktmäßig oder reflektorisch die erregungloseste Lage aufsuchen. Dem gegenüber hat LOEB, auf Versuche an Krebsen und *Amblystomal*arven gestützt, wahrscheinlich gemacht, daß der Strom gleichsinnige Änderungen der Spannung und Energieentwicklung assoziierter Muskelgruppen herbeiführt, wodurch die Bewegung gegen den einen Pol erleichtert, gegen den entgegengesetzten Pol erschwert wird. So überwiegt bei Krebsen auf der Anodenseite die Spannung der Beuger, auf der Kathodenseite die der Strecker über die Spannung ihrer Antagonisten; bei mittelstarken Strömen bewegen sich die Tiere immer nach der Anode; wenn diese am Kopfende des Tieres liegt, geschieht dies durch eine Vorwärtsbewegung; liegt die Anode an dem Schwanzende, so wandert das Tier durch eine Rückwärtsbewegung nach ihr; usw.

Von dem Vorkommen der Galvanotaxis im Tierreich seien noch folgende Beispiele erwähnt. Gewisse Echinodermen zeigen in den jüngsten und ältesten Stadien (als freibewegliche Gastrulen und kriechende, ausgebildete Tiere) keine Galvanotaxis, während sie in den zwischenliegenden Stadien (das freischwimmende *Pluteus*- und *Bipennaria*-stadium) deutlich galvanotaktisch sind, und zwar nach der Kathode wandern (CARLGRÉN, vgl. oben S. 67, betreffend ähnliche Erscheinungen bei der Phototaxis).

Die Mehrzahl der Wimperinfusorien, sowie Amöben, Bakterien usw. sammeln sich, wenn ein elektrischer Strom durch das Gefäß geleitet wird, an der Kathode. Das entgegengesetzte Verhalten zeigen viele Geißelinfusorien und einige Bakterien, indem sie sich nach der Anode bewegen. Die Wimperinfusorie *Spirostomum* stellt sich mit ihrer

Längsachse senkrecht zur Richtung des Stromes ein (VERWORN). Alle diese Verschiedenheiten lassen sich nach WALLENGREN in einer einheitlichen Weise erklären durch die generelle Tatsache, daß bei allen ciliaten Infusorien die an der Kathodenseite liegenden Wimpern nach vorn, die an der Anodenseite liegenden nach hinten schlagen. Seine Beweisführung in ihren Einzelheiten darzustellen, ist allerdings nicht hier möglich, ich will nur an einem konkreten Beispiel zeigen, wie er dieselbe durchführt.

Die *Opalina ranarum* (Fig. 33) kehrt sich bei seinen Bewegungen immer nach einer bestimmten, und zwar der rechten Seite. Dies ist davon abhängig, daß auf dem Teil dieser Seite, der vor der kleinen Einbuchtung gelegen ist, die Wimpern bei einem Reiz, der das vordere Körperende trifft, immer nach vorn („expansorisch“) schlagen und deswegen das Tier nach rechts drehen („Drehungswimpern“). Nun zeigt WALLENGREN erstens, daß die Wimpern auf der Kathodenseite immer expansorisch, die auf der Anodenseite immer kontraktorisch erregt werden, und zweitens, durch eine eingehende Analyse der betreffenden Erscheinungen, daß, solange die Drehungswimpern expansorisch erregt sind, d. h. solange das Vorderende des Tieres nach der Kathode gestellt ist, sich auch die *Opalina* nach rechts drehen muß. Erst in der Stromstellung, wo das Tier den vorderen Körperpol nach der Anode und den hinteren nach der Kathode wendet, hat es eine Gleichgewichtslage hinsichtlich der von den Wimpern der beiden Körperseiten entwickelten motorischen Wirkungen erreicht und kann daher nur in dieser Lage verbleiben und ruhig nach der Anode schwimmen.



Figur 33. *Opalina ranarum* von oben, nach WALLENGREN. Dr, die Drehungswimpern.

Nach WALLENGREN findet im Grunde derselbe Mechanismus auch bei den Formen, welche nach der Kathode schwimmen, sowie sogar bei dem transversal galvanotaktischen Spirostomum (s. oben) statt, indem solche Formen, bei welchen die Drehungswimpern durch Kontraktionsschläge wirken, ebenso gesetzmäßig nach der Kathode geführt werden wie *Opalina* und andere anodisch galvanotaktische Formen nach der Anode.

Durch starke elektrische Ströme werden die Organismen getötet. Über die hierbei bei den höheren Tieren stattfindenden Veränderungen haben besonders PREVOST und BATTELLI ausgedehnte Untersuchungen gemacht, aus welchen folgendes, das sich nur auf den Hund bezieht, hier zu erwähnen ist.

Bei Wechselströmen von geringerer Spannung (bis zu 120 Volt) liegt die Todesursache in den durch den Strom hervorgerufenen fibrillären Kontraktionen der Herzkammern, infolgedessen die Zirkulation definitiv aufgehoben wird (vgl. Kap. VI). Die gleichzeitig auftretenden Störungen von seiten des zentralen Nervensystems, Krämpfe u. dergl., haben nur eine verhältnismäßig geringe Bedeutung. Die Respiration stellt sich nach einem vorübergehenden Stillstand wieder her und kann sogar zwei bis drei Minuten nach dem Auftreten der fibrillären Herzkontraktionen fort dauern.

Bei Wechselströmen hoher Spannung (mehr als 1200 Volt) tritt dagegen der Tod durch Lähmung der Respiration ein, während die Herzkammern schnell und kräftig weiterarbeiten und die Vorhöfe in der Diastole stillstehen. Ja, man kann sogar einem von fibrillären Zuckungen angegriffenen Herzen, welches sonst nicht zu normaler Schlagfolge gebracht werden kann, durch Applikation von Strömen hoher Spannung die frühere Leistungsfähigkeit wieder erteilen.

Starke Induktionsströme (Ruhmkorff, 45 cm Funkenlänge, 20 Unterbrechungen in der Sekunde, der primäre Strom 25 Volt) können ohne Gefahr für das Tier $1\frac{1}{2}$ Minuten

lang vom Mund zum Rectum geleitet werden. Bei $2\frac{1}{2}$ Minuten Stromdauer stirbt es infolge des durch die Krämpfe bewirkten Atemstillstandes; wenn künstliche Atmung unterhalten wird, kann das Tier die Ströme bis 10 Minuten lang vertragen.

Übrigens ist zu bemerken, daß die Wirkungen des elektrischen Stromes nicht allein von seiner Spannung, sondern auch von der Dauer und dem Orte der Applikation, sowie von dem mehr oder weniger guten Kontakt zwischen den Elektroden und dem Körper abhängig sind. Auch übt die Tierart einen nicht unwesentlichen Einfluß aus: am empfindlichsten scheint der Hund zu sein; weniger empfindlich ist das Pferd; noch weniger empfindlich das Meerschweinchen, das Kaninchen und die Maus.

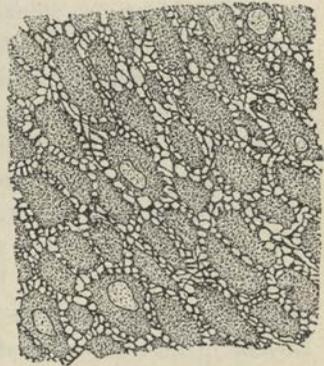
Über die Tesla-Ströme sei nur kurz erwähnt, daß sie trotz ihrer Stärke und ihrer hohen Spannung ohne jede Gefahr durch den lebenden Menschen- oder Tierkörper geleitet werden können. Durch zwei Personen, die mit der einen Hand je einen Pol und mit der anderen die resp. Drähte einer Glühlampe anfassen, kann man einen so starken Strom leiten, daß die Lampe hell leuchtet. Und dabei verspüren die Versuchspersonen keinerlei Unbehagen, gar keine Muskelzuckungen, sondern höchstens nur ein gelindes Gefühl von Wärme.

h. Kosmische Einflüsse.

Daß kosmische Einflüsse auf die Organismen eine nicht verkennbare Wirkung ausüben, ist durch eine alte und allgemeine Erfahrung vollkommen sicher konstatiert; um uns von dieser Wirkung zu überzeugen, brauchen wir nur an die unter verschiedenen Witterungsverhältnissen bei Gichtikern und Rheumatikern auftretenden Schmerzen zu erinnern. Welcher Art aber die hierbei tätigen Agentien eigentlich sind, darüber wissen wir vorläufig nur sehr wenig. In der letzten Zeit hat ARRHENIUS verschiedene physiologische Vorgänge, vor allem die Menstruation, mit den Variationen der Lufterktrizität und den dadurch hervorgerufenen chemischen Veränderungen der Luft in Zusammenhang bringen wollen. Indes scheinen die bisher vorliegenden Erfahrungen über diesen Gegenstand noch zu wenig umfangreich zu sein, um eine nähere Darstellung dieser Betrachtungen hier zu motivieren.

i. Die Erregungsleitung.

Außer diesen künstlichen Reizen, welche die Elementarorganismen erregen oder ihre Erregbarkeit erhöhen können, kommt noch bei den Metazoen eine Reizart vor, die dem Körper an sich angehört, nämlich wenn eine Zelle eine andere in Erregung versetzt. Hier kommen vor allem die Nerven in Betracht; sie übertragen ihre Erregung auf die Endorgane, die Muskelzellen, Drüsenzellen usw., oder werden auch selber von anderen Zellen erregt, wie z. B. die sensiblen Nervenfasern von ihren peripheren Endorganen aus erregt werden, oder eine Nervenzelle unter Vermittlung ihrer Ausläufer eine andere Nervenzelle in Tätigkeit versetzt. Hierher gehört ferner der Fall, wenn die Erregung von einer glatten Muskelzelle auf die benachbarte übergeht usw., was aller Wahrscheinlichkeit nach



Figur 34. Querschnitt der Muscularis des Darmes der Katze, nach Boheman.

durch die bei diesen, sowie auch bei anderen Zellenarten nachgewiesenen protoplasmatischen Verbindungen (Interzellulärbrücken) vermittelt wird (vgl. Fig. 34). Diese Art der Reizung stellt einen der wichtigsten Mechanismen dar, durch welche die verschiedenen Teile der Metazoen zum einheitlichen Zusammenwirken gebracht werden.

Auch in der einzelnen Zelle findet eine Reizübertragung von dem einen Querschnitt zum anderen statt. Das deutlichste Beispiel davon haben wir wieder bei den Nerven, welche ja nichts anderes als lange Ausläufer der Nervenzellen sind und die ihnen zugeführte Reizung gerade dadurch, daß der eine Querschnitt den folgenden reizt, durch ihre ganze Länge fortpflanzen. Demselben Modus der Reizübertragung begegnen wir überall, wo eine Zelle an einem bestimmten Punkt gereizt wird und die Erregung sich auf den ganzen Zellkörper erstreckt.

k. Durch die Reizung hervorgerufene assimilatorische Vorgänge.

Unsere Kenntnisse von den durch verschiedene Reize hervorgerufenen assimilatorischen Vorgängen sind noch sehr mangelhaft.

Was nun die uns in erster Linie interessierende Frage betrifft, welchen Einfluß die Reize auf die Bildung von lebendiger Substanz ausüben, so lehrt uns die Erfahrung, daß sich Bakterien und Infusorien durch Steigerung der Nahrungszufuhr in hohem Grade vermehren; daß die Sonnenstrahlen den Anstoß zur Bildung des grünen Farbstoffes geben, wie daraus hervorgeht, daß aus Pflanzensamen, die im Dunkeln keimen, sich ein weißes oder weißliches Pflänzchen entwickelt, das erst ergrünt, wenn es dem Lichte ausgesetzt wird. Da die Chlorophyllkörper als aus lebendiger Substanz bestehend aufzufassen sind, haben wir im letzteren Beispiel einen Fall, wo ein äußerer Reiz in der Tat die Bildung von lebendiger Substanz hervorbringt. Was das erste Beispiel dagegen betrifft, so könnte man ja sagen, daß die reichliche Nahrungszufuhr den Anstoß zu einer stärkeren Bildung von lebendiger Substanz gegeben hat. Der Versuch ist aber nicht eindeutig, denn es könnte auch der Fall sein, daß der Trieb zur Vermehrung bei den betreffenden Organismen bei sparsamer Nahrung ebenso groß als bei einer reichlichen wäre, aber bei Mangel an Nahrungsstoffen sich nicht manifestieren könnte. Die Bedeutung der inneren Wachstumsenergie geht aus den Erfahrungen über den Stoffansatz bei jugendlichen Individuen ganz unverkennbar hervor.

Mit größerer Berechtigung könnte man die bei reichlicher Zufuhr von Eiweiß bei erwachsenen Tieren stattfindende Zunahme an lebendiger Substanz hierher rechnen. Die Erfahrung zeigt nämlich, daß die Elementarorganismen der höheren Tiere wenigstens das in der Nahrung zugeführte Eiweiß in einem sehr großen Umfang zerstören, unter gewissen Bedingungen (nicht zu hohem Alter, großem Überschuß an potentieller Energie in der Kost) aber etwas davon zum Ansatz bringen. Hier scheint in der Tat die

reichliche Zufuhr die Elementarorganismen in irgend einer Weise dazu bringen zu können, daß sie das tote Nahrungseiweiß in lebendiges Protoplasma verwandeln, trotzdem ihr innerer Trieb sich vor allem in der Richtung entfaltet, das Eiweiß zu zersetzen.

Wenn dies richtig ist — und die Frage dürfte zur Zeit kaum als erledigt aufgefaßt werden können — so wäre dieser Ansatz die Folge irgend einer vom Eiweißüberschuß bewirkten chemischen Reizung. Eine besondere Art chemischer Reizung dürfte auch die eigentliche Ursache der einzigen, stärker hervortretenden Möglichkeit zur Vermehrung der lebendigen Substanz sein, die uns bei erwachsenen höheren Tieren bekannt ist, nämlich die Arbeit. Ein erwachsener Mensch mag noch so viel essen, seine Kost mag noch so zweckentsprechend zusammengesetzt sein — es kommt dennoch nicht zu stärkerem Ansatz von Muskelsubstanz, wenn er mit den Muskeln keine genügende Arbeit ausführt. Dagegen nimmt der arbeitende Muskel sowohl an Kraft als an Volumen zu — die Arbeit hat eine Vermehrung seiner lebendigen Substanz hervorgerufen. Da nun jede natürliche Muskelbewegung durch die motorischen Nerven ausgelöst wird, und da ferner die Erfahrung zeigt, wie ein nicht arbeitender Muskel immer mehr an Umfang abnimmt und ein wegen Durchschneidung seines Nerven erlahmter Muskel binnen einer verhältnismäßig kurzen Zeit der Atrophie und Degeneration anheimfällt, so folgt, daß vom zentralen Nervensysteme aus durch die motorischen Nerven irgend welcher nutriierender, trophischer Einfluß auf den Muskel ausgeübt werden muß. Welcher Natur dieser Einfluß ist, darüber können wir allerdings nichts Bestimmtes sagen. Da aber die im Körper selbst sich entwickelnden Reize im allgemeinen eine Art chemischer Reize sind, ist es wohl erlaubt zu schließen, daß auch die durch die Nerven vermittelte trophische Wirkung eine chemische Reizung darstellt.

Andere Erfahrungen, welche wir im folgenden teilweise näher besprechen werden, zeigen, daß auch auf andere Organe ein gleichartiger Einfluß von den zugehörigen Nerven ausgeübt wird. Wird der cerebrale Absonderungsnerv der Unterkieferdrüse durchschnitten, so atrophiert die Drüse. Dieser Nerv hat also für den Unterhalt des betreffenden Körperteiles eine sehr große Bedeutung, obgleich aus den vorliegenden Beobachtungen nicht mit Bestimmtheit hervorgeht, daß er auch an der Neubildung lebendiger Substanz mitbeteiligt ist.

Über die Neubildung von Zellen und Geweben liegen noch sehr zahlreiche Angaben vor, aus denen sich folgern läßt, daß die verschiedensten Reizwirkungen eine wesentliche Modifikation der Neubildungsprozesse bewirken können.

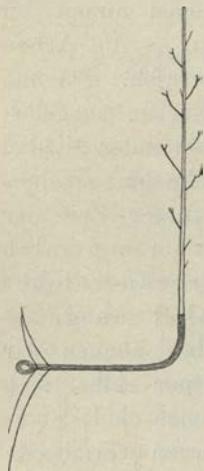
Hierher gehören die Einwirkungen der Schwerkraft (Geotropismus) und anderer mechanischer Einflüsse (Rheotropismus, bzw. Thigmotropismus), des Lichtes (Heliotropismus) und des Galvanismus (Galvanotropismus) auf die Orientierung der Pflanzen und verschiedener fest-

sitzender Tiere.¹⁾ Die durch diese Agentien hervorgerufenen Erscheinungen können nur dadurch zustande kommen, daß die Neubildung unter dem Einfluß des konstant wirkenden Reizes in einer genau bestimmten Weise erfolgt.

Als Beispiele dieser Erscheinungen seien folgende hier kurz erwähnt.

Die Stengel und Stämme der Pflanzen wachsen vom Erdmittelpunkt weg (negativer Geotropismus), die Wurzeln dagegen dem Erdmittelpunkt zu (positiver Geotropismus). — Wenn keimende Samen auf in vertikaler Ebene schnell rotierende Räder gebracht und also der Einwirkung der Schwerkraft entzogen werden, so wachsen sie so, daß die fast aufrecht wachsenden Stengel sämtlich nach dem Mittelpunkt des Rades sich hinrichten, die Wurzeln aber sich von diesem abwenden, d. h. die Stengel wachsen auch jetzt in der Richtung des geringsten, die Wurzel in derjenigen des größten Druckes (KNIGHT).

Der Hydroidpolyp *Antennularia antennina* besteht aus einem ca. 1—2 mm dicken, oft mehr als 20 cm langen Hauptstamm, der sich meist kerzengerade aus einem Gewirr sehr dünner, filzartig verschlungener Wurzelfasern erhebt. Bringt man nun eine *Antennularia*, deren Stamm im Wachstum begriffen ist, in eine von der vertikalen abweichende Lage, so krümmt sich die neu hinzuwachsende Spitze so lange, bis sie wieder vertikal steht, und wächst dann nach oben weiter. Die Wurzel dagegen wächst vertikal abwärts, aber nicht so scharf geradlinig wie der Stamm (vgl. Fig. 35).



Figur 35. Geotropische Aufwärtskrümmung eines horizontal gestellten wachsenden Sprosses von *Antennularia antennina*, nach Loeb.

Rheotropismus. Keimlinge von Mais und anderen Pflanzen, welche mit den Wurzeln in einer Wanne mit fließendem Wasser zur Entwicklung kommen, wachsen mit den Wurzeln der Wasseroberfläche parallel und gegen den Strom.

Der Hydroidpolyp *Eudendrium* krümmt sich in seinem Wachstum gegen den Strom (LOEB).

Thigmotropismus. Zahlreiche Pflanzen umklammern bei ihrem Wachstum die aufrechten Stengel und Stämme anderer Pflanzen und steigen so in die Höhe.

Heliotropismus. Die im Wachstum begriffenen Teile einer Pflanze wenden sich immer und immer wieder dem Lichte zu, ja bei manchen Pflanzen kann man sogar beobachten, wie sie an einem sonnigen Tage den ganzen Lauf der Sonne durch zweckentsprechende Krümmungen begleiten. Diese Wirkung wird vorwiegend durch die stärker brechbaren Strahlen des Spektrums hervorgerufen.

Galvanotropismus. Bei längerer Durchströmung eines konstanten Stromes krümmen sich die Wurzelspitzen nach der Kathode.

Selbst bei den höchsten Tieren begegnen wir umfangreichen Neubildungsprozessen, welche zum Teil wenigstens durch eine Art von chemischer Reizung hervorgerufen werden. So tritt eine bedeutende Neubildung von Lebergewebe ein, wenn ein großer Teil der Leber entfernt wird

¹⁾ Mit HERBST benutze ich für die durch äußere Reize bewirkten Ortsveränderungen freibeweglicher Organismen die Bezeichnungen Geotaxis, Galvanotaxis usw., und für die durch äußere Reize bewirkten Wachstumsveränderungen die Bezeichnungen Geotropismus, Galvanotropismus usw. Jene Erscheinungen sind rein dissimilatorisch, diese wesentlich assimilatorisch.

(PONFICK, PODWYSSOZKI). Nach Exstirpation der einen Niere nimmt die zurückgebliebene Niere durch Neubildung von Nierengewebe an Volumen erheblich zu usw. Auch zahlreiche Erfahrungen der Pathologen über krankhafte Neubildungen gehören hierher.

Bei den Säugetieren ist indes das Regenerationsvermögen im Verhältnis zu demjenigen, dem wir bei den niederen Wirbeltieren und vor allem bei gewissen Wirbellosen sowie bei den Pflanzen begegnen, verhältnismäßig gering, indem bei jenen der Trieb zur Neubildung sich eigentlich nur auf gewisse Gewebe beschränkt, während bei diesen ganze Organe wieder neugebildet werden können.

Es würde aber viel zu viel Raum erfordern, die Faktoren der organischen Entwicklung, soweit sie uns bis jetzt bekannt sind, in dem gebührenden Umfange darzulegen; ich muß mich daher damit begnügen, auf die unten angeführten Arbeiten hinzuweisen, in welchen die betreffenden Fragen, deren Bedeutung für die Kenntnis der Lebensvorgänge immer größer wird, eine eingehende Behandlung gefunden haben.

Der Trieb zu Synthesen von nicht lebendigen Substanzen scheint gewissermaßen durch eine reichliche Kost verstärkt werden zu können. Die Pflanzen zeigen in einer an Kohlensäure reichen Atmosphäre unter sonst gleichen Umständen eine umfangreichere Stärkebildung; bei reichlicher Zufuhr von Kohlehydraten bilden die tierischen Zellen daraus Fett, das in den Fettzellen aufgespeichert wird. Auch führen die tierischen Zellen bei Zufuhr von den verschiedensten Substanzen eine Menge anderer Synthesen aus. Die Anregung zu diesen Prozessen dürfte wohl in einer von den betreffenden Substanzen bewirkten chemischen Reizung zu suchen sein. Das Nähere entzieht sich aber zur Zeit unserer Kenntnis.

1. Lähmung und Ermüdung.

Einer wirklichen Lähmung begegnen wir, wenn ein dissimilatorisch wirkender Reiz über eine gewisse Stärke hinaus vermehrt wird. Dies gilt von allen Reizarten und für alle Arten von Elementarorganismen, insofern sie überhaupt von dem betreffenden Reiz in Tätigkeit versetzt werden können. Bei nicht zu großer Reizstärke und wenn der Reiz nicht zu lange einwirkt, kann nach Aufheben des Reizes eine *Restitutio ad integrum* stattfinden. Wenn aber der Reiz zu stark ist oder zu lange anhält, so wirkt er tödend auf das Protoplasma.

Gewisse chemische Stoffe, die sogen. Narkotica, zu welchen z. B. Alkohol, Äther, Chloroform, Morphin, Cocaïn, Paraldehyd usw. gehören, zeichnen sich besonders durch ihre, schon bei kleinen Dosen hervortretende lähmende Einwirkung aus. Nach einem kurzen Erregungsstadium stellt das ihnen ausgesetzte Protoplasma in größerem oder geringerem Grade seine Lebenstätigkeit ein; bei geringen Dosen und kurzer Dauer der Einwirkung geht diese Lähmung wieder vorüber, während bei großen Dosen oder langer Dauer die Lähmung in den Tod übergeht.

Als eine besondere Art von Lähmung kann die Ermüdung aufgefaßt werden. Bei allen lebendigen Wesen, obgleich bei verschiedenen Gattungen und Individuen in einem verschiedenen Grade, kommt nach einer genügend intensiven dissimilatorischen Tätigkeit eine Abnahme der Leistungsfähigkeit zum Vorschein, indem dieselbe Reizstärke nunmehr eine viel schwächere Wirkung als sonst hervorbringt. Wenn die Reizung genügend lange fortgesetzt wird, so kann die Erregbarkeit gänzlich aufgehoben werden. Man faßt alle diese Erscheinungen, welche sich beim Menschen am deutlichsten nach einer angestregten Muskelarbeit kenntlich machen, als Ermüdungserscheinungen zusammen.

Nun hat man nachgewiesen, daß die Ermüdung, zum großen Teil wenigstens, durch die beim Stoffwechsel gebildeten Produkte bedingt ist (J. RANKE), wie z. B. daraus hervorgeht, daß, wenn man einem gar nicht ermüdeten Hunde das Blut eines sehr angestregten Hundes in eine Vene einspritzt, jener sogleich ganz deutliche Ermüdungszeichen darbietet.

Wenn dem ermüdeten Organe eine Zeit lang Ruhe gegönnt wird, so tritt eine merkwürdige Erscheinung ein: das Organ hat sich erholt, d. h. seine frühere Leistungsfähigkeit wieder erhalten. Bei frei lebenden einzelligen Organismen ist dies nicht schwer zu erklären: dieselben geben die Zersetzungsprodukte dem umgebenden Medium ganz einfach ab. Auch die Deutung der Erholung bei den höheren Tieren bietet keine größeren Schwierigkeiten dar, denn die Ermüdungsstoffe werden durch den Kreislauf und die Lymphbewegung vom Organ weggeführt, und zu gleicher Zeit stellt das Blut ihm neues Nahrungsmaterial zur Verfügung. Man beobachtet aber auch bei den aus dem Körper ausgeschnittenen Organen der Kaltblüter ganz dieselbe Erscheinung. Ein Froschmuskel, der durch wiederholte Reizungen dazu gebracht ist, daß er sich gar nicht mehr kontrahiert, erholt sich und wird wieder leistungsfähig, trotzdem daß hier kein Kreislauf die Zersetzungsprodukte wegführt. Hieraus folgt, daß die Erholung nicht ausschließlich durch das Wegspülen der Ermüdungsstoffe bedingt ist, sondern daß hierbei auch andere Momente in Betracht zu ziehen sind, welche wir aber zur Zeit nicht näher kennen.

Unter den Einwirkungen, welche Lähmungserscheinungen hervorrufen, seien noch die folgenden erwähnt. Wenn Bakterien dauernd regelmäßigen Erschütterungen in ihren Kulturen ausgesetzt werden, wird ihre Vermehrung, d. h. ihr Wachstum gehemmt; unter Umständen werden sie sogar getötet. — Der elektrische Strom übt an seiner Anode eine Hemmungswirkung aus, die gewissermaßen als eine Lähmungserscheinung aufgefaßt werden kann.

§ 4. Der Tod.

Wir haben gesehen, daß die verschiedensten äußeren Eingriffe bei genügend großer Intensität und genügend langer Dauer das Leben auf-

heben und den Tod hervorrufen können. Auch Veränderungen, welche ohne derartige äußere Einwirkungen bei den Elementarorganismen auftreten, können ihre Leistungsfähigkeit herabsetzen. Diese Veränderungen entstehen allmählich im Laufe des Lebens, bei einigen lebendigen Wesen schneller, bei anderen langsamer, sind aber unvermeidlich. Man nennt dieselben Altersveränderungen. Wenn sie genügend weit fortgeschritten sind, tritt der Tod aus Altersschwäche ein. Diese Todesart ist indessen beim Menschen wenigstens als eine sehr seltene zu betrachten; der Körper ist vielen äußeren Schädlichkeiten aller Art ausgesetzt, und nur in den seltensten Ausnahmefällen kommt es vor, daß er nicht diesen unterliegt. Aber auch hier spielen die Altersveränderungen eine sehr bedeutende Rolle, denn durch dieselben wird die Widerstandskraft des Organismus gegen die betreffenden Schädlichkeiten immer mehr herabgesetzt.

Die mikroskopischen Veränderungen, welche bei dem Zugrundegehen der lebendigen Substanz in derselben eintreten, können hier nicht besprochen werden.

Nach dem Tode wird der Körper teils durch Autolyse der Organe (vgl. S. 44), teils durch Verwesungs- und Fäulnisprozesse, welche von niedersten Organismen hervorgerufen werden, innerhalb einer in der Regel kurzen Zeit zersetzt. Der Kohlenstoff und der Wasserstoff des Körpers gehen als Kohlensäure und Wasserdampf in die Atmosphäre über. Der Stickstoff und der Schwefel werden nach einer Reihe unter dem Einfluß von Bakterien stattfindender Umsetzungen mit Metallen zu salpetersauren, bezw. schwefelsauren Salzen verwandelt, welche Salze ebenso wie ein Teil des Wassers vom Boden aufgesogen werden. Diese Substanzen, Kohlensäure, Wasser, die salpetersauren und schwefelsauren Salze, stellen die normalen Nahrungsmittel der grünen Pflanzen dar, sie werden von denselben aufgenommen und durch die in der Pflanze stattfindenden synthetischen Prozesse wieder in Stärke, Fett und Eiweiß verwandelt. So können sie wiederum den Tieren als Nahrung dienen, und so machen die organischen Elemente zwischen Pflanzen und Tieren einen Kreislauf, der allein dadurch unterbrochen ist, daß die in den Pflanzen stattfindende Synthese nur unter Mitwirkung der Sonnenstrahlen geschehen kann. Die gesamte, lebendige Welt stellt also ein zusammenhängendes Ganzes dar, in welchem jedes lebendige Wesen als Gelenk des Ganzen seine besondere Aufgabe erfüllt.

Literatur. W. BIEDERMANN, *Elektrophysiologie*. Jena 1895. — O. HERTWIG, *Die Zelle und die Gewebe*, I—II. Jena 1892—1898. — C. OPPENHEIMER, *Die Fermente und ihre Wirkungen*. 2. Auflage. Leipzig 1903. — W. PFEFFER, *Pflanzenphysiologie*, I—II. Leipzig 1897—1904. — F. SCHENCK, *Physiologische Charakteristik der Zelle*. Würzburg 1899. — E. STRASSBURGER, F. NOLL, H. SCHENK, A. F. W. SCHIMPER, *Lehrbuch der Botanik*. 5. Auflage. Jena 1902. — M. VERWORN, *Allgemeine Physiologie*, 4. Auflage. Jena 1903.

DRITTES KAPITEL.

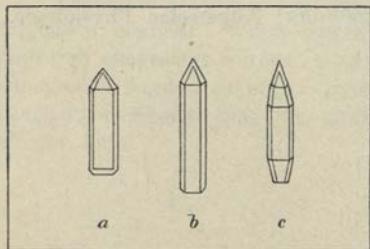
Die chemischen Bestandteile des Körpers.

Über die chemische Beschaffenheit des lebendigen Protoplasmas wissen wir, wie schon bemerkt, vorläufig gar nichts. Aus dem toten Körper können wir aber eine Menge, dem lebendigen Protoplasma entstammender Substanzen isolieren, unter welchen die einfachen und die zusammengesetzten Eiweißstoffe die wichtigsten sind. Ferner kommen als nicht lebendige Einschlüsse in den Zellen, sowie als Absonderungsprodukte oder als Produkte der assimilatorischen Tätigkeit der Zellen viele Substanzen vor, welche teils den Eiweißstoffen nahe verwandt sind, teils auch eine ganz andere chemische Konstitution besitzen. Hierher gehören die leimbildenden Substanzen, die Fette, die Kohlehydrate, die Enzyme, die Produkte der „inneren Sekretion“ (vgl. Kap. X), usw. Endlich findet man im Körper selbst, sowie in seinen Sekreten und Ausscheidungen zahlreiche Substanzen, welche der dissimilatorischen Tätigkeit des Körpers ihr Entstehen verdanken. Diese letzteren Substanzen sowie die Enzyme und die Produkte der inneren Sekretion werden wir später im Zusammenhang mit den betreffenden Vorgängen erörtern und hier nur die Produkte der assimilatorischen Tätigkeit der Zellen, sowie die ersten uns bis jetzt bekannten Zersetzungsprodukte des Protoplasmas behandeln.

§ 1. Die N-haltigen Substanzen.

a. Die einfachen Eiweißkörper.

Die Eiweißkörper sind, so rein wie sie zu erhalten sind, hochmolekulare, kolloidale, wenig oder gar nicht diffusible, linksdrehende, geruch- und geschmacklose, in der Regel amorphe Körper, welche in trockenem Zustande entweder ein weißes oder gelbliches Pulver oder gelbliche, harte, in dünnen Schichten durchsichtige Scheiben darstellen. Aus Pflanzensamen sowie aus dem Albumin des Eies (HOFMEISTER), dem Molkenalbumin (WICHMANN) und dem Serumalbumin (GÜRBER) hat man krystallisiertes Eiweiß erhalten (s. Fig. 36).



Figur 36. Krystalle aus Serumalbumin, nach Wichmann.

Hinsichtlich ihrer Löslichkeit zeigen die Eiweißkörper sehr große Verschiedenheiten:

einige sind in Wasser, andere in Lösungen von Neutralsalzen oder in schwach alkalischen oder schwach sauren Flüssigkeiten löslich, und endlich finden sich Eiweißstoffe, die gar nicht löslich sind.

Diese letzteren können allerdings zum Teil wenigstens durch starke Säuren oder Basen gelöst werden, dabei erleiden sie aber eine Umwandlung, und statt der ursprünglichen Eiweißstoffe sind nun andere, denaturierte Eiweißkörper entstanden.

Eiweißkörper, welche durch die oben genannten indifferenten Lösungsmittel gelöst werden, lassen sich mit großer Wahrscheinlichkeit unverändert aus den Geweben und Flüssigkeiten des Körpers isolieren und werden daher als native Eiweißkörper bezeichnet.

Die verschiedene Löslichkeit dieser Substanzen hängt mit ihrem verschiedenen Verhalten zu Säuren und Basen nahe zusammen. Mit beiden reagieren die Eiweißkörper unter Bildung von Salzen und besitzen also selber den Charakter von Säuren und Basen. Der saure und der basische Charakter ist indessen nicht bei allen Eiweißkörpern gleichmäßig entwickelt. Eiweißkörper, bei denen dies wenigstens annäherungsweise der Fall ist, haben eine neutrale Reaktion und sind in Wasser und Lösungen von Neutralsalzen löslich. Bei anderen Eiweißkörpern tritt der saure Charakter in den Vordergrund, sie reagieren also als schwache Säuren; sie sind in neutralen Flüssigkeiten unlöslich, werden aber in schwachen alkalischen Lösungen gelöst und durch schwache Säuren aus diesen gefällt. Wieder andere Eiweißkörper treten als schwache Basen auf, sind in schwachen Säuren löslich und werden durch schwache Basen gefällt.

Aus ihren Lösungen werden die Eiweißkörper durch verschiedene Reagentien gefällt; diese Fällungsreaktionen sind zu großem Teil auf den doppelten Charakter der Eiweißkörper als Säuren und Basen zurückzuführen. Als Säuren bilden sie mit den Salzen der Schwermetalle Niederschläge von unlöslichen Eiweiß-Metallsalzen. Als Basen bilden sie mit zahlreichen schwachen Säuren, wie Gerbsäure, Phosphorwolframsäure, Ferrocyanwasserstoffsäure (sogen. Alkaloïdreagentien) unlösliche Salze. Aus diesen Niederschlägen können die Eiweißkörper nicht unverändert regeneriert werden: sie sind bei diesen Reaktionen denaturiert worden.

Unter Denaturierung werden die Eiweißkörper noch von starken Mineralsäuren (die HELLERSche Probe mit HNO_3) und von Alkohol gefällt. Endlich werden sie auch durch Erhitzung ihrer Lösungen denaturiert. Bei schwach saurer Reaktion und in Gegenwart von Neutralsalzen fällt der Eiweißkörper dabei vollständig aus und wird in geronnenes oder koaguliertes Eiweiß verwandelt. Findet die Erhitzung bei neutraler, alkalischer oder stärker saurer Reaktion statt, so ist die Gerinnung mehr oder minder unvollständig, der gelöste Eiweißkörper aber nichtsdestoweniger denaturiert.

Ohne Denaturierung werden die Eiweißkörper nur durch Neutralsalze gefällt. Wird eine Eiweißlösung mit einer konzentrierten Lösung gewisser Neutralsalze der Alkalien oder Erdmetalle — vor allem Ammonium-

Magnesium- oder Natriumsulfat — oder mit diesen Salzen in Substanz versetzt, so scheidet sich der Eiweißkörper aus der Lösung unverändert ab, er wird ausgesalzen. Bei verschiedenen Eiweißkörpern ist die zur Ausfällung nötige Konzentration des Neutralsalzes verschieden, und wir haben daher hier eine Methode, um verschiedene in einer und derselben Lösung befindliche Eiweißkörper voneinander zu trennen.

Als charakteristische Bestandteile enthalten die einfachen Eiweißkörper die Elemente C, N, S, H und O; eine Verbindung, in welche kein Schwefel eingeht, dürfte also nicht als echter Eiweißkörper bezeichnet werden können.

Die prozentige Zusammensetzung der Eiweißkörper, welche nur aus diesen fünf Elementen bestehen, variiert innerhalb ziemlich enger Grenzen und ist etwa:

C	50.6—55.0	Proz.	im Mittel	52	Proz.
H	6.5—7.7	"	"	7	"
N	15.0—18.5	"	"	16	"
S	0.3—2.2	"	"	2	"
O	20.5—23.5	"	"	23	"

Beim Verbrennen des Eiweißes bleiben noch verschiedene mineralische Bestandteile als Asche zurück, welche, wie es scheint, nicht ohne Änderung der Zusammensetzung des Eiweißes von ihm vollständig entfernt werden können. Alle Analysen des Eiweißes werden indessen auf aschefreie Substanz berechnet.

Um die Konstitution der Eiweißkörper kennen zu lernen, hat man dieselben durch verschiedene Einwirkungen, vor allem durch hydrolytische Spaltung, zerlegt und die dabei entstandenen Produkte qualitativ und quantitativ festzustellen versucht. Dabei hat es sich gezeigt, daß gewisse Atomgruppen bei allen Eiweißstoffen nachzuweisen sind, während andere nur bei einigen vorkommen und daher das Eiweiß an sich nicht charakterisieren. Als einfache Eiweißkörper wären demnach solche Verbindungen zu bezeichnen, welche die geringste Anzahl verschiedener Atomgruppen enthalten und dabei alle die allgemeinen Eiweißreaktionen darbieten. Durch Anfügung neuer Atomgruppen zum Molekül der einfachen Eiweißkörper entstehen die zusammengesetzten Eiweißkörper (vgl. sub b).

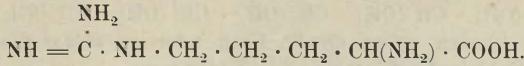
Die bis jetzt bekannten Eiweißkörper kennzeichnenden Atomgruppen sind hauptsächlich nach der Zusammenstellung von HOFMEISTER folgende.

1. Der Guanidinrest — $\text{CNH} \cdot \text{NH}_2$.

2. Einbasische α -Monoaminosäuren der Reihe $\text{C}_n \text{H}_{2n+1} \text{NO}_2$, und zwar die Aminoessigsäure (Glykokoll, $\text{CH}_2(\text{NH}_2) \cdot \text{COOH}$), die Aminopropionsäure (Alanin, $\text{CH}_3 \cdot \text{CH}(\text{NH}_2) \cdot \text{COOH}$), die Aminobuttersäure ($\text{CH}_3 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}(\text{NH}_2) \cdot \text{COOH}$), die Aminovaleriansäure ($\text{CH}_3 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}(\text{NH}_2) \cdot \text{COOH}$), die Aminokaprinsäure, Isobutylaminoessigsäure (Leucin, $(\text{CH}_3)_2 \cdot \text{CH} \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}(\text{NH}_2) \cdot \text{COOH}$). Von diesen kommen Leucin, Glykokoll und Alanin am reichlichsten, die Aminovaleriansäure und Aminobuttersäure seltener vor; bei verschiedenen Eiweißkörpern werden einzelne dieser Verbindungen vermißt.

3. Einbasische α - ω -Diaminosäuren der Reihe $\text{C}_n \text{H}_{2n+2} \text{N}_2 \text{O}_2$: die α - δ -Diaminovaleriansäure ($\text{CH}_2(\text{NH}_2) \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}(\text{NH}_2) \cdot \text{COOH}$) und die α - ϵ -Diaminokaprinsäure

(Lysin, $\text{CH}_2(\text{NH}_2) \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}(\text{NH}_2) \cdot \text{COOH}$). Erstere ist stets mit dem Guanidinrest vereinigt; die Verbindung wird als Arginin bezeichnet:



Arginin und Lysin kommen in verschiedener gegenseitiger Menge bei allen Eiweißkörpern vor (DRECHSEL, HEDIN, KOSSEL), doch kann das eine, wie Lysin bei Zein, gänzlich vermisst werden. Besonders reichlich finden sie sich in den aus Fischsperma zuerst von MEISSNER dargestellten Protaminen, welche von KOSSEL als einfachste Eiweißkörper bezeichnet werden — was indes wohl nicht statthaft ist, da die Protamine keinen Schwefel enthalten.¹⁾ In folgender Tabelle wird angegeben, ein wie großer Teil des Gesamtstickstoffes von einigen einfachen Eiweißkörpern in diesen beiden Verbindungen enthalten ist.

	Vom Gesamtstickstoff sind prozentig vorhanden in	
	Arginin	Lysin
Protamin aus Lachssperma	87.8	0.0
Protamin aus Heringssperma	83.5	0.0
Protamin aus Cyklopterussperma	67.7	0.0
Thymushiston	25.2	8.0
Deuteroalbumose aus Fibrin	14.8	8.6
Heteroalbumose aus Fibrin	10.9	4.6
Protalbumose aus Syntonin	9.3	3.8
Zein aus Mais	3.8	0.0
Edestin aus Hanfsamen	25.0	1.8

4. Eine einbasische β -Oxy- α -Monoaminosäure, die β -Oxy- α -Aminopropionsäure (Serin, $\text{CH}_2(\text{OH}) \cdot \text{CH}(\text{NH}_2) \cdot \text{COOH}$), ist bis jetzt im Serumalbumin, Globin und Edestin nachgewiesen worden und kommt wahrscheinlich auch in den übrigen einfachen Eiweißkörpern vor, wie sie im Kasein und im Fibroin der Seide nachgewiesen wurde (FISCHER).

5. Eine einbasische β -Thio- α -Monoaminosäure, die dem Serin entsprechende β -Thio- α -Monoaminopropionsäure ($\text{CH}_2(\text{SH}) \cdot \text{CH}(\text{NH}_2) \cdot \text{COOH}$), welche wahrscheinlich als das Disulfid (Cystin, $\text{COOH} \cdot \text{CH}(\text{NH}_2) \cdot \text{CH}_2 - \text{S} - \text{S} - \text{CH}_2 \cdot \text{CH}(\text{NH}_2) \cdot \text{COOH}$) in die Eiweißkörper eingeht (K. A. H. MÖRNER, EMBDEN). Unter Hinweis auf die Tatsache, daß das reine Cystin nur etwa $\frac{3}{4}$ seines Gesamtschwefels als Bleisulfid abspalten läßt, findet MÖRNER, daß der gesamte Schwefel in der Hornsubstanz (Rinderhorn, Menschenhaare), im Serumalbumin und Serumglobulin als Cystingruppe vorkommen könnte. In der Schalenhaut des Hühnereies sind dagegen höchstens drei Viertel des Schwefels, im Fibrinogen etwa die Hälfte und im Ovalbumin nur etwa ein Drittel in der Form einer Cystingruppe vorhanden. Wie der übrige Schwefel in diesen und anderen Eiweißkörpern gebunden ist, darüber wissen wir nichts Näheres.

6. Zweibasische α -Monoaminosäuren der Reihe $\text{C}_n \text{H}_{2n+1} \text{NO}_4$, nämlich die Aminobernsteinsäure (Asparaginsäure, $\text{COOH} \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}(\text{NH}_2) \cdot \text{COOH}$) und die Aminopyroweinsäure (Glutaminsäure, $\text{COOH} \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH}(\text{NH}_2) \cdot \text{COOH}$). Der Gehalt des Eiweißmoleküls an Monoaminosäuren ist kein geringer: vom Gesamtstickstoff sind in Form derselben beim kryst. Serumalbumin 60.2, kryst. Ovalbumin 67.8, kryst. Edestin 55.0, Serumglobulin (Pferd) 68.3 Proz. vorhanden. Bei verschiedenen Pflanzeneiweißkörpern hat man in der Glutaminsäure 11.7 bis 5.3 Proz. und im Thymushiston 1.9 Proz. des Gesamtstickstoffes gefunden.

¹⁾ Da die Spaltungsprodukte der Protamine besonders eingehend studiert sind, werden in dieser Zusammenstellung, um Wiederholungen zu vermeiden, auch die Protamine Aufnahme finden.

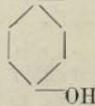
7. Kohlehydratgruppe. In vielen Eiweißkörpern, aber durchaus nicht in allen, findet sich ein Kern, der bei gänzlicher Aufspaltung anscheinend regelmäßig als Glukosamin ($\text{CH}_2(\text{OH}) \cdot \text{CH}(\text{OH}) \cdot \text{CH}(\text{OH}) \cdot \text{CH}(\text{OH}) \cdot \text{CH}(\text{NH}_2) \cdot \text{CH}(\text{O})$) austritt (F. MÜLLER). Doch können neben diesem Kern oder an seiner Statt stickstoffhaltige oder stickstofffreie Kohlehydratkomplexe vorhanden sein.

Unter den einfachen nativen Eiweißkörpern scheint, soweit bekannt, nur ein einziger, das Edestin, gar keine Kohlehydratgruppe in seinem Molekül zu haben. Bei den übrigen variiert der Gehalt an derselben sehr beträchtlich. Das krystallisierte Ovalbumin enthält mindestens 10 bis 11 Proz. Glukosamin, das Submaxillarismucin 20.8, das Pseudomucin aus Ovarialcysten 30 Proz., das Ovomukoid 34.9 und das Mucin im Sputum sogar 36.9 Proz. reduzierender Substanz, während andererseits der Gehalt des krystallisierten Serumalbumins nur ein geringer ist.

8. und 9. Zwei α -Monoaminosäuren der Benzolreihe, und zwar die para-Phenylaminopropionsäure (Phenylalanin, $\text{—CH}_2 \cdot \text{CH}(\text{NH}_2) \cdot \text{COOH}$),

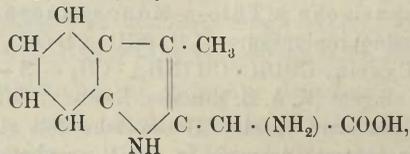


und die entsprechende para-Oxy-Verbindung, p-Oxyphenylaminopropionsäure (Tyrosin, $\text{—CH}_2 \cdot \text{CH}(\text{NH}_2) \cdot \text{COOH}$).



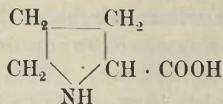
Bei den meisten Eiweißkörpern kommt das Tyrosin in weit größerer Menge als das Phenylalanin vor. Die maximale Ausbeute an Tyrosin beträgt bei krystallisiertem Ovalbumin 1.5 Proz., bei Serumalbumin 2, bei Serumglobulin 3, bei Fibrin 3.8, bei Thymushiston 6.3, sowie bei Zein 10.1 Proz.

10. Das Vorhandensein eines Indolkerns geht aus vielfachen Erfahrungen über die bei Fäulnis auftretenden Spaltungsprodukte hervor. Am geringsten dürfte dieser Kern in der β -Methylindolaminoessigsäure (Tryptophan,

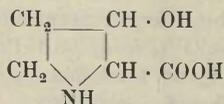


HOPKINS und COLE) verändert sein.

11. und 12. Der heterozyklische Pyrrolidinkern ist unter den Spaltungsprodukten verschiedener Eiweißkörper (Edestin, Serumalbumin, Serumglobulin, Eieralbumin, Fibrin) durch die α -Pyrrolidinkarbonsäure:

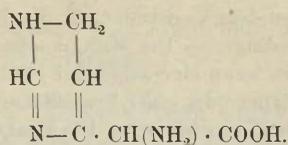


und die Oxy- α -Pyrrolidinkarbonsäure:



vertreten (FISCHER).

13. In zahlreichen Eiweißkörpern ist die Gegenwart von einer als Histidin bezeichneten Base, $\text{C}_6\text{H}_9\text{N}_3\text{O}_2$, nachgewiesen worden. Dieselbe scheint ein Pyrimidin-derivat zu sein:



In folgender Tabelle sind die wichtigsten im Eiweißmolekül vorkommenden Kerne nach ihren Kohlenstoffketten übersichtlich zusammengestellt (EHRSTRÖM).

C ₁	C : NH(NH ₂) Guanidinrest					
C ₂	CH ₂ (NH ₂) COOH Glykokoll	C ₉ H ₆ N · CH(NH ₂) COOH Tryptophan		C ₄ H ₅ N ₂ · CH(NH ₂) (?) COOH Histidin		
C ₃	CH ₃ CH(NH ₂) COOH Alanin	CH ₂ (OH) CH(NH ₂) COOH Serin	CH ₂ (SH) CH(NH ₂) COOH Cystein	C ₆ H ₅ · CH ₂ CH(NH ₂) COOH Phenylalanin	C ₆ H ₅ O · CH ₂ CH(NH ₂) COOH Tyrosin	
C ₄	CH ₃ CH ₂ CH(NH ₂) COOH Aminobuttersäure	COOH CH ₂ CH(NH ₂) COOH Asparaginsäure				
C ₅	CH ₃ CH ₂ CH ₂ CH(NH ₂) COOH Aminovalerian- säure	CH ₃ CH ₃ · CH CH ₂ CH(NH ₂) COOH Leucin	COOH CH ₂ CH ₂ CH(NH ₂) COOH Glutamin- säure	CH ₂ (NH ₂) CH ₂ CH ₂ CH(NH ₂) COOH Diamino- valerian- säure	CH ₂ CH ₂ CH ₂ CH(NH) COOH α-Pyrrolidin- karbonsäure	CH ₂ CH ₂ CH(OH) CH(NH) COOH Oxy-α-Pyrro- lidinkarbon- säure
C ₆	CH ₂ (NH ₂) CH ₂ CH ₂ CH ₂ CH(NH ₂) COOH Lysin	CH ₂ (OH) CH(OH) CH(OH) CH(OH) CH(NH ₂) CH : O Glukosamin				

Gewisse von diesen Gruppen geben sich durch charakteristische Färbungsreaktionen zu erkennen. Die Xanthoproteinreaktion (Gelbfärbung mit starker Salpetersäure; nach Neutralisierung mit Ammoniak oder Lauge geht die Farbe in Orange

bezw. Rotbraun über) ist von dem Vorhandensein des Benzolkerns (Phenylalanin, Tyrosin, Indol) im Eiweißmolekül bedingt. — Die MILLONSCHE Reaktion (Rotfärbung des Niederschlages oder der Flüssigkeit, wenn eine salpetrige Säure enthaltende Lösung von Mercurinitrat einem festen Eiweißkörper oder einer Eiweißlösung zugesetzt wird) zeigt die Gegenwart einer Oxyphenylgruppe (Tyrosin) an. — Die Reaktion von ADAMKIEWICZ (rotviolette Färbung durch 1 Vol. konzentrierte Schwefelsäure und 9 Vol. konzentrierte Essigsäure, welche Glyoxylsäure enthält) kennzeichnet die Indolgruppe (Tryptophan). — Durch MOLISCHS Reaktion (Violettfärbung durch konzentrierte Schwefelsäure und α -Naphthol) werden Kohlehydratgruppen und durch Kochen mit Alkali und einem Bleisalz (Bildung von schwarzem Bleisulfid) die Cystingruppe nachgewiesen.

Vor allem wird die Biuretreaktion (eine von Rot durch Rotviolett in Violettblau übergehende Färbung durch Zusatz einer verdünnten Kupfersulfatlösung zu der vorher mit Kali- oder Natronlauge alkalisierten, erwärmten Eiweißlösung) ziemlich allgemein als für die Eiweißkörper besonders charakteristisch aufgefaßt. Diese Reaktion tritt nach H. SCHIFF bei jenen Substanzen ein, welche zwei $\text{CO} \cdot \text{NH}_2$ -Komplexe oder statt deren $\text{CS} \cdot \text{NH}_2$ - bzw. $\text{C}(\text{NH}) \cdot \text{NH}_2$ - und unter bestimmten Verhältnissen auch $-\text{CH}_2 \cdot \text{NH}_2$ -Komplexe durch ihre Kohlenstoffatome verknüpft oder durch Vermittlung eines Kohlenstoff- (in einer CH -, $\text{CH}(\text{OH})$ -, CO -Gruppe) oder eines Stickstoffatoms (in einer NH -Gruppe) miteinander verbunden enthalten. Indes hat diese Reaktion keine entscheidende Bedeutung für die Beurteilung der Eiweißnatur eines Körpers, denn einerseits bieten Stoffe von so einfachem Bau wie das Glycinamid diese Reaktion dar, andererseits wird sie bei dem durch Einwirkung von salpetriger Säure erhaltenen, noch alle Kohlenstoffkerne des Eiweißes enthaltenden Desamidoalbumin vermißt.

Überhaupt gibt es zur Zeit weder ein chemisches, noch ein physikalisches Merkmal, durch welches man bestimmt entscheiden könnte, inwiefern eine Verbindung als Eiweiß zu bezeichnen wäre, und daher werden auch gewisse Substanzen von einigen Autoren zu den Eiweißkörpern gezählt, während ihre Eiweißnatur von anderen entschieden verneint wird.

Auf Grund einer eingehenden Erörterung der vorliegenden Erfahrungen über die Spaltungsprodukte der Eiweißkörper ist HOFMEISTER zu dem Resultate gekommen, daß sie der Hauptsache nach durch Kondensation von α -Aminosäuren entstehen, wobei die Verknüpfung durch die Gruppe $-\text{CO}-\text{NH}-\text{CH}=\text{}$ als die regelmäßig wiederkehrende stattfinden würde. Er bemerkt aber, daß diese Vorstellungsweise nicht über alle Formen der Kernverknüpfung im Eiweiß Aufschluß gibt und daß bei unserer noch unvollständigen Kenntnis des Eiweißmoleküls überraschende neue Befunde durchaus nicht ausgeschlossen sind.

Eine rationelle Einteilung der einfachen Eiweißkörper läßt sich erst dann durchführen, wenn wir eine genauere Kenntnis von ihrer Konstitution besitzen werden und also angeben können, welche Kerne in jedem einzelnen Eiweißkörper vorkommen, und in welcher Menge sie daselbst enthalten sind. Dies ist aber noch lange nicht möglich, und wir sind in Bezug auf die meisten Eiweißkörper sogar nicht imstande zu sagen, ob sie wirklich chemische Individuen darstellen oder Gemengen von verschiedenen Substanzen ausmachen. Daher sind wir noch immer gezwungen, die Eiweißkörper wesentlich nach ihren Löslichkeitsverhältnissen und Fällungsreaktionen einzuteilen — was ja kein wissenschaftliches Einteilungsprinzip darstellt, aber aus rein praktischem Grunde immer noch eine gewisse Berechtigung hat.

Nach diesem Prinzip würden die einfachen Eiweißkörper etwa in folgende Gruppen geteilt werden können.

A. Native Eiweißstoffe. Diese werden durch indifferente chemische Mittel aus den Geweben und Flüssigkeiten des Körpers erhalten. Unter diesen sind die Albumine, Globuline und Mucine die wichtigsten.

1. Albumine: in Wasser löslich; werden aus der wässrigen Lösung von geringen Mengen Säure oder Alkali nicht, wohl aber durch größere Mengen von gewissen Säuren und Metallsalzen gefällt. Beim Sieden gerinnen die Lösungen, wenn Salze anwesend sind. Die Lösungen werden durch Kochsalz oder Magnesiumsulfat nur nach Zusatz von Essigsäure gefällt, durch Ammoniumsulfat nicht durch Halbsättigung ihrer Lösung, sondern erst bei grösserer Salzkonzentration ausgesalzen.

Die Albumine kommen hauptsächlich in den tierischen Flüssigkeiten vor. Zu dieser Gruppe gehören das Serumalbumin, Ovalbumin, Lactalbumin usw.

2. Globuline: in Wasser unlöslich; in verdünnten Salzlösungen löslich; aus denselben werden sie durch weitergetriebene Verdünnung gefällt. Die Lösungen gerinnen beim Sieden. Löslich in Wasser bei Zusatz von sehr geringen Mengen von Säure oder Alkali; aus diesen Lösungen werden sie durch Neutralisation gefällt. Desgleichen wird die von minimalen Mengen Alkali bewirkte Lösung durch Kohlensäure gefällt und der Niederschlag von überschüssiger Kohlensäure wieder gelöst. Durch Sättigung mit Magnesiumsulfat werden die Lösungen vollständig, mit Kochsalz teilweise gefällt. Durch Halbsättigung mit Ammonsulfat werden sie ausgesalzen.

Diese Charakteristik der Globuline ist indes nicht mehr genügend, denn aus mehreren Arbeiten der letzten Zeit ist hervorgegangen, daß unter den Verbindungen, welche beim Aussalzen des Blutes in die Globulinfraktion gefällt werden, Substanzen vorkommen, welche weder in Wasser unlöslich, noch aus ihren Lösungen mit Kohlensäure gefällt werden. Der einzige bestimmte Unterschied zwischen Albuminen und Globulinen dürfte daher in ihrem Verhalten zu Neutralsalzen, insbesondere zum Ammoniumsulfat liegen: die Globuline werden bei Halbsättigung gefällt, die Albumine aber nicht.

Auch die Globuline kommen wesentlich in den tierischen Flüssigkeiten vor; sie werden aber auch aus den Geweben erhalten. Zu den Globulinen gehören das Fibrinogen und das Serumglobulin im Blut, das Myosin und das Muskulin in den Muskeln usw.

3. Die echten Mucine, in Wasser und Lösungen der Neutralsalze unlösliche, durch sehr wenig Alkali lösliche Substanzen, deren Lösungen fadenziehend sind und mit Essigsäure einen im Überschuß der Säure nichtlöslichen Niederschlag bilden. Chemisch werden die Mucine von ihrem großen Gehalt an Kohlehydratgruppen charakterisiert (s. Seite 84). Die echten Mucine kommen z. B. im Submaxillarspeichel, im Nabelstrang (der WHARTONschen Salze) usw. vor.

Die sogenannten Mukoide unterscheiden sich von den echten Mucinen in gewissen Beziehungen, welche sich indessen zur Zeit nicht bestimmt zusammenfassen lassen. Solche Stoffe werden aus Ovarialflüssigkeiten, aus der Cornea, dem Glaskörper, dem Harn usw. erhalten.

Es wird auch angegeben, daß die Mucine Fett enthalten. Wenn das Submaxillarmucin zuerst mit Äther extrahiert und dann mit Pepsinsalzsäure digeriert wird, so kann man nun durch Äther über 3 Proz. Fett aus der Substanz extrahieren (NERKING).

B. Einfache Eiweißkörper, welche sich aus den zusammengesetzten abspalten lassen. Hierher gehören das Globin aus dem Hämoglobin, die Eiweißkörper aus den Nukleinen, usw.

C. Durch Einwirkung von Alkalien und Säuren in genügender Konzentration werden die nativen Eiweißkörper in Alkali- bzw. Acidalbuminate (Syntonin) verwandelt.

Bei der Bildung des Alkalialbuminates wird etwas Stickstoff und bei stärkerer Einwirkung des Alkali auch etwas Schwefel aus dem Eiweiß abgetrennt.

Trotz der verschiedenen Entstehungsweise und trotz der verschiedenen elementaren chemischen Zusammensetzung sind die Alkali- und Acidalbuminate einander in vielen Beziehungen sehr ähnlich. In Wasser oder verdünnter Kochsalzlösung sind sie fast unlöslich, werden aber nach Zusatz von geringen Mengen Säure oder Alkali gelöst. Eine derartige, möglichst neutrale Lösung gerinnt nicht beim Sieden ohne Zusatz von Neutralsalz in genügender Menge. Durch Neutralisation, sowie durch Mineralsäuren in Überschuß oder durch viele Metallsalze werden diese Lösungen bei Zimmertemperatur gefällt. Durch Kochsalz wird eine saure Lösung der Albuminate leicht, eine alkalische nur schwierig gefällt.

D. Unter der Einwirkung der Digestionsflüssigkeiten entstehen aus den Eiweißkörpern durch hydrolytische Spaltung eine Menge neuer noch eiweißartiger Substanzen, die sogen. Albumosen und Peptone, welche wir beim Studium der Verdauung näher besprechen werden (Kap. VII).

E. Endlich sind die durch Gerinnung der löslichen Eiweißkörper entstehenden Verbindungen, deren Eigenschaften noch weniger als die der anderen Eiweißsubstanzen bekannt sind, zu erwähnen. Zu diesen Stoffen gehört auch das bei der Gerinnung des Blutes durch Spaltung des Fibrinogens gebildete Fibrin (siehe Kap. V).

Um eine nähere Vorstellung von der quantitativen Zusammensetzung der einfachen Eiweißkörper zu liefern, stelle ich nach ABDERHALDEN die von ihm in dieser Beziehung gewonnenen Resultate in folgender Tabelle zusammen:

	Pro 100 g Substanz		Edestin
	Globin aus Oxyhämoglobin	Serum- albumin	
Glykokoll	—	—	3.8
Alanin	4.2	2.7	3.6
Leucin	29.0	20.0	20.9
α -Pyrrolidinkarbonsäure	2.3	1.0	1.7
Phenylalanin	4.2	3.1	2.4
Glutaminsäure	1.7	1.5	6.3
Asparaginsäure	4.4	3.1	4.5
Serin	0.6	0.6	0.3
Oxy- α -Pyrrolidinkarbonsäure	1.0		2.0
Tyrosin	1.3	2.1	2.1
Lysin	4.3		1.0
Histidin	11.0		1.1
Arginin	5.4		11.7
Tryptophan	vorhanden	vorhanden	vorhanden
Cystin	0.3	2.3	0.3
Summe:	69.9 Proz.	36.4 Proz.	61.7 Proz.

b. Die zusammengesetzten Eiweißkörper.

Die einfachen Eiweißkörper zeichnen sich in hohem Grade dadurch aus, daß sie sich sowohl untereinander, wie mit anderen Substanzen zu neuen Verbindungen vereinigen können. Die im letzten Falle mit dem Eiweiß gepaarte Atomgruppe wird von KOSSEL als die prosthetische Gruppe bezeichnet.

Solche gepaarte Eiweißstoffe (Proteide) lassen sich in großer Anzahl aus den tierischen Geweben und Flüssigkeiten isolieren und werden, wie selbstverständlich, nach der Art und Beschaffenheit des nicht-eiweißartigen Paarlings in verschiedene Gruppen geteilt, wie z. B. die folgenden.

A. Hämoglobine. Diese Substanzen stellen Paarlinge von einem basischen Eiweißkörper, dem Globin, mit dem sauren, eisenhaltigen Farbstoff Hämochromogen dar und werden beim Studium des Blutes (Kap. V) näher besprochen werden.

B. Nukleoalbumine, phosphorhaltige Eiweißkörper, welche dadurch charakterisiert sind, daß aus denselben bei der Verdauung mit Pepsinsalzsäure ein Teil zeitweilig ungelöst bleibt. Dieser Teil, welcher wie auch die in die Lösung gehende Substanz phosphorhaltig ist, wird als Pseudo- oder Paranukleïn bezeichnet und unterscheidet sich von dem echten Nukleïn (s. unten) dadurch, daß er keine Purinbasen enthält.

Zu den Nukleoalbuminen gehören das in der Milch vorkommende Kaseïn, dessen Eigenschaften in Kapitel XXVI näher zu erörtern sind; ferner das Vitellin im Dotter der Vogeleier; verschiedene Eiweißstoffe in der Galle, den Nieren, der Blasenschleimhaut, usw.

Über die Konstitution des Paranukleïns weiß man zur Zeit nicht viel, auch läßt es sich nicht sagen, in welcher Form der Phosphor darin wie in den Nukleoalbuminen überhaupt gebunden ist. Jedenfalls ist zu erwähnen, daß LEVENE und ALSBERG aus dem Vitellin eine Säure (die Vitellinsäure) isoliert haben, welche möglicherweise eine Verbindung von Eiweiß mit Phosphorsäure in der Form eines Esters darstellt. Wie das entsprechende Pseudonukleïn enthält diese Säure Eisen in organischer Bindung. Gerade dieses Eisen dient nach BUNGE zur Bildung des eisenhaltigen Hämoglobins des jungen Vogels. Auch vom Kaseïn ist von SALKOWSKI eine Paranukleïnsäure erhalten worden, aus welcher Orthophosphorsäure abgespalten werden kann.

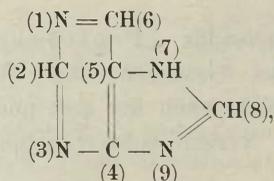
Weder das Kaseïn noch das Vitellin enthält eine Kohlehydratgruppe. Vom Gesamtstickstoff kommen beim Kuhkaseïn 27,1 Proz. als Diamino-N und 62 Proz. als Monoamino-N vor. Die maximale Ausbeute an Tyrosin beträgt beim Kaseïn 4,5 Proz. Vom Schwefel ist im letzteren nur etwa $\frac{1}{10}$ in cystinartiger Bindung vorhanden (MÖRNER).

C. Nukleïne. Diese Stoffe stellen Verbindungen von Eiweiß mit den sogen. Nukleïnsäuren dar.

Die Nukleïnsäuren sind phosphorhaltige Substanzen, welche bei ihrer Zersetzung neben Phosphorsäure oder Metaphosphorsäure als charakteristische Spaltungsprodukte verschiedene Purinbasen, ferner die Pyrimidinderivate

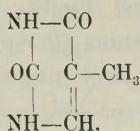
Thymin, Uracil und Cytosin, sowie endlich Kohlehydrate liefern. Sie sind ferner rechtsdrehend, weswegen auch die Nukleine und sogar die Nukleoproteide (s. unten) rechtsdrehend sind.

1. Die Purin-(Alloxur-, Xanthin- oder Nuklein-)Basen sind nach FISCHER Derivate des aus einem Pyrimidin- und einem damit in der Stellung 4.5 verbundenen Glyoxalinkern bestehenden Purins,



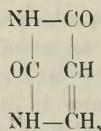
indem in demselben verschiedene Wasserstoffatome durch Hydroxyl-, Amid- oder Alkylgruppen substituiert sind. Die betreffenden Verbindungen sind Xanthin (2 · 6 · Dioxy-purin, $\text{C}_5\text{H}_4\text{N}_4\text{O}_2$), Guanin (2 · Amino · 6 · Oxy-purin, $\text{C}_5\text{H}_5\text{N}_5\text{O}$), Hypoxanthin (6 · Oxy-purin, $\text{C}_5\text{H}_4\text{N}_4\text{O}$) und Adenin (6 · Aminopurin, $\text{C}_5\text{H}_5\text{N}_5$). In der Guanylsäure aus Pankreas kommt nur das Guanin vor. Zu den übrigen Nukleinsäuren sind mehrere, in der Hefenukleinsäure sämtliche Purinbasen vertreten.

2. Das von KOSSEL in der Thymusnukleinsäure entdeckte Thymin, 5 · Methyl · 2 · 6 · Dioxy-pyrimidin:



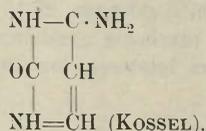
ist auch in den Nukleinsäuren der Milz, des Fischspermas, des Hirns, der Leber und des Pankreas nachgewiesen worden.

3. Das Uracil, 2 · 6 · Dioxy-pyrimidin:



kommt in der Hefenukleinsäure sowie in den Nukleinsäuren von Pankreas, Thymus, Heringssperma usw. vor (ASCOLI).

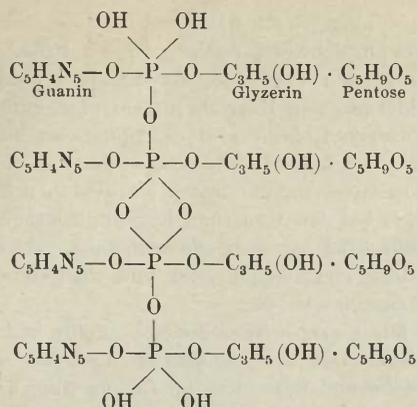
4. Eine ebensogroße Verbreitung hat das Cytosin, 6 · Amino · 2 · Oxy-pyrimidin:



5. In den allermeisten Nukleinsäuren finden sich Kohlehydrate, und zwar teils eine Pentose (l-Xylose), teils eine Hexose.

Über die Bindung des Phosphors in den Nukleinsäuren weiß man nichts Sicheres.

Für die verhältnismäßig einfach gebaute α -Guanylsäure ist von BANG eine vollständige Strukturformel von folgendem Aussehen aufgestellt worden:



Wie erwähnt, kommen die Nucleinsäuren in Verbindung mit Eiweißsubstanzen als Nucleine vor. Die einfachsten dieser salzartigen Verbindungen sind die mit Protaminen (s. oben) und Histonen.

Alle beide sind basische Körper, welche sich mit Säuren zu Salzen verbinden und mit gemeinen Eiweißkörpern Füllungen geben, auch sehr reich an Arginin usw. sind (die Protamine enthalten 88—68, die Histone etwa 40 Proz. ihres Gesamtstickstoffes in dieser Form). In verschiedenen Protaminen sind noch α -Pyrrolidinkarbonsäure, Monoaminovaleriansäure, Serin, Tyrosin und Tryptophan nachgewiesen worden (KOSSEL).

Protamine und Histone stehen in chemischer Hinsicht einander ziemlich nahe, und daß dasselbe auch in physiologischer Beziehung der Fall ist, folgt daraus, daß im unreifen Fischsperma Histone vorkommen, während sie im reifen Sperma von Protaminen ersetzt sind.

Endlich verbinden sich die Nucleine mit Eiweiß zu Nucleoproteiden, welche sowohl im (toten) Zellprotoplasma als auch, und zwar, wie es scheint, besonders im (toten) Zellkern, wo sie MIESCHER zuerst nachwies, vorkommen. Ihre Zusammensetzung ist daher sehr kompliziert, und sie stellen die ersten bisher bekannten Zersetzungsprodukte der lebendigen Substanz dar. Einige unter ihnen scheinen auch Eisen zu enthalten.

E. Die Chondroproteide. Im Knorpelmukoid sowie im Amyloid, in Sehnenmucin und vermutlich auch in anderen Schleimstoffen ist das Eiweiß mit der von C. Th. MÖRNER nachgewiesenen Chondroitinschwefelsäure ($\text{C}_{18}\text{H}_{27}\text{NSO}_{17}$, SCHMIEDEBERG) gepaart. Letztere liefert nach SCHMIEDEBERG als erste Spaltungsprodukte Schwefelsäure und eine N-haltige Substanz, das Chondroitin ($\text{C}_{18}\text{H}_{27}\text{NO}_{14}$), welches, nach seinen Zersetzungsprodukten zu urteilen, die Atomgruppen einer Hexosaminsäure (Tetraoxyaminokapronsäure, $\text{C}_5\text{H}_6 \cdot [\text{OH}]_4 \cdot [\text{NH}_2] \cdot \text{COOH}$) und eines wahrscheinlich N-freien Kohlehydrates enthält (ORGLER und NEUBERG).

c. Dem Eiweiß nahe stehende Substanzen.

Die folgenden Substanzen stehen dem Eiweiß jedenfalls sehr nahe, wie daraus hervorgeht, daß bei ihrer Zersetzung im allgemeinen dieselben Körper wie bei der des Eiweißes entstehen. Es ist möglich, daß sie zum Teil wenigstens unter die wirklichen Eiweißstoffe gezählt werden müssen.

A. Die Protamine (s. oben, S. 83, 91).

B. Keratin — eine an Schwefel reiche (2,5—5 Proz.), amorphe, in Wasser, Alkohol und Äther sowie in den Verdauungsfüssigkeiten unlösliche Substanz, die in dem Horngebe, der Epidermis, den Haaren, Nägeln usw. enthalten ist. Bei Erhitzen mit Wasser in zugeschmolzenen Röhren gibt es Albumosen und Peptone. Beim Verbrennen entwickelt es den Geruch von verbranntem Horn.

Durch Spaltung des Keratinmoleküls sind etwa dieselben Produkte (mit Ausnahme der Kohlehydratgruppe), wie bei den typischen Eiweißkörpern erhalten worden.

C. Aus dem Trachealknorpel hat man eine Substanz, Albumoid, isoliert, welche gewissermaßen zwischen dem wirklichen Eiweiß und dem Keratin steht. Ein anderes Albumoid kommt in den Linsenfasern vor.

D. Elastin — eine nur wenig schwefelhaltige, gelbweiße, amorphe, in Wasser, Alkohol und Äther unlösliche und von chemischen Agentien sehr schwer angreifbare Substanz, die im Bindegewebe und besonders im Ligamentum nuchae vorkommt.

Unter den Spaltungsprodukten des Eiweißes sind aus dem Elastin der Guanidinstoff, Leucin, Diaminosäuren, Tyrosin und Indol, dagegen nicht die Glutaminsäuregruppe und die Kohlehydratgruppe dargestellt worden.

E. Kollagen — eine schwefelhaltige, in Wasser, Salzlösungen und sehr verdünnten Säuren und Alkalien unlösliche, in weniger verdünnten Säuren aufquellbare Substanz, welche den Hauptbestandteil des fibrillären Bindegewebes ausmacht und noch im Knochengewebe (Osseïn) und in anderen Geweben vorkommt.

Wenn das Kollagen mit Wasser anhaltend gekocht wird, geht es in Leim, Glutin, über.

F. Der Leim ist eine farblose, amorphe, nicht diffusible Substanz von etwa derselben chemischen Zusammensetzung als das Kollagen. Er quillt in kaltem Wasser auf und wird von warmem Wasser gelöst. Bei dem Erkalten erstarrt die Lösung zu einer gallertartigen Masse.

Im Molekül des Leimes kommen weder Kohlehydrate, noch Cystin, Serin, Tyrosin und Indol vor. Vom Gesamtstickstoff sind hier 16,6 Proz. in Arginin und nicht weniger als 8,4 Proz. im Glykokoll vorhanden.

Die Leimlösungen gerinnen nicht beim Sieden, auch werden sie von Mineralsäuren, Essigsäure, Alaun, Bleiessig oder Metallsalzen nicht gefällt. Sie werden von Gerbsäure, in Gegenwart von Salz, von Essigsäure und Kochsalz in Substanz, von Quecksilberchlorid in Gegenwart von HCl und NaCl gefällt.

Durch anhaltendes Kochen wird der Leim in eine nicht gelatinierende Modifikation verwandelt. Unter der Einwirkung von eiweißverdauenden Enzymen wird er in Leimalbumosen und Leimpeptone verwandelt.

G. Das Retikulïn — ein Bestandteil des bindegewebigen Gerüsts der Lymphdrüsen, der Milz, der Darmschleimhaut, der Leber, der Nieren und der Lungenalveolen.

d. Übrige N-haltige Substanzen.

Unter den übrigen stickstoffhaltigen Substanzen, die man aus den Körpergeweben hat isolieren können, sind noch die Lecithine besonders zu erwähnen.

Die Lecithine finden sich in fast allen bisher darauf untersuchten tierischen und pflanzlichen Zellen, namentlich im Gehirn, in den Nerven, den Blutkörperchen und im Eigelb; auch kommen sie in fast allen tierischen Säften vor.

Die Lecithine stellen esterartige Verbindungen von einer Base, dem Cholin, Oxaethyltrimethylammoniumhydroxyd, CH_2OH
 $\text{CH}_2\text{N}(\text{CH}_3)_3 \cdot \text{OH}$ mit Glycerinphosphorsäure dar, welche

mit zwei Fettsäureradikalen zu einem Glyceride verbunden ist. Es können also je nach der Art dieser Fettsäureradikale verschiedene Lecithine vorkommen. Das aus dem Eigelb

zu erhaltende Stearinpalmitinsäurelecithin, $C_3H_5O \cdot COC_{17}H_{35} \begin{matrix} O \\ \cdot \\ COC_{15}H_{31} \end{matrix} (CH_3)_3 N \cdot OH$
 $O \cdot PO(OH) \cdot O \cdot CH_2CH_2$

bildet eine in Alkohol und Äther leicht lösliche, wachsähnliche, krystallinische Masse. Mit Wasser quillt es auf und gibt eine opalisierende Lösung, aus welcher es durch verschiedene Salze wieder gefällt wird.

Das Lecithin wird in mehreren Fällen in lockerer Verbindung mit Eiweiß oder anderen Stoffen gefunden. Im Protagon, welcher Stoff in der weißen Substanz des zentralen Nervensystems vorkommt und wahrscheinlich ein Gemenge von verschiedenen Substanzen darstellt, ist das Lecithin mit den Cerebrosiden, N-haltigen, phosphorfreien Substanzen, die beim Sieden mit verdünnter Mineralsäure eine reduzierende Zuckerart geben, verbunden. — Das Ovovitellin ist eine Verbindung zwischen Eiweiß und Lecithin, und ähnliche Verbindungen sollen als unlösliche Rückstände bei der Pepsinverdauung von Magenschleimhaut, Leber, Nieren usw. erhalten werden. Diese Lecithin-Albumine stellen daher eine neue Gruppe von Proteiden dar (vgl. sub b). — Das Jecorin, welches in der Leber und im Blute nachgewiesen worden ist, ist eine Verbindung von Lecithin mit Glukose.

§ 2. Die N-freien Substanzen.

a. Die Fette.

Die Fette sind Ester des dreiatomigen Alkohols, des Glycerins, mit einbasischen Fettsäuren, und zwar kommen bei den tierischen Fetten hauptsächlich die drei Säuren Stearinsäure, $C_{18}H_{36}O_2$, Palmitinsäure, $C_{16}H_{32}O_2$, und Ölsäure, $C_{18}H_{34}O_2$, vor. Die Triglyceride der beiden ersten Säuren, das Stearin, $C_3H_5 \cdot [C_{18}H_{35}O_2]_3$, und das Palmitin, $C_3H_5 \cdot [C_{16}H_{31}O_2]_3$, schmelzen erst bei einer Temperatur, die weit über der Körpertemperatur liegt. Das Glycerid der Ölsäure, das Olein, $C_3H_5 \cdot [C_{18}H_{33}O_2]_3$, ist dagegen bei gewöhnlicher Temperatur flüssig und erstarrt erst bei $-5^\circ C$. zu krystallinischen Nadeln. Der Schmelzpunkt einer Mischung der drei Glyceride muß daher von dem relativen Gehalt an Olein bedingt sein, und wir finden diesen auch um so niedriger, je größer die relative Oleinmenge ist. Übrigens zeigt der Schmelzpunkt des Fettes nicht allein bei verschiedenen Tierarten, sondern sogar an verschiedenen Stellen bei einem und demselben Individuum erhebliche Variationen, welche bezeugen, daß die relative Menge des anwesenden Oleins ziemlich bedeutende Variationen darbietet. — Im tierischen Fett kommen ferner, obgleich nur in sehr geringer Menge, freie Fettsäuren vor.

Zur Charakterisierung verschiedener Fette dienen unter anderem noch folgende Reaktionen: 1. die Säurezahl, welche das Maß für den Gehalt eines Fettes an freier Säure darstellt und durch Titrieren des in Alkoholäther gelösten Fettes mit $\frac{n}{10}$ alkoholischer Kalilauge gewonnen wird; 2. die Verseifungszahl, welche angibt, wieviel mg Kaliumhydrat bei der Verseifung von 1 g Fett mit alkoholischer Kalilauge von den Fettsäuren gebunden werden; 3. die REICHERT-MEISSLSche Zahl, welche die Menge

der flüchtigen Fettsäuren angibt, die erhalten werden, wenn das Fett nach Verseifung unter Zusatz einer Mineralsäure abdestilliert wird; 4. die Jodzahl, d. h. die Menge Jod, die von einem Fette durch Addition aufgenommen wird; dieselbe dient als Maß für den Gehalt des betreffenden Fettes an Olein.

Im Körper ist das Fett zum allergrößten Teil als Einschluß in den Zellen des Fettgewebes zu finden; diese stellen in der Tat eine Art von Vorratsraum für das Fett dar (vgl. Kap. IV). In sehr geringen Mengen kommt es auch im Blute und in sonstigen Körperflüssigkeiten vor.

Die Fette sind in Wasser unlöslich, von siedendem Alkohol werden sie gelöst, fallen aber beim Erkalten wieder aus. In Äther, Benzol und Chloroform sind sie leicht löslich. Beim Sieden mit Alkalilauge werden sie zersetzt und in Glycerin und Fettsäuren gespalten, welche letztere sich mit dem Alkali zu Seifen verbinden. Aus den Seifen werden die Fettsäuren durch stärkere Säuren freigemacht. Die Fettsäuren sind wie die Neutralfette in Äther löslich, was dagegen mit den Seifen nicht der Fall ist.

b. Das Cholesterin.

Das Cholesterin ist ein einatomiger Alkohol, $C_{27}H_{45}OH$, der besonders in gewissen Gallenkonkrementen, ferner aber auch im Gehirn, in den Nerven und in den tierischen Zellen überhaupt vorkommt. Aus einer alkoholischen Lösung krystallisiert es in perlmutterglänzenden Blättchen. Mit den höheren Fettsäuren bildet das Cholesterin Ester, welche, im Gegensatz zu den Fetten, gegen zersetzende Einwirkungen sehr widerstandsfähig sind und sich daher ganz besonders zu einem Schutz der Haut eignen, wie sie sich auch an den Haaren und an den Federn finden. Das aus dem Wollfett dargestellte Lanolin hat bereits eine große praktische Verwendung gefunden.

c. Die Kohlehydrate.

Als Kohlehydrate bezeichnet man Substanzen, welche aus C, H und O zusammengesetzt sind und bei welchen die zwei letzteren Elemente in demselben Verhältnis wie im Wasser enthalten sind. Diese Definition genügt schon deshalb nicht, weil es andere Substanzen mit denselben relativen Mengen O und H gibt, die doch keine Kohlehydrate sind, und übrigens kann sie in keinem Falle vom wissenschaftlichen Standpunkte als befriedigend angesehen werden. Eine vollständig genügende Definition der Kohlehydrate ist bis jetzt nicht aufgestellt worden; man charakterisiert nur diese Substanzen als aldehyd- oder ketonartige Derivate mehrwertiger Alkohole.

Die Kohlehydrate werden in drei Hauptgruppen geteilt, nämlich Monosaccharide, Disaccharide und Polysaccharide; in jeder von diesen Gruppen finden wir mehrere verschiedene Substanzen.

A. Die Monosaccharide sind die direkten, zum Teil isomeren, zum Teil auch stereoisomeren Aldehyde, bzw. Ketone der entsprechenden Alkohole. Sie kommen zum Teil in der Natur fertiggebildet vor und sind auch synthetisch dargestellt worden in einer Weise, die indessen hier nicht erörtert werden kann.

Die uns hier in erster Linie interessierenden Monosaccharide sind die Hexosen, $C_6H_{12}O_6$: Dextrose, Mannose, Galaktose und Lävulose, welche die nächsten Oxydationsprodukte der stereoisomeren, sechswertigen Alkohole Sorbit, Mannit und Dulcitol sind.

Diese haben folgende Zusammensetzung: $\text{CH}_2 \cdot \text{OH} \cdot (\text{CH} \cdot \text{OH})_4 \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{OH}$. Die Dextrose, Mannose und Galaktose sind die Aldehyde dieser Alkohole, $\text{CH}_2 \cdot \text{OH} \cdot (\text{CH} \cdot \text{OH})_4 \cdot \text{CHO}$; die Lävulose ist das Keton des Mannits, $\text{CH}_2 \cdot \text{OH} \cdot (\text{CH} \cdot \text{OH})_3 \cdot \text{CO} \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{OH}$.

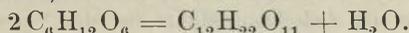
Gemeinsam für alle diese Substanzen sind folgende Reaktionen. Sie sind direkt gärungsfähig, und zwar werden sie unter dem Einfluß des Hefepilzes in Kohlensäure und Alkohol zersetzt: $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 = 2\text{C}_2\text{H}_5 \cdot \text{OH} + 2\text{CO}_2$. Sie sind leicht oxydierbar und reduzieren daher beim Erwärmen in alkalischen Flüssigkeiten Metalloxyde. Diese ihre Eigenschaft wird zur quantitativen Bestimmung derselben benutzt. — Sie sind meist krystallinische, in Wasser sehr leicht, in Alkohol schwer lösliche Substanzen von süßem Geschmack. Die in der Natur vorkommenden Hexosen drehen in der Lösung die Ebene des polarisierten Lichtes nach rechts oder links. Auch diese Eigenschaft wird zu ihrer quantitativen Bestimmung verwertet.

1. Die Dextrose (Synonyme: Traubenzucker oder Glukose) kommt in süßen Beeren und Früchten (z. B. Trauben), wie in Honig vor. Unter normalen Verhältnissen findet man dieselbe in geringen Mengen im Blut und in der Lymphe; bei der Zuckerkrankheit ist ihre Menge daselbst größer, auch wird sie bei dieser Krankheit in großen Quantitäten im Harn gefunden. Die Dextrose dreht die Ebene des polarisierten Lichtes nach rechts.

2. Die Lävulose (Synonyme: Fruchtzucker, Fruktose) kommt zusammen mit der Dextrose in süßen Beeren und Früchten sowie in Honig vor. Sie dreht die Ebene des polarisierten Lichtes nach links.

Von übrigen Monosacchariden sind Pentosen, $\text{C}_5\text{H}_{10}\text{O}_5$, in tierischen Flüssigkeiten (Harn) oder unter den Spaltungsprodukten tierischer Stoffe nachgewiesen worden. — Die Pentosen, unter welchen die Arabinose im Harn und die Xylose im Pankreas vorkommen, gären nicht unter dem Einfluß des Hefepilzes; aus der l-Arabinose hat indes SALKOWSKI durch Wirkung gewisser nicht näher bestimmter Spaltpilze reichliche Mengen von Alkohol erhalten.

B. Die Disaccharide sind anhydrische Verbindungen zweier Moleküle der Monosaccharide, z. B.:



Beim Sieden mit verdünnten Mineralsäuren zerfallen sie unter Wasseraufnahme in Monosaccharide.

Die wichtigsten Disaccharide sind die Saccharose (Rohrzucker), die Laktose (Milchzucker) und die Maltose (Malzzucker), $\text{C}_{12}\text{H}_{22}\text{O}_{11}$.

Die Disaccharide sind krystallisierende, in Wasser leicht lösliche Körper von süßem Geschmack. Die Laktose und die Maltose reduzieren eine alkalische Kupferlösung, was die Saccharose nicht tut.

Durch Kochen mit verdünnten Mineralsäuren, sowie durch gewisse Enzyme werden die Disaccharide unter Wasseraufnahme in Monosaccharide zersetzt, und zwar entstehen dabei aus der Saccharose: Dextrose und Lävulose, aus der Laktose: Dextrose und Galaktose, aus der Maltose: zwei Moleküle Dextrose.

Die Saccharose ist rechtsdrehend, bei ihrer Spaltung in Dextrose und Lävulose wird die Lösung, wegen des stärkeren Drehungsvermögens der Lävulose, linksdrehend. Auf Grund dessen heißt die betreffende Spaltung der Saccharose Invertierung. — Unter den Disacchariden kommt die Laktose in der Milch vor.

C. Die Polysaccharide, $n \times \text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5$, sind wie die Disaccharide als Anhydride der Monosaccharide aufzufassen, nur entstehen sie aus der Vereinigung vieler Moleküle der letzteren und haben ein hohes Molekulargewicht, das jedoch bei verschiedenen Polysacchariden verschieden groß ist.

Diese haben keinen süßen Geschmack und sind meist amorph, teils in Wasser löslich, teils quellen sie darin stark auf, und teils werden sie davon weder gelöst, noch sichtbar verändert. Durch verschiedene Eingriffe können sie alle unter Wasseraufnahme in Monosaccharide übergeführt werden.

Die Polysaccharide werden in drei Hauptgruppen geteilt: Stärkearten, Gummiarten und Zellulosearten.

1. Die Stärkearten sind nicht direkt gärungsfähig und reduzieren nicht alkalische Kupferlösungen.

Zu diesen gehören a) die vegetabilische Stärke (*Amylum*). Diese findet sich in vielen Pflanzenzellen in Gestalt von mikroskopischen, runden oder länglichen Körnern abgelagert, die eine organische Struktur besitzen und in kaltem Wasser unlöslich sind. Beim Erhitzen mit Wasser quellen sie bei 50° auf, platzen, lösen sich teilweise und bilden eine schleimige, filtrierbare Lösung, den Stärkekleister. Der lösliche Teil wird Stärkegranulose genannt, der unlösliche Stärkezellulose.

Beim Kochen mit verdünnten Säuren wird die Stärke in Dextrin (siehe unten) und weiter in Dextrose übergeführt. Bei der Verdauung mit Speichel oder Pankreassaft, sowie durch Einwirkung von Malzdiastase wird sie in Dextrin und Maltose gespalten (vgl. Kap. VII).

b) Das Glykogen ist eine tierische Stärke, die im Tierkörper eine sehr große Verbreitung hat. Es findet sich in fast allen Geweben des Tierkörpers, in größeren Mengen aber in der Leber und in den Muskeln sowie in den embryonalen Geweben und ist überhaupt ein Bestandteil aller Gewebe, in denen eine lebhaftige Zellneubildung und Zellentwicklung stattfindet.

Das Glykogen stellt ein amorphes, weißes, geruch- und geschmackloses Pulver dar; mit Wasser gibt es eine opalisierende, rechtsdrehende Lösung. Von diastatischen Enzymen wird es, je nach der Natur des Enzyms, in Maltose oder Dextrose verwandelt.

2. Die Gummiarten sind amorphe, durchsichtige, geruch- und geschmacklose Substanzen, die mit Wasser schon in der Kälte klebende Flüssigkeiten bilden. Dieselben sind im Pflanzenreich sehr verbreitet.

a) Unter den Gummiarten beanspruchen die Dextrine hier vor allem unser Interesse, denn sie entstehen als Zwischenprodukte bei der Verwandlung der Stärke in Verdauungsrohre. Sie werden auch bei Erhitzen von Stärke auf 200—210° C. usw. erhalten. Bei diesen Umwandlungen der Stärke entstehen der Reihe nach verschiedene Dextrine mit immer geringerem Molekulargewicht.

Die Dextrine sind amorphe, weiße oder weißgelbliche, gummiartige Massen, deren wässrige Lösungen rechtsdrehend sind. Sie sind nicht direkt gärungsfähig.

b) Durch Einwirkung von gespanntem Wasserdampf und von Alkalien soll aus dem Mucin ein tierisches Gummi abgespalten werden können. Dies gilt aber nicht für alles Mucin, denn mehrere Arten Mucin geben hierbei gummiähnliche Substanzen, welche N-haltige Kohlehydratderivate darstellen.

3. Die Zellulose bildet den Hauptbestandteil der Zellwände aller Pflanzen und zeigt eine organisierte Struktur. Zur Gewinnung von reiner Zellulose digeriert man Pflanzenfasern successive mit verschiedenen Reagentien, wie verdünnten Säuren und Alkalien, Kaliumchlorat und Salpetersäure, Alkohol und Äther. Die Zellulose bleibt dann als ungelöster Rückstand zurück.

Tabelle über die Zusammensetzung der wichtigsten in diesem Kapitel besprochenen Substanzen.

	C	H	N	S	O	P
1. Eiweiß im all-gemeinen .	50.6—55.0	6.5—7.7	15.0—18.5	0.3—2.2	20.5—23.5	—
2. Kuhkasein . .	52.7—54.0	7.0	15.6—15.7	0.7—0.8	22.8	0.8

	C	H	N	S	O	P
3. Nukleine . . .	40.8—42.1	5.4—6.1	14.7—16.0	0.4—0.6	31.1—31.3	5.2—6.2
4. Nukleinsäuren .	34.1—37.3	4.2—5.2	15.3—18.2	—	32.5—35.6	7.7—9.9
5. Nukleohiston .	48.5	7.0	16.9	0.7	24.0	3.0
6. Mucin	48.3—50.3	6.4—8.2	11.8—13.7	0.8—1.8	27.4—32.7	—
7. Chondromukoid	47.3	6.4	12.6	2.4	31.3	—
8. Keratin . . .	49.8—58.5	6.4—8.2	11.5—17.5	2.5—5.0	19.6—22.9	—
9. Elastin . . .	54.0—54.3	7.0—7.3	16.7—16.8	0.4	21.8—21.9	—
10. Kollagen . . .	50.8	6.5	17.9	0.6	24.3	—
11. Leim	49.3—51.5	6.5—7.1	17.5—18.6	0.3	25.2—25.4	—
12. Retikulin . .	52.9	7.0	15.6	1.9	20.0	—
13. Lecithin . . .	65.4	11.2	1.7	—	17.8	3.8
14. Fette, Mittel .	76.5	12.2	—	—	11.5	—
15. Cholesterin . .	83.9	11.9	—	—	4.1	—
16. Monosaccharide	40.0	6.7	—	—	53.3	—
17. Disaccharide .	42.1	6.4	—	—	51.5	—
18. Polysaccharide.	44.4	6.1	—	—	49.4	—

Literatur. Die Lehrbücher der physiologischen Chemie von HAMMARSTEN, 5. Aufl., Wiesbaden 1904 und von NEUMEISTER, 2. Aufl., Jena 1897; O. COHNHEIM, Chemie der Eiweißkörper, Braunschweig 1900; F. HOFMEISTER, Ergebnisse der Physiologie, I, 1, Wiesbaden 1902; A. KOSSEL, Ber. d. deutschen chem. Ges. 34, 3, 1902, welche ich bei der obigen Darstellung hauptsächlich benutzt habe.

VIERTES KAPITEL.

Der Stoffwechsel und die Ernährung.

Die Physiologie des Stoffwechsels und der Ernährung untersucht, welche Substanzen für den Unterhalt und den Zuwachs des Körpers nötig sind, ferner den Umfang der unter verschiedenen Verhältnissen im Körper stattfindenden Verbrennung und endlich die Bedeutung, welche die verschiedenen Substanzen dabei haben.

Die betreffenden Substanzen lassen sich in drei Gruppen teilen, nämlich in 1) organische Nahrungsstoffe, Substanzen, welche dem Körper potentielle Energie zuführen und also dazu dienen, die im Körper stattfindende Verbrennung zu unterhalten; 2) Wasser und anorganische Nahrungsstoffe; da der Körper solche Bestandteile ununterbrochen von sich abgibt, so müssen diese Verluste in der Nahrung ersetzt werden, denn im entgegengesetzten Falle treten schwere Störungen im Befinden des Körpers auf, die zum Tode führen können; 3) den zum Unterhalt der Verbrennung notwendigen Sauerstoff.

Erster Abschnitt.

Der Stoffwechsel.

§ 1. Zur Methodik der Stoffwechselversuche.

a. Die Einnahmen.

Sowohl die organischen als auch die anorganischen Nahrungsstoffe kommen in unseren gewöhnlichen Nahrungsmitteln und in den aus diesen bereiteten Speisen miteinander und mit anderen, dem Körper unnützen Substanzen in wechselnden Proportionen gemischt vor. Die chemische Analyse der Nahrungsmittel hat ergeben, daß die organischen Nahrungsstoffe hauptsächlich dreierlei Art sind, nämlich

- 1) Eiweiß und demselben nahestehende Substanzen,
- 2) Fette,
- 3) Kohlehydrate.

Zu den anorganischen Nahrungsstoffen, welche auch als Aschebestandteile bezeichnet werden, gehören zahlreiche Salze, welche wir später näher besprechen werden.

Durch die chemische Analyse der aufgenommenen Nahrung erfährt man, wie die Nahrung qualitativ und quantitativ zusammengesetzt ist, und stellt also die Einnahmen des Körpers fest.

Bei der Analyse der Nahrungsmittel und der Faeces wird 1) der Stickstoff bestimmt und daraus durch Multiplikation mit 6.25 das Eiweiß berechnet. Da indessen sowohl in den tierischen als in den pflanzlichen Nahrungsmitteln andere N-haltige Substanzen als Eiweiß sich vorfinden, wird die Eiweißmenge infolgedessen zu hoch erhalten. Besonders bei geringen Eiweißmengen in der Nahrung können hierdurch beträchtliche Fehler entstehen. Übrigens ist auch die Art des genossenen Eiweißes nicht gleichgültig, indem man sich wohl denken kann, daß sich verschiedene Eiweißkörper beim Stoffwechsel verschieden verhalten können; das wenige, was wir bis jetzt in dieser Hinsicht wissen, werden wir unten zusammenstellen. 2) Als Fett bezeichnet man das durch Äther erhaltene Extrakt, welches jedoch auch andere in Äther lösliche Substanzen enthält. 3) Die Trockensubstanz und 4) die Aschebestandteile werden durch Eintrocknen bei 100° C. bzw. Einäschern bestimmt und endlich 5) die Kohlehydrate in der Regel dadurch erhalten, daß von der Trockensubstanz das Eiweiß + das Fett + die Asche subtrahiert werden; alle Fehler der Analysen werden sich daher bei der Bestimmung der Kohlehydrate summieren.

Unter die Einnahmen ist endlich auch der Sauerstoff zu rechnen; die Methoden zu dessen Bestimmung werden sub b dargestellt werden.

b. Die Bestimmung der Ausgaben.

Die bei dem Stoffwechsel entstandenen Produkte werden durch die Lungen, die Haut, den Darm und die Nieren vom Körper abgegeben.

Insofern sich die betreffenden Abgaben auf die bei der Verbrennung der organischen Nahrungsstoffe entstehenden Substanzen, welche ich vorläufig allein berücksichtigen werde, beziehen, enthalten sie als elementare Bestandteile N, S, P, C, H und O. Stickstoff, Schwefel und Phosphor entstammen den Eiweißstoffen; Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff sind in allen organischen Nahrungsmitteln enthalten. Die Untersuchung der Abgaben hat also die Menge der während einer gewissen Zeit vom Körper abgegebenen Menge von N, S, P, C und H quantitativ festzustellen.

Hierbei können wir sogleich eine nicht unwesentliche Vereinfachung einführen. Um den Umfang des im Körper stattfindenden Eiweißumsatzes zu bestimmen, genügt in der Regel die alleinige N-Bestimmung, man braucht also nicht den Schwefel zu berücksichtigen und den Phosphor nur dann, wenn die Untersuchung besonders auf das Verhalten der P-haltigen Eiweißstoffe gerichtet ist. Bei einem vollständigen Stoffwechselversuch kann sich daher die Elementaranalyse auf N, C und H beschränken. Im allgemeinen wird noch die Abgabe von Wasserstoff vernachlässigt.

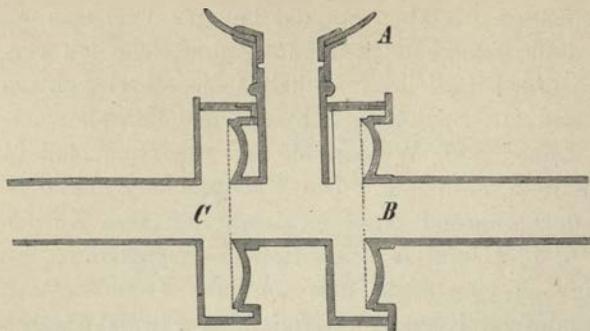
Aus dem als Produkt des Stoffwechsels abgegebenen Stickstoff wird die Menge des im Körper zersetzten Eiweißes durch Multiplikation mit 6.25 erhalten.

Die Elementaranalyse der Abgaben genügt aber lange nicht immer, und in vielen Fällen ist es notwendig, einzelne Verbindungen quantitativ zu bestimmen, teils um einen tieferen Einblick in die Art und Weise der Stoffwechselvorgänge zu gewinnen, teils um den Gehalt des Kotes an brennbaren Substanzen festzustellen. Im letzteren Falle findet die Analyse in genau derselben Weise wie die der genossenen Nahrung statt.

Damit ein Stoffwechselversuch von irgendwelcher Bedeutung sein mag, ist es notwendig, die bei demselben zu berücksichtigenden Ausscheidungen genau quantitativ aufzusammeln.

In dieser Hinsicht bieten der Harn und der Kot nunmehr keine besonderen Schwierigkeiten dar. In Bezug auf den letzteren sind jedoch einige Bemerkungen nötig.

Es ist ohne weiteres klar, daß die Untersuchung des Kotes nur dann eine Bedeutung für das Studium des Stoffwechsels haben kann, wenn sich der betreffende Kot auf eine bestimmte Versuchskost bezieht. Nun ist aber bei allen Tieren sowie beim Menschen der Darm mehr oder weniger gefüllt, und man kann daher nicht ohne weiteres entscheiden, ob ein bestimmter Kot von der Versuchskost her stammt oder nicht. Um dies tun zu können, ist es also notwendig, gerade diesen Kot von dem früheren und dem nachfolgenden zu trennen. Zu diesem Zwecke läßt man die Versuchsperson etwa 20 Stunden lang fasten, gibt dann die Versuchskost und zu gleicher Zeit irgendwelche Substanz, z. B. Blaubeeren oder feingepulverte Kohlen, welche dem Kote eine charakteristische Farbe mitteilen. Nach der letzten Mahlzeit der Versuchskost wird wieder während etwa 20 Stunden gefastet und mit der ersten darnach verabreichten Mahlzeit Blaubeeren oder Kohlen genossen. Bei den Pflanzenfressern ist eine wirkliche Abgrenzung nicht möglich; man kann aber die Schwierigkeit in der Weise umgehen, daß man dem Versuchstiere mehrere Tage lang das Versuchsfutter gibt und den eigentlichen Versuch erst dann beginnt, wenn aller früherer Darminhalt entleert ist.



Figur 37. Respirationsventil, nach Lovén. Längendurchschnitt. A, das Mundstück. B und C sind dünne Membranen, welche die Inspirations- und die Expirationsluft trennen. Inspiration durch B, Expiration durch C.

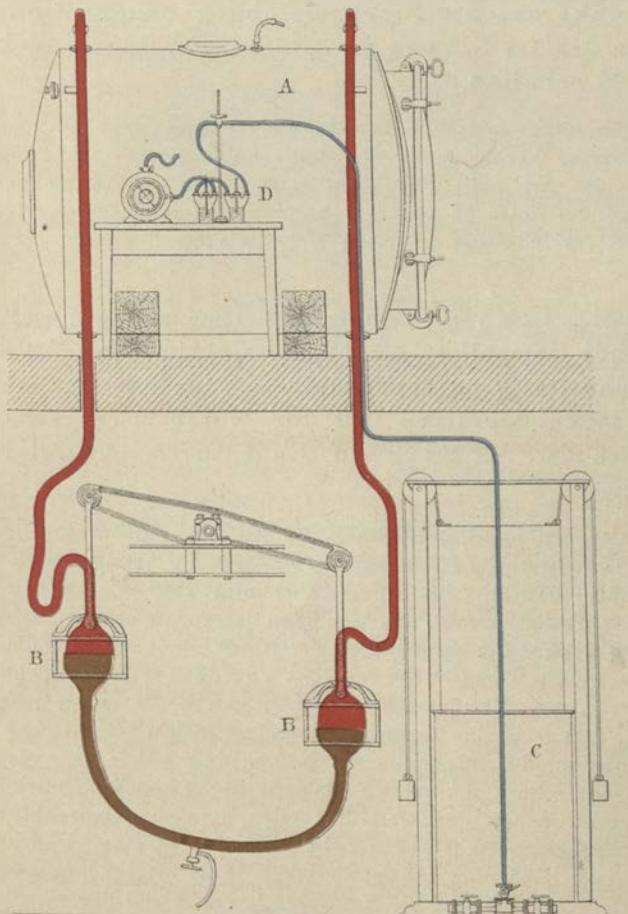
Sauerstoffaufnahme zu bestimmen, muß man ziemlich komplizierte Methoden anwenden, welche sämtlich schon von LAVOISIER benutzt, später aber viel-

Um die im Schweiß enthaltenen festen Bestandteile zu sammeln, läßt man die Versuchsperson wohl ausgewaschene wollene Kleider anziehen, welche die festen Bestandteile des Schweißes zurückhalten.

Um die gasförmigen Exkrete (Kohlensäure und Wasserdampf) quantitativ sammeln und analysieren zu können, sowie auch die gleichzeitige Sauerstoffaufnahme zu bestimmen, muß man ziemlich komplizierte Methoden anwenden, welche sämtlich schon von LAVOISIER benutzt, später aber vielfach entwickelt und verbessert worden sind.

Die einfachste, wenn auch nicht die befriedigendste Methode ist die, unter der Anwendung einer Gesichtsmaske die Respirationsprodukte aufzusammeln. Die Maske steht durch Schläuche mit Apparaten zur Messung und Aufsammlung der in- bzw. expirierten Luft in Verbindung. Die Inspirations- und Expirationsluft werden durch selbsttätige Ventile getrennt (Fig. 37). Statt der Gesichtsmaske benutzt man auch eine zwischen die Lippen und die Zahnreihen gestellte und mit einer Röhre versehene Guttaperchaplatt, welche viel sicherer als die Maske einen luftdichten Verschluss des Mundes gegen die umgebende Luft bewirkt. Endlich werden die Luftproben analysiert.

Bei dieser Methode, welche in neuerer Zeit besonders von ZUNTZ ausgebildet worden ist, wird

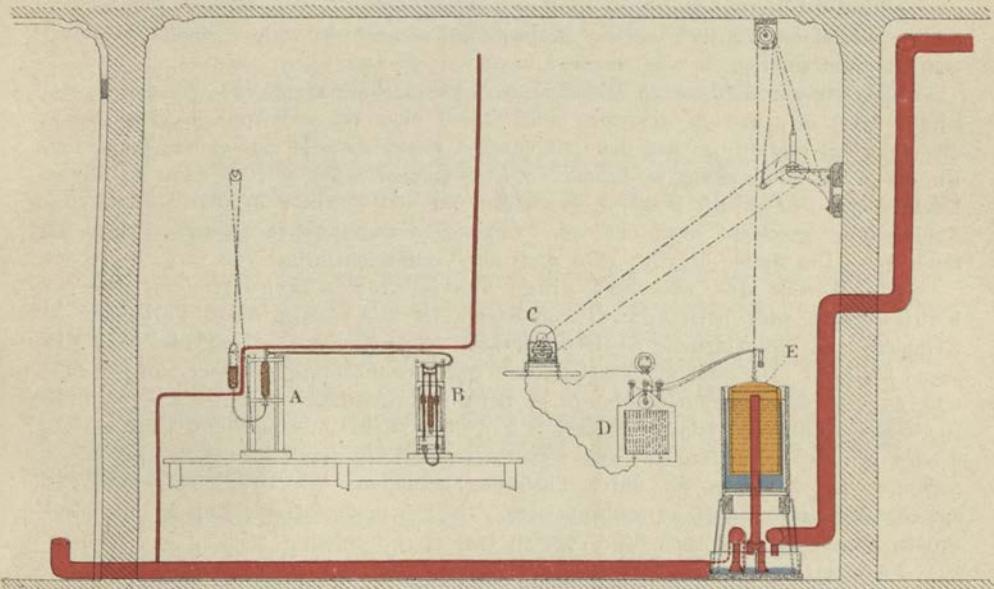


Figur 38. Respirationsapparat von Hoppe-Seyler.

natürlich die Hautatmung nicht bestimmt, indessen hat dies auch keine Bedeutung, da diese nur ganz unbedeutend ist (vgl. Kap. XIII). Wichtiger ist es, daß es mit dieser Methode sehr schwierig, ja fast unmöglich ist, Versuche zu machen, die länger als etwa $\frac{1}{4}$ —1 Stunde dauern. Bei Untersuchungen aber, bei welchen die CO_2 - und Wasserabgabe und die O-Aufnahme für eine längere Zeit, etwa für einen ganzen Tag bestimmt werden müssen, ist es notwendig, andere Methoden zu benutzen.

Zu diesen Zwecken hat man mehrere Respiurationsapparate konstruiert, unter welchen wir die folgenden in aller Kürze beschreiben wollen.

1. Der Respiurationsapparat von REGNAULT und REISSET. Bei diesem Apparat wird das Versuchstier in einen Luftraum von bekannter Größe eingeschlossen; die bei der Atmung gebildete Kohlensäure wird durch Ätzkalilauge absorbiert, und wenn die Luft dadurch verdünnt wird, strömt von einem besonderen Behälter reiner Sauerstoff in solcher Menge hinzu, daß der frühere Luftdruck wieder hergestellt wird.



Figur 39. Respiurationsapparat von Sondén und Tigerstedt. A, Behälter zur Probenahme; B, Apparat zur Analyse der Kohlensäure; C, Elektromotor; D, Rheostat; E, Wasserpumpwerk.

Mit diesem Apparat werden also sowohl die Kohlensäureabgabe als auch die Sauerstoffaufnahme direkt bestimmt. — Die Konstruktion des Apparates, wie er für Versuche an Menschen von HOPPE-SEYLER abgeändert ist, ist folgende (Fig. 38). In dem 4.8 kbm fassenden Raum (A) verweilt die Versuchsperson. Durch eine weite Röhrenleitung (rot) jederseits oben am vorderen und hinteren Ende wird Luft abwechselnd aus dem Raume abgesogen in vier große, teils mit starker Ätzkalilauge (braun) gefüllte Flaschen (B, B), welche in einem Bewegungsapparat befestigt sind und durch einen Wassermotor in der Weise bewegt werden, daß die Kalilauge beim Aufsteigen der Flaschen der einen Seite durch die verbindenden Kautschukschläuche in die beiden Flaschen der anderen Seite abfließt und an ihrer Stelle Luft aus der Respiurationskammer ansaugt, während auf der anderen Seite ein ebenso großes Luftvolumen durch eine gleichweite Röhrenleitung nach der Kammer zurückgepreßt wird und nahe am Boden dort wieder hineinströmt. Aus einem Gasometer (C), welcher Sauerstoff enthält, geht durch ein enges, kupfernes Rohr (blau) Sauerstoff durch eine mit

Ätzkalilauge gefüllte Waschflasche, darauf durch eine mit Wasser gefüllte Flasche (*D*) zur Gasuhr und tritt dann in die Respirationenkammer ein.

2. Der Respirationsapparat von PETTENKOFER. Dieser Apparat besteht aus einer Respirationenkammer von 12.7 kbm Inhalt, in welcher durch Luftpumpen ein ununterbrochener Luftwechsel stattfindet. Sowohl von der einströmenden als von der ausströmenden Luft wird eine Generalprobe genommen, indem ununterbrochen vom Beginn bis zum Schluß des Versuches, durch besondere Einrichtungen, ein immer gleichgroßer Bruchteil der gesamten ein- bzw. ausströmenden Luft durch Apparate zur Absorption der Kohlensäure und des Wassers geleitet wird.

3. Der Respirationsapparat von SONDÉN und TIGERSTEDT (Fig. 39). Die Versuchsperson wird in ein gewöhnliches Zimmer von 100.6 kbm Inhalt gebracht. Wände, Decke und Boden dieses Zimmers sind durch daran genageltes und in den Fugen gelötetes Zinkblech luftdicht gemacht. Durch ein Wasserpumpwerk (*E*) wird Luft von der Respirationenkammer abgesaugt und durch nasse Gasuhren gemessen. Statt der ausventilierten Luft strömt frische Luft von außen in das Zimmer hinein. Eine gleichmäßige Mischung der Luft in der Respirationenkammer wird durch einen Flügelradventilator unterhalten.

Um Luft zur Analyse zu erhalten, zweigt sich eine enge Röhre von der Hauptleitung (rot) ab, und in derselben wird durch eine Wasserluftpumpe eine stetige Strömung unterhalten, so daß die Luft daselbst immer dieselbe Zusammensetzung hat, wie die in die Hauptleitung strömende. Zu bestimmten Zeiten werden dann aus dieser Zweigleitung Proben zur Analyse genommen (in den Behälter *A*); die Analyse (nur Kohlensäure) geschieht nach der von PETERSSON angegebenen gasanalytischen Methode (*B*). Die Menge der CO_2 wird nach der Ventilationsformel von LENZ berechnet.

Die Menge der während eines bestimmten Abschnittes gebildeten Kohlensäure wird beim Apparat von REGNAULT und REISET durch Titrierung der Kalilauge und volumetrische Analyse der Luft im Luftraum vor und nach dem Versuche bestimmt. Die Sauerstoffzehrung geht durch Beobachtung des Sauerstoffbehälters und Analyse des Luftraumes hervor. — Beim PETTENKOFERschen Apparat wird die Kohlensäure durch Barytlauge absorbiert und diese titriert; da man nun weiß, ein wie großer Teil der gesamten ein- und ausströmenden Luft durch die Absorptionsröhren gegangen ist, hat man die durch Titrierung gefundene CO_2 -Menge mit einem entsprechenden Koeffizienten zu multiplizieren. Endlich muß auch die Luft in der Respirationenkammer vor und nach dem Versuch analysiert werden.

Mit dem Apparat von REGNAULT und REISET hat man meines Wissens nicht versucht, die Abgabe von Wasserdampf zu bestimmen. PETTENKOFER versuchte dies mit seinem Apparat zu tun, bekam aber keine sehr befriedigenden Resultate. Später ist es indes ATWATER und ROSA sowie RUBNER gelungen, bei ihren nach dem PETTENKOFERschen Prinzip gebauten Respirationssystemen dieses Postulat in vorzüglicher Weise zu erfüllen.

Wenn die Wasserdampfbestimmung richtig ist, so kann man unter Berücksichtigung der Gewichtsveränderung seitens der Versuchsperson, der Kohlensäureabgabe usw. auch den Sauerstoffverbrauch berechnen. Eine direkte Bestimmung desselben ist aber bei Respirationssystemen, wo ein ununterbrochener Luftwechsel stattfindet, wegen Mangel an genügend exakten Analysemethoden bis jetzt nicht möglich gewesen.

Der Körper erleidet auch Verluste an organischer Substanz, welche von der Verbrennung nicht abhängen. Hierher gehören die Verluste durch Abschuppen der Epidermis, Schneiden von Haaren und Nägeln, Abgabe von Sperma und Menstrualblut, die Milchabsonderung. Diese Verluste sind aber entweder so unerheblich, daß sie auf die Resultate der Stoffwechseluntersuchungen gar nicht einwirken, teils treten sie nur ausnahmsweise auf und können in der Regel vermieden werden, wenn nicht die Untersuchung gerade auf sie gerichtet ist.

c. Die Verteilung der einzelnen Elemente auf die verschiedenen Ausscheidungen.

Daß Kohlenstoff und Wasserstoff als CO_2 und H_2O in der ausgeatmeten Luft austreten, ist seit dem Anfang der wissenschaftlichen Untersuchungen über den Stoffwechsel bekannt und läßt sich ohne die geringste Schwierigkeit nachweisen. Anders verhält es sich mit dem Stickstoff und den N-haltigen Verbindungen. Von vornherein kann man es ja nicht bestreiten, daß solche Substanzen als Stoffwechselprodukte bei der Expiration vom Körper abgegeben werden konnten. Nach den vielfachen Untersuchungen, welche hierüber ausgeführt wurden, geht jedoch mit großer Bestimmtheit hervor, daß dies nicht der Fall ist.

Wenn man einem Tiere eine Lösung von salpetersaurem oder salpetrigsaurem Ammoniak gibt, so erscheint in der Respiration freier Stickstoff. Die Reaktion erfolgt dabei wahrscheinlich nach der Formel $\text{NH}_4\text{NO}_2 = \text{N}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$ (TACKE und ZUNTZ). Für die normalen Zersetzungs Vorgänge im Tierkörper bedeutet dies selbstverständlich nichts, denn die betreffenden Ammoniakverbindungen sind keine Bestandteile unserer gewöhnlichen Nahrung.

Soviel es die Untersuchung des Stoffwechsels betrifft, haben wir daher in den Respirationsprodukten nur die Kohlensäure und den Wasserdampf zu berücksichtigen.

Durch die Haut wird vor allem Wasser abgegeben. Der Schweiß enthält aber auch feste Bestandteile, unter welchen der Harnstoff der wichtigste ist. Die Menge desselben kann bei reichlicher Schweißabsonderung, wie durch ein Dampfbad oder eine angestrenzte Arbeit, so hoch steigen, daß seine Vernachlässigung einen nicht unbedeutenden Fehler veranlaßt. Man hat nämlich unter solchen Umständen bis zu 0.76 g N im Schweiß gefunden; gleichzeitig betrug die N-Abgabe im Harn 15.9 g pro 24 Stunden: der Schweiß enthielt also in diesem Falle 4.8 Prozent des durch die Nieren abgegebenen Stickstoffes (ARGUTINSKY).

Unter den aus den organischen Nahrungsstoffen stammenden Elementen im Harn sind N und C zu berücksichtigen. Alle beide kommen hauptsächlich im Harnstoff und in der Harnsäure vor. Die Menge des in dem Harn eines erwachsenen Menschen täglich abgegebenen Stickstoffes beträgt pro 24 Stunden etwa 15—16 g, bietet aber sehr große Schwankungen dar, welche vor allem von der in der Kost aufgenommenen N-Menge abhängt.

Die C-Menge im Harn ist im Verhältnis zu der in der Expirationsluft eine geringe. Nur wenn eine sehr große Genauigkeit erstrebt wird, braucht sie direkt bestimmt zu werden, und in der Regel kann man sie aus dem Harnstickstoff berechnen; der Fehler, der hierdurch entsteht, hat keine wesentliche Bedeutung. Das Verhältnis N:C im Harn zeigt nämlich nur geringe Variationen und beträgt nach ATWATER bei gemischter Kost durchschnittlich etwa 1:0.72 (0.64—0.79).

In den Kot werden teils Reste der genossenen Kost, welche nicht im Darmrohre resorbiert wurden, teils Rückstände der Verdauungsflüssigkeiten, teils zerfallene Darmepithelien und direkte Ausscheidungsprodukte vom Körper abgegeben. Beim hungernden Menschen bildet sich aus den letzteren ein Darminhalt, der pro 24 Stunden etwa 0.11—0.32 g N

enthält. Wenn eine stickstofffreie oder an Stickstoff sehr arme Kost genossen wird, so erscheinen dennoch pro die etwa 0.5—1.4 g N im Kot (RUBNER, RIEDER), welche N-Menge selbstverständlich aus dem Darmselber herrühren muß. Wir können also sagen, daß der Anteil des Darmes an der Kotbildung sehr groß ist und daß rund 1 g des vom Körper als Stoffwechselprodukt abgegebenen Stickstoffes in den Darmentleerungen anzutreffen ist. — In dieser Zahl ist auch der in den Bakterien des Kotes enthaltene Stickstoff inbegriffen.

Da nun ferner Erfahrungen aus dem PAWLOWSchen Laboratorium vorliegen, laut welchen die Absonderung der Verdauungssäfte und ihr N-Gehalt bei verschiedener Kost erhebliche Variationen darbieten, so könnte man versucht sein, die gesamte N-Menge im Kote als ein reines Stoffwechselprodukt aufzufassen. Dem ist indes nicht so, denn vielerlei Beobachtungen haben ergeben, daß bei gewissen Nahrungsmitteln wenigstens ein beträchtlicher Teil des Kotstickstoffes tatsächlich einen Rückstand der Kost darstellt.

In einem gegebenen Falle ist es daher vollständig unmöglich, eine Entscheidung darüber zu treffen, ein wie großer Teil des Kotstickstoffes der einen oder der anderen Quelle entstammt. Daher hat es sich eingebürgert, den Gesamtstickstoff im Kote als einen Rückstand der Nahrung aufzufassen. Auch wenn zugegeben werden muß, daß eine solche Auffassung von rein theoretischem Standpunkte ganz unrichtig ist, so ist sie doch für die Berechnung der Stoffwechselversuche ganz irrelevant, denn wenn wir annehmen, daß der Kot ausschließlich ein Produkt des Stoffwechsels darstellt, so bedeutet dies, daß die gesamte Kost ohne Verlust resorbiert wurde, und umgekehrt, wenn wir den Kot nur als Rückstand der Kost auffassen, so ist die Menge dieser mit der Kotmenge zu vermindern. In beiden Fällen kommen wir aber hinsichtlich der Größe des tatsächlich stattgefundenen Stoffwechsels zu genau demselben Resultat, und ich werde daher bei der vorliegenden Darstellung den Kot als Rückstand der Kost in der Berechnung bringen.

Hinsichtlich der N-freien im Kot abgegebenen Substanzen sei hier nur erwähnt, daß darunter Fett in bemerkenswerter Menge auch bei fettfreier Kost und beim Hunger vorkommt. In letzterem Falle sind 0.6—1.4 g und bei fettfreier Kost 3—7 g pro Tag im Kote nachgewiesen worden. Wenn also der Kot nach Zufuhr von Fett in der Kost keine größere Fettmenge als etwa 7 g pro Tag enthält, so können wir sagen, daß das betreffende Fett im Darmselber fast vollständig ausgenützt worden ist.

Im Kote ist das Verhältnis N:C bei gemischter Kost etwa 1:9.2 (6.8—13.8). Da die N-Menge des Kotes im allgemeinen nicht mehr als 2 g pro Tag beträgt, ist es auch hier in den meisten Fällen genügend, den Kohlenstoff aus dem Stickstoff zu berechnen.

Wie oben bemerkt, findet sich unter normalen Verhältnissen in der Expiration kein Stickstoff als Stoffwechselprodukt und die im Schweiß enthaltene N-Menge ist nur ausnahmsweise von nennenswerter Bedeutung. Die Ausscheidungswege des Stickstoffes sind also die Nieren und der Darm, wie dies am deutlichsten aus den Erfahrungen über das N-Gleichgewicht hervorgeht.

Wenn man einem Tiere eine Zeit lang ein Futter gibt, das Tag für Tag genau die gleiche N-Menge enthält und auch in Bezug auf die N-freien Nahrungsstoffe keine Variationen darbietet, so findet man, daß nach einigen Tagen im Harn und in den Faeces genau soviel Stickstoff (und Schwefel) erscheint, als mit dem

Futter dem Körper zugeführt worden ist. Dieser Zustand heißt N-Gleichgewicht. Als Beispiel davon teile ich hier folgende Versuche von GRUBER mit.

Versuchstag	N-Zufuhr	N-Abgabe; g	Proz.-Differenz	S-Zufuhr; g	S-Abgabe; g
I. 1—5	90.00	89.81	— 0.21	—	—
6—12	131.60	132.75	+ 0.88	—	—
II. 1—2	35.80	36.16	+ 1.00	—	—
3—11	144.50	143.13	— 0.86	—	—
III. 1—7	154.81	153.02	— 0.51	—	—
8—17	213.72	213.26	— 0.21	12.77	12.79

d. Beispiel eines Stoffwechselversuches.

Die folgende Tabelle enthält nach ATWATER eine Zusammenstellung der Einnahmen und Ausgaben bei einem Versuch mit gemischter Kost.

Versuchsdauer: vier Tage. Das Versuchsindividuum, ein 32jähriger Mann von etwa 64 kg Körpergewicht, hielt sich während des Versuches so ruhig wie möglich.

Nahrungsmittel	Gesamtmenge	Einnahmen, Mittel pro Tag; g						
		Wasser	Eiweiß	Fett	Kohlehydrate	N	C	H in organischen Nahrungsmitteln
Fleisch	160	105.6	44.5	6.7	—	7.1	28.4	4.2
Butter	70	7.4	0.8	59.9	—	0.1	43.8	7.1
Abger. Milch	450	405.9	17.1	0.5	22.5	2.8	19.6	2.8
Brot	310	129.3	24.5	8.7	143.5	3.9	84.7	12.7
„Maize breakfast food“	50	2.9	5.5	4.2	36.5	0.9	22.4	3.2
Zucker	64	—	—	—	64.0	—	26.9	4.2
Pfefferkuchen	30	1.4	2.0	2.5	23.3	0.3	13.2	2.0
Wasser	1500	1500.0	—	—	—	—	—	—
Summe	2634	2152.5	94.4	82.5	289.8	15.1	239.0	36.2
		Ausgaben, Mittel pro Tag; g						
Kot	54.7	40.6	5.4	3.7	3.2	0.9	7.4	1.0
Harn	1449.5	1403.1	—	—	—	16.2	12.2	3.5
Respiration und Haut	—	962.8	—	—	—	—	207.3	—
Summe	—	2406.5	—	—	—	17.1	226.9	4.5
Bilanz	—	— 254.0	—	—	—	— 2.0	+ 12.1	+ 31.7

Wenn wir die Ausgaben im Kot als reinen Verlust betrachten (vgl. oben S. 104), so hat der Körper 89.0 g Eiweiß mit 14.2 g N, 78.8 g Fett und 286.6 g Kohlehydrate zu seiner Verfügung gehabt. Im Harn sind 16.2 g N abgegeben, davon entstammen 2.0 g dem Körper selbst und stellen also einen Verlust von 12.5 g Eiweiß dar. Der gesamte Eiweißumsatz ist also 101.5 g gewesen.

Im Eiweiß sind N und C im Verhältnis wie 1 : 3.28 enthalten. In dem zersetzten Eiweiß finden sich also 3.28×16.2 , d. h. in allem 53.1 g C.

Im Harn und in der Respiration fanden sich insgesamt 219.5 g C — es bleiben also für die N-freien Nahrungsstoffe 166.4 g C übrig.

Vom Darmrohre aus wurden 286.6 g Kohlehydrate resorbiert, welche 124.7 g C enthielten. Nun zeigen viele Erfahrungen, welche im folgenden näher erörtert werden sollen, daß die Kohlehydrate im Körper leichter als das Fett verbrennen. Von dem Kohlenstoff aus N-freien Nahrungsmitteln muß also der Kohlehydrat-C in erster Linie in Abzug gebracht werden. Es bleiben also 41.7 g C aus Fett, d. h. 54.6 g Fett sind noch im Körper zersetzt worden.

Der Körper hat also im Mittel pro Tag 101.5 g Eiweiß, 54.6 g Fett und 286.6 g Kohlehydrate zersetzt. Ein Vergleich mit den Einnahmen ergibt unter Berücksichtigung des vom zersetzten Körpereiweiß stammenden C, daß der Körper von seinem Eiweiß 12.5 g verloren, dagegen aber 24.2 g Fett (mit 12.2 + 6.5 g C) angesetzt hat.

§ 2. Die potentielle Energie der Nahrungsstoffe.

Der in einem brennbaren Stoff enthaltene Kraftvorrat wird durch die Wärmemenge, welche bei der Verbrennung dieses Stoffes entsteht und für jeden einzelnen Stoff konstant ist, gemessen. Die kalorimetrisch bestimmten Wärmewerte der wichtigsten hier in Frage kommenden Substanzen (pro 1 g) sind in der folgenden Tabelle enthalten. Alle Angaben beziehen sich auf 1 g, und die Wärmewerte werden hier, wie im folgenden, in großen Kalorien (Kal.) ausgedrückt.

Substanz	Trockene Substanz	Aschefreie Substanz	Autor
Eiweiß ¹⁾	5.754	5.778	RUBNER
Muskel (entfettetes Fleisch)	5.345	5.656	"
Tierisches Fett	—	9.464—9.492	STOHMANN
Butterfett	—	9.231	"
Traubenzucker	—	3.743	"
Milchzucker	—	3.737	"
Rohrzucker	—	3.955	"
Reisstärke	—	4.183	"
Alkohol	—	7.080	BERTHELOT

Wenn Fett oder Kohlehydrate im Körper verbrennen, so werden sie vollständig in Kohlensäure und Wasser oxydiert. Ihr kalorimetrisch bestimmter Wärmewert muß also, wenn das Prinzip der Erhaltung der Energie auch für den lebenden Körper gültig ist, für den Tierkörper gelten.

Ganz anders verhält es sich mit dem Eiweiß. Die Schlußprodukte des Eiweißumsatzes im Körper sind nämlich nicht alle vollständig oxydiert, und die N-haltigen Zersetzungsprodukte repräsentieren noch eine nicht geringe Menge von potentieller Energie. Von dem kalorimetrisch be-

¹⁾ Fleisch mit Wasser, Alkohol und Äther ausgezogen.

stimmten Wärmewert des Eiweißes müssen wir daher, wenn Eiweiß im Körper verbrennt, den Wärmewert der betreffenden Zersetzungsprodukte in Abzug bringen. In dieser Hinsicht ist RUBNER auf folgende Weise zu Wege gegangen.

Er fütterte einen kleinen Hund mit demselben Eiweißmaterial, welches zu der Bestimmung der Verbrennungswärme des Eiweißes gedient hatte, und bestimmte die Verbrennungswärme des entsprechenden Harnes. Diese betrug pro 1 g zersetztes Eiweiß 1.0945 Kal. Ferner bestimmte er die Verbrennungswärme des entsprechenden Kotes, welche pro 1 g Eiweiß gleich 0.1854 Kal. war. Endlich brachte er für die Quellung der Eiweißstoffe und für die Lösung des Harnstoffes noch 0.05 Kal. in Abzug.

Von 1 g trockenem aschehaltigem Eiweiß bleibt also als physiologischer Nutzeffekt $5.754 - [1.0945 + 0.1854 + 0.0500] = 4.424$ Kal.

In analoger Weise wurde der physiologische Nutzeffekt des trockenen entfetteten aschehaltigen Muskels gleich 4.001 Kal. und der bei Hunger zugrunde gehenden Eiweißsubstanz des Körpers gleich 3.842 Kal. gefunden.

Wie schon erwähnt, berechnet man bei Stoffwechseluntersuchungen die Größe des Eiweißumsatzes aus der N-Menge der Exkrete. Die hier angeführten Zahlen ergeben pro 1 g N in den Exkreten: Eiweiß 26.66, Muskel 25.98, bei Hunger zugrunde gehende Substanz 24.94 Kal.

Die Verbrennungswärme des menschlichen Harns beträgt pro 1 g darin enthaltenen Stickstoffes durchschnittlich 8.0 Kal. Pro 1 g N im menschlichen Kot berechnet, variiert die Verbrennungswärme desselben innerhalb weiter Grenzen (66—159 Kal.), ist aber pro 1 g organische Substanz ziemlich konstant, etwa 5.2—7.7, im Mittel 6.5 Kal. (RUBNER, ATWATER, LOEWY).

Bei den meisten Stoffwechseluntersuchungen handelt es sich aber nicht um reines Muskelfleisch, reine Stärke, um eine bestimmte Fettart, usw., sondern die Nahrung stellt ein Gemisch von mehreren verschiedenen Eiweißkörpern, Fettarten und Kohlehydraten dar, und man muß schon sehr zufrieden sein, wenn man durch eine direkte Analyse der betreffenden Kost die Mengen von Eiweiß, Fett und Kohlehydraten bestimmen kann, und wird von vornherein darauf verzichten müssen, die einzelnen Eiweißarten usw. darin zu berücksichtigen, denn eine solche genaue Analyse würde jeden Stoffwechselversuch fast ganz unausführbar machen. RUBNER hat daher aus den vorliegenden Bestimmungen mittlere Werte für die physiologische Verbrennungswärme der Hauptgruppen der organischen Nahrungsstoffe berechnet. Diese Standardzahlen, welche wir im folgenden benutzen werden, sind für

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

Von dem Standpunkte des Prinzips von der Erhaltung der Energie ist von vornherein anzunehmen, daß diese theoretisch berechneten Wärmewerte auch für den lebendigen Körper richtig sein müssen. In

der Tat besitzen wir direkte experimentelle Beweise dafür, Beweise, welche außerdem dadurch, daß sie die Richtigkeit dieses Postulates dartun, für die ganze Physiologie von der größten Bedeutung sind.

Schon im Jahre 1883 zeigte RUBNER durch eine lange Versuchsreihe, deren Einzelheiten hier nicht angeführt werden können, daß die verschiedenen organischen Nahrungsstoffe einander in Gewichtsmengen vertreten, welche nahezu gleich großen Wärmewerten entsprechen.

Hierdurch war das obige Postulat zur Genüge erfüllt. RUBNER setzte die betreffenden Untersuchungen aber noch weiter fort (1894) und bestimmte an Hunden zu gleicher Zeit kalorimetrisch die Wärmeabgabe, sowie in der oben dargestellten Weise den Gesamtstoffwechsel und berechnete aus dem letzteren nach den Wärmewerten der Nahrungsstoffe die Größe der Wärmebildung im Körper. Es ergab sich dabei, daß die mittlere Differenz zwischen der aus dem Stoffwechsel berechneten Wärmeproduktion und der kalorimetrisch bestimmten Wärmeabgabe in acht Versuchsreihen von insgesamt 46 Tagen nur 0.30 Prozent betrug.

Ähnliche Resultate hat ATWATER in sehr sorgfältigen Versuchen am Menschen bei gemischter Kost erzielt. Hier wurden nicht allein die Kost und sämtliche Ausscheidungen analysiert, sondern auch der kalorische Wert der Kost, des Harns und des Kotes direkt bestimmt, sowie die gleichzeitige Wärmeabgabe kalorimetrisch gemessen.

Bei der Berechnung seiner Versuche nimmt ATWATER an, daß die aus dem Darne resorbierten Nahrungsstoffe in erster Linie verbrennen, daß ein Plus oder Minus an Stickstoff als Eiweiß und ein Plus oder Minus an Kohlenstoff aus N-freien Nahrungsstoffen als Fett berechnet werden darf. Die ganze Rechnung gestaltet sich also z. B. folgendermaßen:

Einnahmen	A Kal.
Ausgaben im Harn	B Kal.
Ausgaben im Kot	C Kal.
Dem Körper zur Verfügung	A — (B + C) Kal.
Dazu für im Körper angesetztes Fett	D Kal.
Davon für zersetztes Körpereiweiß	E Kal.
Berechneter Umsatz	A — (B + C) + D — E Kal.

In folgender Tabelle habe ich ohne jede Auswahl einige von ATWATER in dieser Weise berechnete Zahlen für die Größe der Wärmebildung im Körper mit den von ihm direkt gefundenen zusammengestellt. Außerdem habe ich nach seinen Angaben über die bei jedem Versuch stattgefundene Zersetzung von Eiweiß, Fett und Kohlehydraten die Wärmebildung berechnet, um an der Hand seines Beobachtungsmaterials die Zuverlässigkeit der Standardzahlen zu prüfen. Auch diese Resultate sind in der Tabelle eingetragen.

Da sich die von ATWATER benutzte Kalorie auf eine Wassertemperatur von 20° C. bezieht, und also etwa 1 Proz. niedriger als die gewöhnlich angewandte (0° C.) ist, habe ich bei dieser Berechnung folgende Zahlen benutzt: 1 g Eiweiß = 4.2, 1 g Fett = 9.4, 1 g Kohlehydrat = 4.15 Kal.

Mittel pro Tag:

Vers.- No.	Dauer Tage	A	B	C	D	E	F
		Wärmebildung berechnet von Atwater; Kal.	Wärmeab- gabe direkt bestimmt; Kal.	Differenz zwischen A und B; Proz.	Mittel von A und B; Kal.	Wärmebildung berechnet von mir; Kal.	Differenz zwischen D und E; Proz.
Ruhe							
5	4	2482	2379	-4.1	2430	2501	+2.9
7	4	2434	2394	-1.6	2414	2480	+2.7
8	4	2361	2287	-3.2	2324	2359	+1.5
9	4	2277	2309	+1.4	2293	2292	-0.04
10	4	2268	2283	+0.7	2272	2277	+0.2
13	3	2112	2151	+1.8	2131	2125	-0.3
14	4	2131	2193	+2.9	2162	2127	-1.6
23	3	2216	2176	-1.8	2196	2154	-1.9
24	3	2238	2272	+1.5	2255	2197	-2.6
21	3	2304	2279	-1.1	2291	2300	+0.4
25	3	2242	2244	+0.1	2243	2270	+1.2
26	3	2043	2085	+2.0	2064	2038	-1.3
28	3	2067	2079	+0.6	2073	2071	-0.1
Mittel	45	2244	2241	-0.1	2243	2245	+0.1
Arbeit							
6	4	3829	3726	-2.7	3777	3819	+1.1
11	4	3901	3932	+0.8	3916	3936	+0.5
29	3	3515	3589	+2.1	3552	3549	-0.1
31	3	3439	3420	-0.6	3430	3434	+0.1
32	3	3573	3565	-0.2	3569	3553	-0.5
34	3	3629	3587	-1.2	3608	3605	-0.1
Mittel	20	3647	3637	-0.3	3642	3649	+0.2
Gesamt- Mittel	65	2688	2682	-0.2	2685	2689	+0.2

Die größte Differenz zwischen A und B beträgt 4.1 Proz., die geringste 0.1 Proz. Im Mittel aller Ruheversuche ist der Unterschied 0.1 Proz., im Mittel aller Arbeitsversuche 0.3 Proz.

Durch RUBNERS und ATWATERS Versuche ist also experimentell nachgewiesen, daß die Nahrungsstoffe bei ihrer Verbrennung im Körper dieselbe Wärmemenge entwickeln, als wenn sie außerhalb des Körpers verbrennen.

Aus einem Vergleich zwischen den Stäben D und E in der obigen Tabelle folgt endlich, daß die kalorische Berechnung des Stoffwechsels, unter Anwendung der angegebenen Standardzahlen für die Verbrennungswärme der organischen Nahrungsstoffe, sehr befriedigende Resultate betreffend die Größe der tatsächlichen Wärmeproduktion ergibt.

§ 3. Der Stoffwechsel beim Hunger.

Der Stoffwechsel gestaltet sich in quantitativer Beziehung am einfachsten beim Hunger, wenn der Körper ausschließlich von dem in ihm

aufgespeicherten Verbrennungsmaterial lebt. Es ist deshalb angezeigt, die Besprechung der Stoffwechselfvorgänge mit der Darstellung des Hungerstoffwechsels zu beginnen.

a. Der allgemeine Zustand beim Hunger.

Im allgemeinen stellt man sich vor, daß der Hungerzustand ein sehr peinlicher sei. Dies ist jedoch nicht der Fall. Sowohl Beobachtungen an hungernden Tieren, wie auch die in der letzten Zeit an Menschen ausgeführten Hungerversuche ergeben, daß von wirklichen Schmerzen keine Rede sein kann.

Im Anfang, am ersten Hungertage stellt sich das Hungergefühl besonders zu den gewöhnlichen Eßzeiten ein, verschwindet aber im weiteren Verlauf des Hungers bald, so daß es sogar eintritt, daß das Individuum, wenn ihm wieder zu essen gestattet wird, anfangs keine eigentliche Eßlust hat. Es kann weiter der Fall sein, daß während des Hungers von Zeit zu Zeit Magenstörungen der einen oder anderen Art auftreten, diese sind aber in der Regel nur ziemlich unbedeutend.

Auch nach Wasser haben hungernde Tiere und Menschen kein großes Bedürfnis. Es kann geschehen, daß hungernde Hunde, auch wenn ihnen Wasser geboten wird, nicht trinken. Und auch Menschen geben beim Hunger viel mehr Wasser von sich, als sie zu sich nehmen.

Was für den Hungerzustand dagegen besonders charakteristisch ist, ist die fortwährend zunehmende Kraftlosigkeit. Tiere, die längere Zeit gehungert haben, liegen meist schlafend in ihrem Käfig, und endlich bildet sich ein schlafsüchtiger Zustand aus. Die Fähigkeit zu gehen und zu stehen nimmt mit jedem Tage mehr und mehr ab, während die nervösen Funktionen noch vollkommen intakt zu sein scheinen. Kurze Zeit vor dem Tode liegen aber die Tiere paralytisch wie leblose Massen da. Es treten Störungen in der Respiration ein, bis diese immer langsamer und langsamer wird und endlich für immer stillsteht.

Daß unter Umständen die Adynamie, trotz lange andauerndem Hunger, nicht besonders ausgeprägt ist, geht vor allem aus den Beobachtungen an Succi hervor. Dieser hungerte 30 Tage lang und wurde dabei von LUCIANI beobachtet. Am zwölften Hungertage konnte er einen Ritt von 1 Stunde 40 Minuten machen; am selben Abend ging er viel im Zimmer umher, machte einen Dauerlauf von acht Minuten mit drei jungen Studenten und hielt noch eine Fechtübung aus. An diesem Tage hatte er 19 900 Schritte gemacht. Am dreiundzwanzigsten Hungertage besuchte er am Abend Volksspiele, machte hier zwei Gänge auf Säbel, den er mit Ausdauer, Kraft und Gewandtheit führte. An diesem Tage hatte er 7 000 Schritte gemacht.

Die Pulsfrequenz nimmt während des Hungers bei Ruhe in einem sehr geringen Grade ab. Schon bei geringfügigen Bewegungen nimmt sie aber in einem viel höheren Grade als normal zu.

Die Körpertemperatur (Rectum) hält sich lange Zeit normal oder sinkt um etwa 0.1° — 0.3° C.; erst in den letzten (3—9) Tagen vor dem Tode sinkt sie bis zum Eintritt des Todes rasch und jäh.

Das Körpergewicht nimmt ganz allmählich ab. Bei den länger dauernden Hungerversuchen an Menschen betrug die mittlere tägliche Gewichtsabnahme während der ersten 5—10 Tage in Prozenten des Anfangsgewichtes etwa 1.0—1.5.

Während des Hungers bildet sich aus zerfallenen Darmepithelien und aus den Verdauungssäften ein Inhalt (vgl. Kap. VII), der entweder während des Hungers oder nach demselben entleert wird. Nach den Beobachtungen an hungernden Menschen ist die Menge dieses Hungerkotes berechnet pro die frisch 9.5—22.0 g, trocken 3.8—2.0;

die darin enthaltene N-Menge 0,316—0,113, das Ätherextrakt 1,35—0,44 g, die Asche 0,48—0,25 g. Die mikroskopische Untersuchung des Kotes zeigt in einer feinkörnigen amorphen Grundsubstanz sehr zahlreiche, feine, nadelförmige, zum Teil gebogene Kristalle aus Fettsäuren, aber keine eigentlichen Formbestandteile.

b. Der Stoffwechsel beim Hunger.

Beim Hunger sinkt der Gesamtstoffwechsel vom ersten Tage an allmählich immer mehr herab. Berechnet pro Kilogramm Körpergewicht ist aber die tägliche Abnahme des Stoffwechsels nur verhältnismäßig gering und bleibt eine lange Zeit hindurch etwa auf dem im Anfange der Hungerperiode erreichten Minimum. Als Belege teile ich die Ergebnisse eines fünftägigen Hungerversuches am Menschen mit.

	Körpergewicht; kg	N	Zersetzt; g			Gesamtumsatz Kal.	Gesamtumsatz pro kg Körpergewicht Kal.
			Fett	Kohlehydrate	Alkohol		
Letzter Eßtag . . .	67.8	23.41	87	267	28	2705	39.9
Erster Hungertag . .	67.0	12.17	206	—	—	2220	33.2
Zweiter Hungertag . .	65.7	12.85	192	—	—	2102	32.0
Dritter Hungertag . .	64.9	13.61	181	—	—	2024	31.2
Vierter Hungertag . .	64.0	13.69	178	—	—	1992	31.1
Fünfter Hungertag . .	63.1	11.47	181	—	—	1970	31.2
Erster Eßtag . . .	64.0	25.44	64	250	22	2437	38.1
Zweiter Eßtag . . .	65.6	18.07	72	248	37	2410	36.8

Bei der Berechnung dieser Versuche habe ich, wie auch sonst üblich, angenommen, daß beim Hunger die Gesamtmenge des aus N-freien Substanzen herrührenden Kohlenstoffes aus Fett stamme. Nun enthält der Körper aber zu Beginn des Hungers eine gewisse Menge Glykogen, dessen Verbrennungswärme, pro g C berechnet, geringer ist als die des Fettes. Während der ersten Hungertage geht dieses Glykogen wesentlich zugrunde und ein Teil des als Fett berechnenden Kohlenstoffes stammt unzweifelhaft aus diesem Glykogen. Also sind unsere Zahlen für den Gesamtstoffwechsel während der beiden ersten Hungertage wenigstens etwas zu groß, und es ist daher möglich, daß sich der Körper schon vom ersten oder zweiten Hungertage an auf den Minimalverbrauch einstellt.

Dieser minimale Stoffwechsel darf indes nicht als etwas dem Hunger an sich Spezifisches aufgefaßt werden, denn entsprechende Zahlen werden auch dann erhalten, wenn ein nüchterner Mensch, d. h. ein Mensch, der seit etwa 12 Stunden nichts genossen hat, eine vollständige körperliche Ruhe beobachtet.

Um in die Stoffwechselvorgänge beim Hunger tiefer einzudringen, ist es nötig, die dabei stattfindende Zersetzung von Eiweiß und von Fett näher zu erörtern. Über den Anteil der im Körper aufgespeicherten Kohlehydrate bei dieser Zersetzung können wir zur Zeit nichts Näheres sagen, und jedenfalls muß derselbe als unbedeutend im Vergleich zu dem des Fettes aufgefaßt werden.

Betreffend die Zersetzung des Eiweißes ergeben die hierher gehörigen Erfahrungen, daß sie bei gut ernährten, fettreichen Tieren allmählich von

Tag zu Tag bis zum Tode abnimmt, während bei schlechter ernährten, mageren Tieren nach einer vorläufigen Abnahme im weiteren Verlauf des Hungers eine zuweilen sehr beträchtliche Zunahme der Eiweißzersetzung erscheint.

Auch beim Menschen hat man die weitgehende, wenn auch unter verschiedenen Schwankungen erfolgende Abnahme der Eiweißzersetzung konstatiert: in dem 30-tägigen Hungerversuch an Succi betrug die N-Abgabe am 10. Hungertage 49 Proz., am 20. Tage 32 Proz. und am 29. Tage 30 Proz. ihres Anfangswertes. Beim Menschen begegnet uns außerdem das eigentümliche Verhalten, daß die N-Abgabe im Harn vom 1. bis zum 3. oder 4. Hungertage zunimmt, um dann wieder abzunehmen (s. die Tabelle S. 111). Die Ursache dieser Erscheinung dürfte hauptsächlich darin liegen, daß das im Körper abgelagerte Glykogen am 1. Hungertage einen Teil des Eiweißes vor der Zersetzung schützt; es wird aber an diesem Hungertage größtenteils zersetzt, so daß am 2. Hungertage seine schützende Wirkung wesentlich wegfällt und dabei mehr Eiweiß angegriffen wird. Hierdurch muß aber der Körper an disponiblen Eiweiß verarmen, die Eiweißzersetzung nimmt daher wieder ab, und von nun an wird die Verbrennung im Körper in einem größeren Umfange durch das Fett unterhalten, vorausgesetzt, daß der Körper nicht sehr fettarm ist (PRAUSNITZ).

Aus den im nächsten Paragraphen zusammengestellten Erfahrungen über den Stoffwechsel bei Zufuhr von Nahrung wissen wir, daß das aus der Nahrung aufgenommene Eiweiß leichter als alle anderen organischen Nahrungsstoffe im Körper zersetzt wird. Beim Hunger beträgt der Anteil des Eiweißes am Gesamtstoffwechsel (nach Kalorien berechnet) bei gut ernährten Tieren indes nur etwa 7—17 Prozent. Da dieses Eiweiß den Geweben selbst entstammt, folgt, daß diese bei weitem nicht so leicht als das Nahrungseiweiß zerfallen, oder richtiger, daß sie nur in verhältnismäßig geringer Menge Eiweiß von sich selber abgeben.

Von großem Interesse ist die Steigerung der Eiweißzersetzung, welche bei mageren Tieren im späteren Verlauf des Hungers auftritt und bis kurz vor dem Tode andauert. VORR, welcher diese Erscheinung zuerst beobachtete, erklärte dieselbe durch die Annahme, daß das im Körper vorhandene Fett zum großen Teil verbraucht war, weswegen nun Eiweiß in größerer Menge bei der Verbrennung eintreten müßte, um den Anforderungen des Körpers zu genügen. Diese Schlußfolgerung wurde z. B. durch folgenden Versuch an Kaninchen von RUBNER bestätigt. N-Abgabe pro Tag: 1.—3. Tag: 1.67 g; 4.—5. Tag: 1.46 g; 6.—8. Tag: **3.21 g**. Fettzersetzung pro Tag: 2. Tag: 10.3 g; 4. Tag: 10.3 g; 8. Tag: **2.4 g**. In derselben Richtung sprechen auch Versuche, bei welchen hungernden Tieren subkutan oder durch die Schlundsonde N-freie Nahrungsstoffe beigebracht worden sind; dabei ist es nämlich in vielen Fällen gelungen, dem Auftreten der betreffenden prämortalen Steigerung der Eiweißzersetzung in der Tat vorzubeugen (KOLL, KAUFMANN).

Man darf sich indes nicht vorstellen, daß da, wo die prämortale Steigerung auftritt, alles Körperfett verbraucht sei, denn im Gegenteil findet man bei verhungerten Tieren immer etwas Fett, und zwar zuweilen in nicht ganz geringer Menge. Es fragt sich daher, ob das obenerwähnte Erklärungsprinzip vollständig genügt oder ob nicht auch andere Umstände bei dieser Erscheinung beteiligt sind. In dieser Hinsicht hat SCHULZ auf ein infolge des Hungers eintretendes, plötzlich stattfindendes Absterben von Zellen hingewiesen; es ließe sich auch denken, daß die Fähigkeit der durch den Hunger beschädigten Körperzellen, Fett zu zersetzen, ganz allmählich abnehme und daher Eiweiß in größerer Menge angegriffen würde. Auch wäre es nicht unmöglich, daß das Frei-

machen des Fettes aus den Fettzellen in irgendeiner Weise erschwert und also die Speisung der Gewebe mit Fett ungenügend würde. Da endlich der Stoffwechsel beim hungernden Tiere demjenigen bei Nahrungszufuhr gegenüber vielerlei Besonderheiten darbietet, so könnte es auch der Fall sein, daß die prämortale Steigerung des Eiweißzerfalles durch eine Art von Selbstvergiftung (Autointoxikation) bedingt wäre.

Wenn nach Ende des Hungers dem Körper wieder Nahrung verabreicht wird, zeigt er ein ausgesprochenes Vermögen, die erlittenen Verluste zu ersetzen, und lagert nun viel Eiweiß und Fett ab. In dem oben angeführten fünftägigen Hungerversuche am Menschen verlor die Versuchsperson während des Hungers 399 g Eiweiß, 938 g Fett, 37 g Aschebestandteile und 3829 g Wasser. Bei einer sehr reichlichen Kost, aus welcher täglich 4141 Kal. resorbiert wurden, zersetzte sie im Mittel von zwei Tagen nur 2424 Kal., und es wurden während dieser zwei Tage dem Körper 20 Prozent des verlorenen Eiweißes, 36 Prozent des verlorenen Fettes, 71 Prozent des verlorenen Wassers, sowie 69 Prozent der verlorenen Aschebestandteile zurück-erstattet.

c. Der Substanzverlust der verschiedenen Organe beim Hunger.

Beim Hunger lebt der Körper auf Kosten seiner eigenen Substanz und seiner eigenen Organe. Von vornherein liegt es am nächsten anzunehmen, daß hierbei die Organe, in welchen die größte Arbeit stattfindet, auch im größten Umfange zerstört werden sollten. Dem aber ist nicht so, im Gegenteil scheinen gerade diese Organe die geringsten Verluste an Substanz zu erleiden, während die Substanzverluste bei denjenigen Organen am größten sind, welche beim Hunger nur wenig oder gar nicht in Anspruch genommen werden.

Wenn dieses Ergebnis richtig ist — und ich gebe zu, daß die direkten Beobachtungen über den Gewichtsverlust der Organe beim Hunger noch sehr dürftig sind — so würde daraus folgen, daß beim Hunger die Organe ihre Arbeit nicht auf Kosten ihrer eigenen Substanz ausführen, sondern daß die Sache etwa folgendermaßen liegt. Beim Hunger geben alle Organe des Körpers ihre Beiträge zum Unterhalt des Gesamtkörpers ab; die Organe aber, deren Tätigkeit für die Erhaltung des Lebens vor allem maßgebend ist, benutzen diese Beiträge zu ihren Leistungen und arbeiten also auf Kosten der übrigen Organe; ihr Nahrungszustand leidet weniger, und sie nehmen daher verhältnismäßig wenig an Gewicht ab.

Diese Auffassung gewinnt durch gewisse Erfahrungen eine nicht zu unterschätzende Stütze. An der erwähnten Extrabesteuerung der Organe beim Hunger nehmen auch die Knochen teil. E. Vorr fütterte Tauben mit kalkarmen, aber sonst genügendem Futter; sie befanden sich sehr gut dabei und wurden nach einiger Zeit getötet. Bei der Sektion stellte es sich heraus, daß diejenigen Knochen, welche bei den Bewegungen der Tiere benutzt wurden, normal waren, während dagegen andere Knochen, wie z. B. das Brustbein und der Schädel, spröde und zum Teil sogar durchlöchert waren. Da die Kost die zum Unterhalt der Knochen nötige Kalkmenge nicht enthielt, wurde Kalk von den „ruhenden“ Knochen an die „tätigen“ Knochen abgegeben.

Ein vielleicht noch interessanteres Beispiel liefern uns MIESCHERS Untersuchungen am Rheinlachs. Dieser kommt in dem besten Nahrungszustand aus dem Meere, lebt dann aber 6—9 Monate lang in süßem Wasser, ohne irgendwelche Nahrung zu genießen. Während dieser Zeit magert er natürlich ungeheuer ab, seine Muskelmasse verschwindet in hohem Grade — aber die Generationsorgane werden um so stärker entwickelt.

Früher oder später kommt aber der Zeitpunkt, wo die Tätigkeit der für das Leben wichtigsten Organe und die notwendige Wärmebildung im Körper nicht mehr in genügendem Umfange stattfindet. Wenn die Tiere in Watte gebettet werden und ihr Wärmeverlust solcher Weise herabgesetzt wird, können sie noch eine kurze Zeit am Leben erhalten werden; es dauert aber nunmehr nicht lange, bis auch die Atmung und die Herz-tätigkeit sistieren, und das Tier stirbt im Zustande der größten Erschöpfung.

§ 4. Der Stoffwechsel bei Zufuhr von Nahrung.

Bei Zufuhr von Nahrung erweist sich in erster Linie die eigentümliche Stellung des Eiweißes den anderen organischen Nahrungsstoffen gegenüber als sehr bemerkenswert.

Wenn wir einem Hunde nicht zu wenig Eiweiß geben, ihm aber Kohlehydrate und Fett ganz entziehen, so zeigt es sich, daß der Körper unter geeigneten Umständen von sich selbst nichts verliert, sondern in stofflichem Gleichgewicht bleibt, indem Ausgaben und Einnahmen sich vollständig decken. Wenn aber der Hund kein Eiweiß, sondern nur Kohlehydrate und Fett in reichlichster Menge bekommt, so tritt ein Gleichgewichtszustand nie ein, der Körper scheidet fortwährend N-haltige Zersetzungsprodukte aus, das Eiweiß geht bei ihm fortwährend zugrunde, und er stirbt endlich an Eiweißhunger nach einer Zeit, die aber doch etwas länger ist als die, innerhalb welcher der Tod bei vollständiger Karenz eintritt.

Da wir betreffs der chemischen Vorgänge bei der Stoffzersetzung keinen wesentlichen Unterschied zwischen dem Hunde und dem Menschen voraussetzen können, ist es theoretisch sehr wohl denkbar, daß auch der Mensch sich ausschließlich mit Eiweiß ernähren könnte. Indes kommt hier auch die Leistungsfähigkeit der Verdauungsorgane in Betracht: diese vermögen es beim Menschen nicht, Eiweiß in solchen Mengen zu verdauen und an das Blut abzugeben, wie sie für den Unterhalt des Körpers notwendig sind, und daher ist der Mensch gezwungen, in seiner Kost immer N-freie Nahrungsstoffe neben dem Eiweiß zu genießen.

a. Die Eiweißzersetzung bei Zufuhr verschiedener Eiweißmengen.

Diese Ausnahmestellung des Eiweißes veranlaßt uns, die Bedingungen der Eiweißzersetzung im Körper in erster Linie zu besprechen. Wir beginnen mit der Untersuchung, wie die dem Körper zugeführte Eiweißmenge auf die Eiweißzersetzung einwirkt.

Die folgende Zusammenstellung einer Versuchsreihe von BISCHOFF und VORR möge zur Orientierung dienen. Das Tier bekam nur Fleisch, das von Fett, Knochen, Knorpeln usw. sorgfältig befreit war. Der N-Gehalt des

Fleisches wird zu 3.4 Prozent geschätzt (entsprechend etwa 21 Prozent Eiweiß im Fleisch.¹⁾)

Nr.	N-Aufnahme pro Tag; g	N-Abgabe pro Tag; g	N-Bilanz pro Tag; g	Nr.	N-Aufnahme pro Tag; g	N-Abgabe pro Tag; g	N-Bilanz pro Tag; g
1	61.2	57.5	+3.7	6	10.2	15.4	-5.2
2	51.0	51.4	-0.4	7	6.0	12.5	-6.5
3	40.8	41.9	-1.1	8	0	7.7	-7.7
4	30.6	37.1	-6.5	9	61.2	58.4	+2.8
5	20.4	23.1	-2.7	10	85.0	81.4	+3.6

Aus dieser und anderen ähnlichen Versuchsreihen geht unbedingt hervor, daß bei vermehrter Zufuhr von Eiweiß auch der Zerfall des Eiweißes im Körper zunimmt, und zwar wird die ganze oder, bei sehr großen Eiweißmengen, fast die ganze zugeführte Eiweißquantität im Körper zersetzt; nur bei sehr großen Eiweißmengen bleibt ein Teil des Eiweißes im Körper zurück (vgl. Nr. 1, 9, 10).

In wesentlich derselben Weise verhält sich der Eiweißumsatz auch in dem Falle, wenn das Futter nebst Eiweiß N-freie organische Nahrungsstoffe enthält, wie dies z. B. aus den folgenden Reihen hervorgeht:

Nr.	Futter pro Tag:		N-Abgabe pro Tag; g	N-Bilanz pro Tag; g	Nr.	Futter pro Tag:		N-Abgabe pro Tag; g	N-Bilanz pro Tag; g
	N; g	Fett; g				N; g	Stärke; g		
1.	5.1	250	7.9	-2.8	1.	23.8	150	26.3	-2.5
2.	8.5	250	9.2	-0.7	2.	20.4	150	23.1	-2.7
3.	15.3	250	11.7	+3.6	3.	14.6	200	18.8	-4.2
4.	17.0	250	15.1	+1.9	4.	8.8	250-350	13.4	-5.6
5.	25.5	250	22.4	+3.1	5.	5.1	350-430	10.7	-5.6
6.	34.0	250	29.8	+4.2	6.	0	450	5.7	-5.7
7.	42.5	250	39.2	+3.3					
8.	51.0	250	47.0	+4.0					

Wie der Körper sehr verschiedene Quantitäten Eiweiß zersetzen kann, so kann er sich auch mit sehr verschiedenen Quantitäten Eiweiß in N-Gleichgewicht (vgl. oben S. 104) setzen.

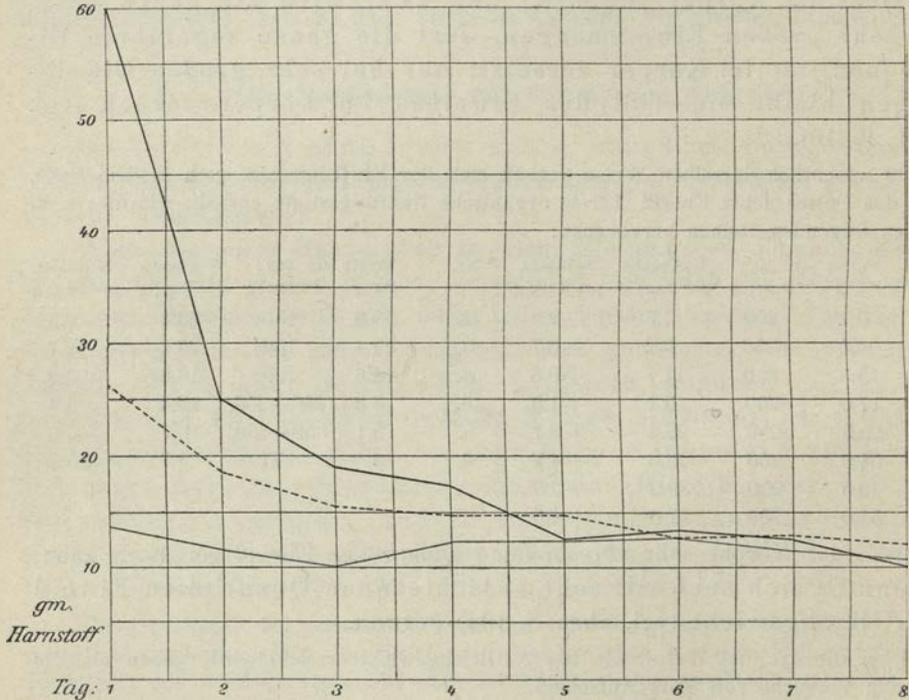
Über die Art und Weise, wie das N-Gleichgewicht erreicht wird, geben uns die folgenden Versuche von VOIT Aufschluß.

Fall I.				Fall II.			
Tag	N-Aufnahme pro Tag; g	N-Abgabe pro Tag; g	N-Bilanz pro Tag; g	Tag	N-Aufnahme pro Tag; g	N-Abgabe pro Tag; g	N-Bilanz pro Tag; g
1	17.0	18.6	-1.6	1	51.0	51.0	0
2	51.0	41.6	+9.4	2	34.0	39.2	-5.2
3	51.0	44.5	+6.5	3	34.0	36.9	-2.9
4	51.0	47.3	+3.7	4	34.0	37.0	-3.0
5	51.0	47.9	+3.1	5	34.0	36.7	-2.7
6	51.0	49.0	+2.0	6	34.0	34.9	-0.9
7	51.0	49.3	+1.7				
8	51.0	51.0	0				

¹⁾ Hier und im folgenden habe ich, um den Vergleich der verschiedenen Tabellen zu erleichtern, die Originalangaben, welche sich auf „Fleisch“ beziehen, in Stickstoff umgerechnet.

Beide Versuche sind an demselben Tiere ausgeführt worden. Bei Fall I hatte das Tier vorher eine Zeit lang 17 g N (in 500 g Fleisch) pro die bekommen; es war mit dieser Fleischmenge nicht im N-Gleichgewicht, denn es setzte noch am letzten Tage dieser Fütterung 1.6 g N von seinem eigenen Körper zu. Jetzt wird die N-Zufuhr auf 51 g gesteigert; der N-Umsatz steigt sogleich an, erst am siebenten Tage ist das N-Gleichgewicht eingetreten, und während dieser Zeit sind 26.4 g N im Körper zurückgeblieben.

Was ist aus dieser N-Menge geworden? Sie könnte sich als totes Eiweiß oder als lebendiges Protoplasma, oder auch in Form von Zersetzungsprodukten im Körper vorfinden. Daß die letztere Möglichkeit in der Wirklichkeit nicht realisiert ist, geht aus verschiedenen Versuchen von Voit mit großer Wahrscheinlichkeit hervor. Die Frage, ob der Stickstoff als Eiweiß oder als Protoplasma im Körper aufgespeichert worden ist, werden wir später etwas näher erörtern.



Figur 40. Drei Versuche über die Harnstoffabgabe beim hungernden Hunde, nach Voit. Die Kost enthielt vor dem Hunger in ——— 2500 g Fleisch, in - - - - - 1500 g Fleisch, in nur wenig Eiweiß.

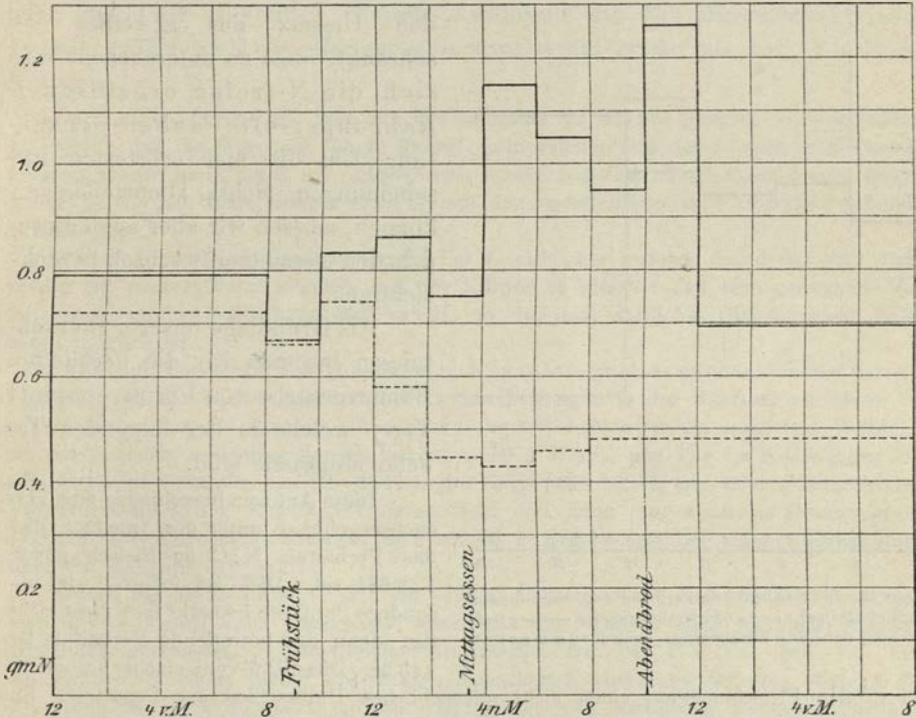
Fall II stellt das Spiegelbild des ersten Falles dar. Hier hat das Tier vorher 51 g N (in 1500 g Fleisch) bekommen und ist dabei im N-Gleichgewicht gewesen. Jetzt wird die N-Zufuhr auf 34 g herabgesetzt. Schon am ersten Tage ist die N-Abgabe geringer als vorher, und während der folgenden Tage sinkt sie immer mehr herab, so daß das Tier am fünften Tage dem N-Gleichgewicht sehr nahe ist. Während dieser Tage hat das Tier 14.8 g N von seinem Körper abgegeben.

Eine entsprechende Erscheinung tritt auch in Bezug auf die N-Abgabe während der ersten Hungertage hervor. Wenn man ein und dasselbe Tier entweder nach reichlicher oder nach spärlicher Fütterung mit Fleisch hungern läßt, so verhält sich die N-Abgabe im Harn während der ersten Tage sehr verschieden: je größer die Eiweißzufuhr vor dem Hunger war, um so größer ist auch die N-Abgabe während der ersten Hungertage. Sie nimmt aber schnell ab, und nach etwa fünf Tagen ist die N-Abgabe gleich groß, wie auch das frühere Futter zusammengesetzt gewesen sein mag (vgl. Fig. 40).

Verschiedene Umstände sprechen nun dafür, daß die betreffende N-Abgabe vom Körper selbst nicht aus N-haltigen, im Körper von früheren Tagen zurückgebliebenen Zersetzungsprodukten stammt, sondern daß dieselbe davon bedingt ist, daß beim Übergang von einem N-reichen zu einem N-armen Futter bzw. Hunger eine gewisse Menge des im Körper aufgespeicherten Eiweißes zugrunde geht, bis sich der Körper der geringeren Eiweißzufuhr angepaßt hat.

Ganz in derselben Weise als bei alleiniger Fleischkost stellt sich der Körper in dem Fall, wenn das Futter auch N-freie Nahrungsstoffe enthält, in N-Gleichgewicht.

Die Tatsache, daß die Eiweißzersetzung vor allem von der Eiweißzufuhr abhängig ist, wird in sehr interessanter Weise durch Untersuchungen über die N-Abgabe während der verschiedenen Stunden des Tages bestätigt. Die stündliche N-Abgabe erweist sich



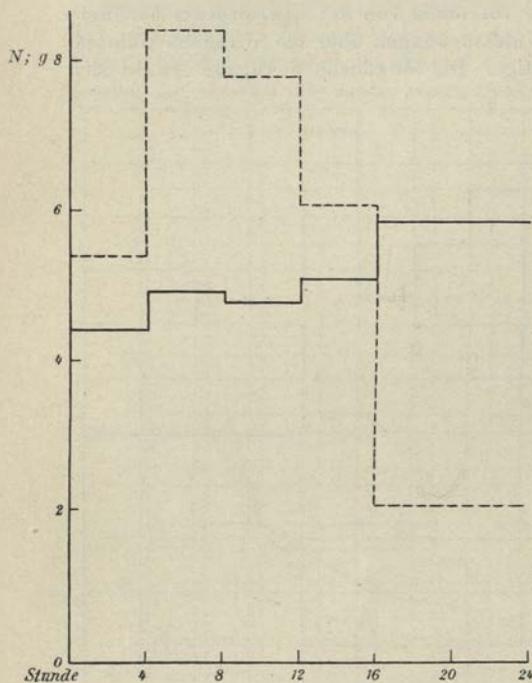
Figur 41. Die N-Abgabe im Harn während Perioden von zwei Stunden, nach Tengwall.
 ————— gewöhnliche Kost; - - - - - Hunger.

nämlich in einem sehr hohen Grade von der N-Resorption aus dem Darm abhängig. Als Beispiel mögen die Kurven (Fig. 41) dienen. Diese stellen die N-Abgabe im Harn während Perioden von zwei Stunden dar (für die Zeit zwischen zwölf Uhr abends bis acht Uhr vormittags wurde der Harn nur in einer Portion gesammelt, die Kurven geben also für diese Zeit die mittlere N-Abgabe pro zwei Stunden an). Die unterbrochene Linie bezieht sich auf die N-Abgabe beim Hunger. Wir sehen, wie die Kurve mit einigen ganz unbedeutenden Schwankungen vom Maximum am Anfang der Beobachtungsdauer auf ein Minimum am Ende derselben herabsinkt. Die ausgezogene Linie stellt die N-Abgabe bei gewöhnlicher Kost dar. In dieser Kurve ist der Einfluß der Mahlzeiten auf die N-Abgabe sehr deutlich ausgeprägt.

In Übereinstimmung hiermit steht die Tatsache, daß sich der zeitliche Verlauf der Eiweißzersetzung in ganz anderer Weise gestaltet, wenn man (am Hunde) das Futter statt einmal am Tage auf mehrere Mahlzeiten verteilt darreicht. Im ersten Falle wird

binnen einer verhältnismäßig kurzen Zeit eine große Eiweißmenge aus dem Darm resorbiert: die Eiweißzersetzung steigt rapid an, um am Ende des Tages wieder tief herabzusinken. Bei fraktionierter Fütterung und also allmählich stattfindender Resorption hält sich dagegen die Eiweißzersetzung auf einer mittleren Höhe und sinkt nie so tief herab wie im ersten Falle (vgl. Fig. 42).

Die Summe des täglich abgegebenen Stickstoffes scheint (bei gleicher Zufuhr) bei fraktionierter Darreichung etwas geringer als bei einmaliger zu sein.



Figur 42. Die N-Abgabe in Perioden von vier Stunden nach einmaliger - - - - oder fraktionierter ——— Darreichung derselben Eiweißmenge, nach Krummacher.

bei großen Fleischmengen, einen nicht unerheblichen Unterschied der Resultate. So entspricht einer N-Abgabe von 85.4 g N (Futter: 2500 g Fleisch) nach dem ersten Verhältnis 314.6, nach dem zweiten 280.1 g Kohlenstoff im Eiweiß. Wenn die Versuchsergebnisse nach jener berechnet werden, wird eine zu große C-Menge auf das Eiweiß kommen und die Menge des aus N-freien Substanzen stammenden Kohlenstoffes zu gering werden. Hier und im folgenden teile ich die Ergebnisse von PETTENKOFER und VOIT nach dem Verhältnis $N:C = 1:3.28$ umgerechnet mit.

Nr.	N im Futter; g	N-Abgabe; g	N-Bilanz pro Tag; g	Fettbilanz pro Tag; g	Gesamtstoffwechsel; Kal.
1.	0	5.6	- 5.6	- 98	1067
2.	17	20.4	- 3.4	- 61	1106
3.	34	36.7	- 2.7	- 43	1360
4.	51	51.0	0	- 24	1552
5.	61	59.7	+ 1.3	- 36	1893
6.	68	69.5	- 1.5	+ 8	1741
7.	85	85.4	- 0.4	+ 4	2181

b. Der Gesamtstoffwechsel bei Zufuhr von Eiweiß.

Bis jetzt haben wir uns auf den Umsatz des Eiweißes beschränkt, ohne zu untersuchen, wie sich die N-freien organischen Nahrungsstoffe dabei verhalten. Um die hier erörterten Erscheinungen richtig beurteilen zu können, müssen wir aber auch diese, d. h. den Gesamtstoffwechsel, berücksichtigen.

Als Grundlage unserer Betrachtungen besitzen wir die berühmten Bilanzversuche von PETTENKOFER und VOIT, welche in der folgenden Tabelle mitgeteilt sind.

Diese Autoren berechneten ihre Versuchsergebnisse unter der Annahme, daß das Verhältnis $N:C$ im Fleisch gleich $1:3.684$ sei. Dies ist jedoch, wie besonders PFLÜGER bemerkt hat, nicht richtig, denn das betreffende Verhältnis ist $1:3.28$. Diese Differenz macht, besonders

Unter dem Einfluß des in vermehrter Menge zugeführten Fleisches nimmt die Eiweißzersetzung stetig zu, während die Fettzersetzung ebenso stetig abnimmt, so daß bei Zufuhr von 68 bzw. 85 g N sogar ein geringer Fettansatz eintritt.

Die Berechnung des Gesamtstoffwechsels in Kal. ergibt, daß nicht allein die Eiweißzersetzung, sondern auch der Gesamtstoffwechsel um so mehr in die Höhe getrieben wird, je größer die Eiweißzufuhr ist, jedoch so, daß letzterer in einem weit geringeren Grade als die Eiweißzersetzung ansteigt. Bei 85 g N (2500 g Fleisch) im Futter ist der Gesamtstoffwechsel etwa doppelt so groß als beim Hunger oder bei 17 g N (500 g Fleisch), während die Eiweißzersetzung dabei 15 mal größer als beim Hunger und etwa 4 mal größer als bei 17 g N im Futter ist.

Bei seinen Versuchen über den Eiweißumsatz im Körper glaubte VOIT gefunden zu haben, daß die geringste Menge Eiweiß, mit welcher sich der Körper in N-Gleichgewicht stellen kann, auch bei reichlichem Zusatz von Fett oder Kohlehydraten immer höher ist als die beim Hunger nach Ablauf der ersten Hungertage zugrunde gehende Eiweißmenge.

Durch fortgesetzte Untersuchungen hat es sich aber gezeigt, daß dieser Satz nicht richtig ist, vorausgesetzt nämlich, daß der Körper zu gleicher Zeit eine genügende Zufuhr von N-freien Nahrungsstoffen erhält, so daß ein stoffliches Gleichgewicht überhaupt möglich ist.

Aus den Versuchen von HIRSCHFELD, KUMAGAWA und KLEMPERER schien hervorzugehen, daß das N-Gleichgewicht bei kleinen N-Mengen in der Nahrung nur dann erhalten wird, wenn die absolute Nahrungszufuhr viel reichlicher als sonst ist. Während ein erwachsener, ruhender Mensch bei etwa 100 g Eiweiß pro Tag im N-Gleichgewicht mit einer Gesamtzufuhr von 32–35 Kal. pro Körperkilo bleibt, trat in den betreffenden Versuchen bei 43.5 g Eiweiß N-Gleichgewicht erst dann ein, wenn die Gesamtzufuhr 47.5 Kal. pro Körperkilo enthielt, und bei 33 g Eiweiß erst bei einer Gesamtzufuhr von 78.5 Kal. pro Körperkilo.

Indes hat SIVÉN gezeigt, daß ein solcher Überschuß der Gesamtzufuhr nicht notwendig ist, in dem Falle wenigstens, wenn man die N-Zufuhr nicht plötzlich, sondern allmählich herabsetzt. Unter solchen Umständen trat bei 41.4 Kal. pro Tag und Körperkilo bei einem mäßig arbeitenden Menschen N-Gleichgewicht ein, obgleich die Kost nur 28.3 g N-Substanz enthielt. Die Menge von wirklichem Eiweiß betrug hier aber nur 12.4 g. Dies beträgt pro Körperkilo 0.08 Gesamtstickstoff und 0.03 Eiweißstickstoff.

Beim Hungerversuch an Succi schied dieser am 21. bis 25. Tage 0.09 g Stickstoff im Harn aus. Dieser Stickstoff dürfte, angesichts des langen vorhergehenden Fastens, ausschließlich dem Eiweiß entstammen. Hieraus folgt, daß der Körper in N-Gleichgewicht mit einer Eiweißzufuhr gebracht werden kann, welche beträchtlich geringer ist als die Eiweißzersetzung im späteren Hungerstadium.

Bei Versuchen an Hunden mit eiweißarmem, aber sonst genügendem Futter beobachteten I. MUNK und ROSENHEIM etwa von der 6. bis 8. Woche an verschiedene schwere Störungen, welche einige Wochen später zum Tode führten. Die N-arme Kost wäre also, trotz stattfindendem N-Gleichgewicht, auf die Dauer sogar lebensgefährlich. Dem gegenüber stehen aber Versuche von JÄGERROOS, welche zeigen, daß ein Hund viel länger bei einem solchen Futter leben kann, ohne irgendwelche Störungen darzubieten, vorausgesetzt, daß das Tier frisches Fleisch in rohem Zustande bekommt.

Es scheint daher, als ob in den früheren Versuchen nicht die N-Armut an sich, sondern eine sonstige Unzweckmäßigkeit der Kost die Ursache der Erkrankung und des Todes gewesen ist.

c. Der Stoffwechsel bei Zufuhr von Fett.

Wenn einem Tiere so viel Fett gegeben wird, als es beim Hunger von seinem eigenen Körper zusetzt, so wird diese Fettabgabe durch das Nahrungsfett vollständig ersetzt, wie dies aus den folgenden Beobachtungen am Hunde hervorgeht (VOIT).

A.

Nr.	Futter; g	N-Abgabe pro Tag; g	Fettzersetzung pro Tag; g	Fett im Durchschnitt pro Tag; g
1.	0	6.0	111 }	98
2.	0	5.2	85 }	
3.	100 Fett	5.4	93 }	97
4.	100 „	4.5	100 }	

Ist die Fettzufuhr beträchtlich größer als die Fettzersetzung beim Hunger, so nimmt die Fettzersetzung zu.

B.

Nr.	Futter; g	N-Abgabe pro Tag; g	Fettzersetzung pro Tag; g	Fett im Durchschnitt pro Tag; g
1.	0	11.6	96 }	103
2.	0	5.7	108 }	
3.	0	4.7	103 }	
4.	350 Fett	7.7	167	

Zu gleicher Zeit wird auch der Gesamtstoffwechsel größer; in Nr. 1 beträgt er nämlich 1209 Kal., in Nr. 4 1780 Kal. Die Zunahme ist 47 Prozent. Ganz entsprechende Resultate hat auch RUBNER bei ähnlichen Versuchen erhalten.

Die folgende Tabelle enthält eine Zusammenstellung der Versuche von PETTENKOFER und VOIT über den Gesamtstoffwechsel bei Fütterung mit Fleisch und Fett, unter Anwendung der Korrekturen von PFLÜGER berechnet.

Nr.	Nahrung		N-Abgabe; g	Fett- zersetzung; g	Gesamtstoff- wechsel; Kal.
	N; g	Fett; g			
1.	17.0	0	20.4	61	1106
2.	17.0	100	16.7	75	1144
3.	17.0	200	17.6	116	1555
4.	51.0	0	51.0	24	1552
5.	51.0	30	49.5	27	1542
6.	51.0	60	51.0	51	1807
7.	51.0	100	47.7	35	1569
8.	51.0	100	49.3	18	1451
9.	51.0	150	49.5	40	1663

Wir haben hier zwei, an demselben Tiere ausgeführte Versuchsreihen, die eine mit 17, die andere mit 51 g N und in beiden variierende Fettmengen. Bei der ersten Reihe nimmt die Fettzersetzung mit der zugeführten Fettmenge zu. Die zu dieser Reihe gehörigen Versuche sind aber in sehr weiten Intervallen gemacht und gestatten daher keine sicheren Schlüsse. Dagegen sind die Versuche der zweiten Reihe ziemlich gut untereinander vergleichbar. Aus denselben kann kaum anders geschlossen werden, als daß die Zugabe von 30—150 g Fett zu 1500 g Fleisch (= 51 g N) weder die Fettzersetzung noch den Gesamtstoffwechsel in die Höhe treibt.

Der Stoffwechsel wird also von der Fettzufuhr lange nicht in demselben Umfang als von der Zufuhr von Eiweiß beeinflusst.

d. Der Stoffwechsel bei Zufuhr von Kohlehydraten.

Wenn Kohlehydrate gefüttert werden, ist die Bestimmung der Abgabe von N und C in den Exkreten lange nicht genügend zur Entscheidung, in welchem Umfange diese beim Gesamtstoffwechsel teilgenommen haben, denn der aus N-freien Substanzen entstammende Kohlenstoff muß dann eventuell auf Fett und Kohlehydrate verteilt werden.

Man kann diese Schwierigkeit lösen, wenn man auch den gleichzeitigen Verbrauch an Sauerstoff bestimmt.

Bei alleiniger Verbrennung von Kohlehydraten ist die Verhältniszahl zwischen der abgegebenen Kohlensäure und dem aufgenommenen Sauerstoff, der respiratorische Quotient (CO_2/O_2), den Volumina nach, gleich 1; bei Fett ist derselbe aber nur 0.71. Aus der N-Abgabe des Körpers läßt sich ohne Schwierigkeit die dem zersetzten Eiweiß entsprechende CO_2 -Abgabe und O_2 -Aufnahme berechnen. Dann bleibt eine gewisse Menge abgegebener Kohlensäure und aufgenommenen Sauerstoffs zurück, welche sich auf die Oxydation des Fettes und der Kohlehydrate bezieht. Unter Beachtung des respiratorischen Quotienten kann man, wie leicht ersichtlich, daraus den Anteil des Fettes und der Kohlehydrate beim Stoffwechsel berechnen.

Bisher liegen nur kurzdauernde, unter Anwendung der Respirationsmaske ausgeführte Versuche in dieser Richtung vor. Aus denselben läßt sich entnehmen, daß der respiratorische Quotient bei Fütterung mit Kohlehydraten dem Verhalten beim Hunger gegenüber zunimmt, daß also die Kohlehydrate sogleich nach der Resorption aus dem Darne angegriffen werden und zum Teil wenigstens das Körperfett vertreten.

Aus diesen Erfahrungen hat man nun die weitere Schlußfolgerung gezogen, daß die zugeführten Kohlehydrate in toto sowohl vor dem Körperfett als vor dem Nahrungsfett zerfallen, und nach diesem Grunde alle Versuche berechnet, bei welchen Kohlehydrate vom Körper aufgenommen wurden.

Dieser Schluß ist indes durch die betreffenden Erfahrungen nicht vollständig begründet, und gegen denselben kann unter anderem bemerkt werden, daß der Körper sogar beim Hunger das Glykogen wesentlich erspart und daß also dieses Kohlehydrat wenigstens nicht in seiner Gesamtmenge vor dem Körperfett zerfällt.

Eine bestimmte Antwort läßt sich nur durch Untersuchungen erhalten, wo während einer genügend langen Versuchsdauer auch der Sauerstoffkonsum oder die vom Körper abgegebene Wärme direkt bestimmt wird. Leider besitzen wir keine Versuche der ersten Art. Dagegen liegen in den kalorimetrischen Studien von ATWATER äußerst wertvolle Ergebnisse vor, welche eine ganz bestimmte Stellungnahme gestatten (s. Seite 109).

Wie erwähnt, wurde in diesen Versuchen der Gesamtkraftwechsel teils aus der Verbrennungswärme der Einnahmen und Ausgaben berechnet, teils direkt kalorimetrisch bestimmt. Bei allen Versuchen kamen Kohlehydrate in ziemlich reichlicher Menge vor, und bei der Berechnung der Wärmewerte wurde der geläufigen Anschauung gemäß vorausgesetzt, daß diese in erster Linie verbrannt. Tatsächlich zeigen nun diese Versuche eine sehr nahe Übereinstimmung zwischen berechneter und direkt gefundener Wärmebildung; daraus folgt, daß die theoretische Voraussetzung richtig war, und daß also die Gesamtmenge der resorbierten Kohlehydrate vor dem Körperfett verbrennt.

Besonders lehrreich sind zwei Ruheversuche, bei welchen sowohl die Kalorienmenge (2490, bezw. 2489 Kal.) als die Eiweißmenge der Kost die gleiche war, wo aber die Verteilung der N-freien Nahrungsstoffe auf Fett und Kohlehydrate eine erhebliche Verschiedenheit darbot, indem bei dem einen Versuche 94.8 g Fett + 247.2 g Kohlehydrate, in dem anderen 40.3 g Fett + 375.2 g Kohlehydrate verabreicht wurden. Für die Wärmebildung des Körpers pro Tag ergab die kalorimetrische Bestimmung im ersten Versuch 2085, im zweiten 2079 Kal.

Sehen wir nun, in welcher Richtung die Zufuhr von Kohlehydraten den Stoffwechsel beeinflusst.

Unter Anwendung der PFLÜGERSCHEN Korrekturen ergeben die hierhergehörigen Versuche von PETTENKOFER und VOIT folgendes:

Nr.	N; g	Nahrung		N-Abgabe; g	Zersetzt		Gesamtstoffwechsel ²⁾ ; Kal.
		Fett; g	Kohlehydrate; g		Fett ¹⁾ ; g	Kohlehydrate; g	
1.	0	—	—	7.3	103	—	1164
2.	0	16.9	379	7.2	— 56.3	379	1208
3.	17.0	—	—	20.4	61	—	1106
4.	17.0	10.2	167	19.3	— 19.9	167	998
5.	17.0	4.6	182	18.3	— 10.9	182	1117
6.	17.0	10.3	167	18.0	— 14.0	167	1020
7.	51.0	—	—	51.0	24.0	—	1552
8.	51.0	17.5	172	50.2	— 38.1	172	1649
9.	61.2	—	—	59.7	36	—	1893
10.	61.2	26.5	379	50.0	— 112.9	379	1782

Aus den Versuchen 1 und 2 geht hervor, daß der Gesamtstoffwechsel bei alleiniger Zufuhr von Kohlehydraten (und ein klein wenig Fett) nicht

¹⁾ Ein — Zeichen bedeutet, daß Fett im Körper angesetzt worden ist.

²⁾ 1 g N = 26.0 (25.98) Kal., 1 g Fett 9.46 Kal., 1 g Kohlehydrat 4.1 Kal.

größer ist als beim Hunger, daß also die Kohlehydrate die beim Hunger zugrunde gehende Fettmenge vollständig ersetzen können.

Aus der Reihe mit 500 g Fleisch stellt sich gar kein Einfluß der Kohlehydrate auf den Gesamtstoffwechsel dar. Bei 1500 g Fleisch begegnen wir bei Zusatz von 172 g Kohlehydraten nur einer unbedeutenden Steigerung (weniger als 10 Proz.), bei 1800 g von 379 g Kohlehydraten gar keiner.

e. Zusammenfassung.

Aus den sub b bis d zusammengestellten Erfahrungen geht hervor, daß die Zufuhr von Eiweiß in etwas reichlicherer Menge den Stoffwechsel immer in die Höhe treibt, während dies bei Zufuhr von Fett und Kohlehydraten entweder gar nicht oder in einem viel bescheidnerem Maße stattfindet.

Die Versuche von PETTENKOFER und VOIT, aus welchen dieses Resultat hervorgegangen ist, sind indes nicht alle in einer ununterbrochenen Reihe ausgeführt, und es ist daher nicht unmöglich, daß dasselbe zum Teil wenigstens durch den veränderten Körperzustand des Versuchstieres bedingt wäre. Folgende Versuchsreihe von RUBNER ist daher zur weiteren Aufklärung dieser Frage sehr wertvoll, weil alle dazu gehörigen Versuche unmittelbar nacheinander folgten.

Tag	N; g	Einnahmen			Gesamtstoffwechsel; Kal.	
		Fett; g	Kohlehydrate; g	Kal.	absolut	pr. kg Körpergew.
2	—	—	—	—	969	40.2
3	56.8	—	—	1513	1072	44.8
4	—	—	—	—	947	39.9
5	—	167	—	1536	963	40.9
6	—	—	—	—	922	39.6
7	—	—	411	1446	982	42.3
8	—	—	—	—	977	42.1

Beim Hunger (Tag 2, 4, 6 und 8) beträgt der Stoffwechsel im Durchschnitt 40.4 Kal. pro kg Körpergewicht, bei Zufuhr von 56.8 g N 44.8, bei Zufuhr von 167 g Fett 40.9 und bei Zufuhr von 411 g Kohlehydraten 42.3 Kal. Die prozentige Steigerung dem Hunger gegenüber beträgt also bei Eiweiß 11.9, bei Fett 1.2 und bei Kohlehydraten 4.2 — auch hier ist also die Zunahme bei Zufuhr von Eiweiß am größten, und wie aus der Tabelle ersichtlich, war doch der Wärmewert des Futters in allen Fällen fast genau derselbe.

In einer anderen Versuchsreihe fand RUBNER bei Fütterung mit 1500 g Fleisch eine Steigerung von 24.3 Proz., bei Zufuhr von 153 g Speck oder 456 g Kohlehydraten eine von 5.1 Proz. dem Hungerwerte gegenüber.

Die Ergebnisse von PETTENKOFER und VOIT werden also durch diese neuen Versuche vollauf bestätigt.

Zur theoretischen Deutung der Tatsache, daß vermehrte Zufuhr unter Umständen wenigstens den Gesamtstoffwechsel in die Höhe treibt, könnten wir uns vorstellen, daß der größere Vorrat an Verbrennungsmaterial an sich

eine umfangreichere Verbrennung hervorrufe. Es könnte aber auch der Fall sein, daß die Steigerung des Gesamtstoffwechsels durch die Verdauungsarbeit oder durch Muskelbewegungen oder -Spannungen bedingt wäre. Eine bestimmte Antwort auf diese Frage läßt sich nur durch Versuche am Menschen gewinnen, da bei Versuchen an Tieren die voluntären Muskelbewegungen sich nie vollständig kontrollieren lassen.

Betreffend die Schlüsse, welche in Bezug auf den Gesamtstoffwechsel aus dem respiratorischen Gaswechsel gezogen werden können, muß ich zu dem schon Ausgeführten noch folgendes hinzufügen. Die Wärmemenge, welche 1 g abgegebenem Kohlenstoff bzw. 1 g aufgenommenem Sauerstoff entspricht, ist, wie aus folgender Zusammenstellung hervorgeht, verschieden, je nachdem Stärke, Muskelfleisch oder Fett im Körper verbrannt wurden.

	Kal. pro 1 g in der Atemluft erschienenem Kohlenstoff	Relative Zahlen	Kal. pro 1 g ver- brauchtem Sauerstoff	Relative Zahlen
Stärke	9.5	100	3.53	107.3
Muskelfleisch	10.2	107	3.30	100.3
Fett	12.3	129	3.29	100.0

Für den Sauerstoff weichen diese Zahlen weit weniger als für den Kohlenstoff auseinander. Grund dessen läßt das Verhalten des O-Verbrauches viel eher einen Schluß auf die Wärmeproduktion zu, als die CO₂-Abgabe. Wenn man daher den O-Verbrauch kennt, so erhält man Werte für die Größe der im Körper stattfindenden Verbrennung, die von der Wirklichkeit nicht allzuviel abweichen können.

Bei seinen Versuchen an ruhenden Menschen fand MAGNUS-LEVY, daß nach Aufnahme einer größeren Fettmenge (etwa 190 g) der Gesamtstoffwechsel, demjenigen beim Hunger gegenüber, etwas zunimmt; durchschnittlich überstieg die Zunahme des O-Verbrauches innerhalb 7—8 Stunden nicht 10 Proz. des Hungerwertes. Bei Kohlehydraten betrug die Steigerung des O-Verbrauches während der ersten 7 Stunden durchschnittlich etwa 7 Proz. Eine viel beträchtlichere wurde aber unter den gleichen Versuchsbedingungen vom Eiweiß hervorgerufen: nach Aufnahme von 250—300 g gebratenem Rindfleisch war der O-Verbrauch während der ersten 8 Stunden durchschnittlich etwa 18 Proz. größer als beim Hunger.

In Versuchen von KORAEN, bei welchen die Versuchsperson die größtmögliche Muskelruhe beobachtete, trat nach Zufuhr von 66 g Fett gar kein Anstieg des Gesamtstoffwechsels dem Nüchternwert gegenüber ein; nach Aufnahme von 52 g Eiweiß betrug die prozentuale Steigerung des Stoffwechsels für die ersten 7 Stunden etwa 13 Proz.; nach Genuß einer gemischten, verhältnismäßig schwer verdaulichen Kost mit 113 g Kohlehydraten stieg der Stoffwechsel während der ersten 5 Stunden um höchstens 6.4 Proz. an.

Bei ruhendem Körper tritt also eigentlich nur nach Zufuhr von Eiweiß eine schärfer ausgeprägte Zunahme des Gesamtstoffwechsels auf. Diese Zunahme dürfte aber kaum auf Rechnung der Verdauungsarbeit zu setzen sein, sondern stellt wohl den Ausdruck der besonderen Eigenschaft des Eiweißes dar, den Stoffwechsel ohne direkte Beteiligung von Muskelbewegungen zu erhöhen.

Daß die Verdauungsarbeit an sich gar keine Zunahme der Verbrennung bedinge, will ich indessen nicht behaupten, denn es ist ja selbstverständlich,

daß die Kontraktionen der Magen- und Darmwand sowie die Sekretion der Drüsen dissimilatorische Prozesse darstellen, welche unter Entwicklung aktueller Energie stattfinden.

Wenn der Gesamtstoffwechsel bei Aufnahme von Fett oder Kohlehydraten dessen ungeachtet keine wesentliche Zunahme erfährt, so kann dies entweder dadurch bedingt sein, daß die Energieentwicklung bei der Verdauungsarbeit zu gering ist, um eine deutliche Steigerung des Stoffwechsels herbeizuführen, oder auch dadurch, daß die Verbrennung in den übrigen Körperteilen in entsprechendem Umfange herabgesetzt wird.

Dies alles gilt aber nur in dem Falle, wenn die Körperbewegungen möglichst unterdrückt werden. Da wir nun aber wissen, einen wie großen Einfluß die Nahrungsaufnahme an sich auf das subjektive Gefühl der Leistungsfähigkeit ausübt und wie infolgedessen der Muskeltonus gesteigert wird, so ist es leicht einzusehen, daß der Umfang des Stoffwechsels nach Nahrungsaufnahme, gleichgültig wie die Kost zusammengesetzt sein mag, gesteigert werden kann: diese Steigerung hängt aber nur indirekt mit der Nahrungsaufnahme zusammen.

Wenn ich also den Einfluß der Verdauungsarbeit auf den Stoffwechsel nicht besonders hoch veranschlage, so gilt dies nur unter der Voraussetzung, daß die genossene Kost nicht sehr reichlich oder sonst so beschaffen ist, daß sie an die Verdauungsorgane besonders große Anforderungen stellt. In diesem Falle kann, wie mehrere Versuche dartun, die Verdauungsarbeit eine erhebliche Steigerung des Stoffwechsels verursachen. In einem Versuch von RUBNER stieg der Stoffwechsel bei Zufuhr von 20—30 g Knochen um etwa 10 Proz. an; in einem Versuch von MAGNUS-LEVY, wo 900—1000 g Knochen gefüttert wurden, nahm der Sauerstoffverbrauch während der ersten 6 Stunden um 24—33 Proz. zu. Auch nach salinischen Abführungsmitteln haben MERING und ZUNTZ eine deutliche Steigerung des Stoffwechsels beobachtet.

f. Der Stoffwechsel bei Zufuhr von Albumosen, Leim, Fettsäuren, Zellulose, usw.

Nachdem wir den Stoffwechsel bei Zufuhr der drei verschiedenen Arten von organischen Nahrungsstoffen kennen gelernt haben, wollen wir den Nahrungswert einiger ihnen nahe stehender Substanzen untersuchen, welche teils bei der Verdauung gebildet werden, teils ziemlich allgemein in unseren gewöhnlichen Nahrungsmitteln vorkommen. Zu jenen gehören Albumosen, Fettsäuren und Glyzerin, zu diesen Leim, Asparagin und Zellulose.

1. Bei der Verdauung des Eiweißes wird nicht etwa bloß ein einziges Produkt gebildet, sondern mehrere von verschiedener Art (vgl. Kap. VII), und es ist daher von Interesse zu untersuchen, inwiefern irgendwelche Verschiedenheit in Bezug auf ihre Bedeutung für die Nahrung des Körpers zwischen ihnen stattfindet.

Wenn man nebst einer stets gleichen Menge Fett und Kohlehydrate einem Tiere entweder Fleisch oder die bei der Eiweißverdauung gebildete sogen. Protoalbumose gibt, und zwar in solchen Quantitäten, daß das Tier in beiden Fällen dieselbe Menge Stickstoff täglich erhält, so zeigen sich in Bezug auf die N-Abgabe und den N-Ansatz gar keine Differenzen. Diese Albumose besitzt also denselben Nahrungswert als das Eiweiß, und der N-Ansatz, der dabei unter geeigneten Umständen vorkommt, ist etwa gleichgroß als bei einer entsprechend großen Fleischzufuhr (BLUM). Wesentlich anders verhalten sich die Heteroalbumose und die Peptone. Diese vermögen

allerdings Eiweiß zu einem gewissen Grade zu vertreten, sind aber, wie es scheint, nicht imstande, den Körper im N-Gleichgewicht zu erhalten und den Verlust von Eiweiß am Tierkörper zu verhindern. Die Ursache dieser Verschiedenheit liegt ohne Zweifel darin, daß in der Heteroalbumose gewisse Kohlenstoffkerne des Eiweißes vermißt werden, welche der Protoalbumose noch zukommen. Die Untersuchungen über die Konstitution der verschiedenen Verdauungsprodukte des Eiweißes haben auch gezeigt, daß in der Heteroalbumose die Tyrosin und Indol liefernden Gruppen nicht vorkommen. Da anscheinend keine Neubildung von aromatischen Gruppen im Körper erfolgt, ist es leicht zu verstehen, warum die Heteroalbumose, wenn sie allein gefüttert wird, nicht den vollen Nahrungswert des Eiweißes besitzen kann. Daraus sind wir indessen nicht berechtigt zu folgern, daß ein Teil des genossenen Eiweißes durch die Verdauung minderwertig wird, denn es läßt sich ja unschwer denken, daß die gesamten Verdauungsprodukte in Bezug auf den Stoffwechsel bedeutend mehr leisten sollen, als wenn sie einzeln für sich genossen werden.

2. In wenigen Fragen haben die Ansichten in einem derartigen Grade gewechselt, als in Bezug auf den Nährwert des Leimes. Während man einige Zeit annahm, daß der Leim der wichtigste Nahrungsstoff des Fleisches wäre, weil allein der Leim in Lösung gebracht werden könnte, ging man bald zu dem entgegengesetzten Extreme über und stellte sich vor, daß der Leim gar keinen Nährwert hätte. Die fortgesetzte Forschung aber hat gezeigt, daß die beiden Ansichten gleich übertrieben sind.

Da der Leim ebenso wie das Eiweiß im Körper nicht vollständig zersetzt wird, ist seine physiologische Verbrennungswärme natürlich geringer als die direkt kalorimetrisch bestimmte, und zwar beträgt sie pro 1 g aschefreien Leimes 3.884 Kal., d. h. 21.2 Kal. für 1 g N.

Bei seiner Verbrennung im Körper erspart der Leim, wie VOIT, OERUM und andere gefunden haben, das Eiweiß in einem nicht unbeträchtlichen Grade und wirkt in dieser Hinsicht viel kräftiger als eine gleichgroße Menge Fett oder Kohlehydrate. Allerdings ist der Leim nicht imstande, das Eiweiß vollständig zu ersetzen, was, zum Teil wenigstens, von dem Mangel an den Tyrosin- und Indolgruppen bedingt ist. Bei Zufuhr von Leim kann aber die Eiweißzufuhr in einem hohen Grade herabgedrückt werden, ohne daß das N-Gleichgewicht aufgehoben wird. I. MUNK hat bei einer viertägigen Versuchsreihe am Hunde in einer gemischten Kost, die fast 0.6 g Eiweißstickstoff pro Körperkilo bot, volle $\frac{5}{6}$ durch Leim ersetzen können, ohne daß sich eine wesentliche Änderung des N-Umsatzes herausstellte. — Gegen diese und andere frühere Versuche bemerkt KIRCHMANN, daß der käufliche Leim immer in einem gewissen Grade von Eiweiß verunreinigt ist. Nach Darreichung eiweißfreien Leimes in Gaben, welche etwa 101 Proz. des täglichen Energiebedarfes zu decken imstande waren, fand KRUMMACHER, daß der Eiweißzerfall um etwa 37 Proz. dem Hungerwerte gegenüber herabgesetzt wurde.

Wie Eiweiß werden auch Fett und Kohlehydrate durch Leim erspart. Bei Zufuhr von 200 g Leim verlor das Versuchstier nur 15 g Eiweiß und 38 g Fett von seinem Körper, während dasselbe am achten Hungertage 29 g Eiweiß und 102 g Fett zerstörte.

Von vornherein können wir annehmen, daß sich die leimgebenden Substanzen in derselben Weise als der Leim verhalten sollen, was auch durch direkte Versuche von ETZINGER und VOIT bestätigt wird.

Übrigens spielen der Leim und die leimgebenden Substanzen bei der normalen Ernährung nur eine ganz untergeordnete Rolle: in den gewöhnlichen Nahrungsmitteln kommen sie nur in einer verhältnismäßig geringen Menge vor, und in diesen Mengen haben sie für den Körper ganz dieselbe Bedeutung wie eine entsprechende Quantität Eiweiß. Wenn Leim in größerer Menge einem Tiere verabreicht wird, so weigert sich das Tier bald zu fressen; es muß zwangsweise gefüttert werden, und es treten Störungen in der Verdauungstätigkeit auf.

3. Betreffend die nicht-eiweißartigen, N-haltigen Substanzen im Fleische — die Extraktivstoffe — kam RUBNER zu dem Resultate, daß sie auf die Wärmebildung im Körper keinen Einfluß haben. Demgegenüber finden FRENTZEL und TORIYAMA, daß sie doch zu einem wesentlichen Teil — etwa 64 Proz. — im Körper verwertet werden.

Unter den einzelnen Extraktivstoffen sind das Kreatin und das Kreatinin in ihrer Bedeutung für den Stoffwechsel näher untersucht worden. Alle beide erscheinen fast quantitativ im Harn wieder — sie haben also keinen Nährwert, und das Fleisch-extrakt verdankt den seinigen irgendwelchen anderen Stoffen.

4. In den pflanzlichen Nahrungsmitteln kommt der Stickstoff in mehreren nicht eiweißartigen Verbindungen vor. Diese scheinen im allgemeinen keinen eigentlichen Nahrungswert zu haben; nur dem Asparagin (Aminobernsteinsäureamid) hat man einen solchen zuschreiben wollen. Die Sache ist von praktischem Gesichtspunkte aus nicht ganz ohne Interesse, denn das Asparagin kommt in ziemlich beträchtlichen Mengen bei den Leguminosen, bei dem Hafer und noch reichlicher bei den Kartoffeln vor.

Bei den Fleischfressern spielt es, nach I. MUNK, keine Rolle, während MAUTHNER eine sehr geringfügige Herabsetzung des Eiweißzerfalles bemerkte. Letzteres wäre auch beim Menschen der Fall (GRAFFENBERGER). Als endgültig gelöst kann diese Frage indes kaum angesehen werden. Jedenfalls kann das Asparagin bei der Ernährung des Menschen nur eine ganz geringe Bedeutung haben.

Bei den Pflanzenfressern scheint das Asparagin erheblich wichtiger zu sein. Verschiedene hierhergehörige Erfahrungen ergeben nämlich, daß es, einer kohlehydratreichen, aber eiweißarmen Nahrung zugesetzt, den Eiweißansatz befördert; wenn aber die tägliche Eiweißration eine reichere ist, so wird der Eiweißzerfall dadurch nur unwesentlich oder gar nicht beeinflusst (WEISKE, KELLNER).

Dieser Unterschied betreffend die Verwertung des Asparagins bei fleischfressenden und pflanzenfressenden Tieren dürfte kaum davon bedingt sein, daß die Stoffwechselvorgänge bei verschiedenen Klassen der Säugetiere prinzipiell verschieden wären, sondern ist wahrscheinlich von der Verschiedenheit der im Darm selbst stattfindenden Prozesse abhängig. Näher kann indes diese Frage hier nicht erörtert werden.

5. Bei der Verdauung wird das Fett, zum großen Teil wenigstens, in freie Fettsäuren und Glycerin zersetzt. Erstere haben, wenn sie als solche einem Tiere gegeben werden, auf den Stoffwechsel ganz dieselbe Wirkung wie die entsprechende Fettmenge. I. MUNK brachte mit 800 g Fleisch und 70 g Fett einen Hund in N-Gleichgewicht; dann gab er ihm statt des Fettes die aus 70 g Fett freigemachten Fettsäuren; das Tier blieb fortwährend im N-Gleichgewicht. Die Fettsäuren besitzen also dasselbe eiweißsparende Vermögen als die entsprechende Fettmenge.

Da das Glycerin nur 9 Proz. des Fettes beträgt und seine Verbrennungswärme nur etwa die Hälfte von der des Fettes ist, dürfte es leicht einzusehen sein, daß es für den Körper keinen merkbaren Unterschied ausmacht, ob er die Fettsäuren in freiem Zustande oder als Fett bekommt.

Betreffend den Nahrungswert des Glycerins hat sich folgendes ergeben. Bei größeren Gaben (44—70 g) sollen bis 30 Proz. des Glycerins im Harne unzersetzt abgegeben werden; der Rest verbrennt im Körper. Nun könnte es ja der Fall sein, daß diese Oxydation des Glycerins gar keine ersparende Wirkung ausübte und daß also das Glycerin ganz unnütz verbrennte. Wenn dies der Fall wäre, so müßte die CO₂-Abgabe unter dem Einfluß des Glycerins um gerade so viel gesteigert werden, als das Glycerin bei seiner Verbrennung Kohlensäure bildet. Dies ist jedoch nicht der Fall. Vielmehr scheint es ziemlich gewiß zu sein, daß das Glycerin bei seiner Verbrennung im Körper Fett und Eiweiß erspart.

6. Außer den sub d erörterten Kohlehydraten, der Stärke, dem Rohr-, Milch- und Traubenzucker, haben wir noch die Pentosen sowie die Zellulose hinsichtlich ihres Nährwertes zu berücksichtigen. Nach Eingabe per os werden erstere zum Teil un-

verändert im Harn ausgeschieden, zum Teil aber auch im Körper umgesetzt und von ihm verwertet. Betreffend das Verhalten der Pentosen im Tierkörper finden sich indes noch viele dunkle Punkte.

Die Zellulose hat in den pflanzlichen Nahrungsmitteln eine sehr große Verbreitung, indem sie nämlich das feste Gerippe des Pflanzenkörpers bildet und sogar in der Membran der jungen Pflanzenzellen vorkommt.

Bei niederen Tieren wird die Zellulose von den Verdauungsflüssigkeiten angegriffen (*Helix pomatia*, BIEDERMANN; Karpfen, KNAUTHE). Auch im Darm der pflanzenfressenden Säugetiere wird die Zellulose gelöst. Dies geschieht hier aber nicht durch die Einwirkung irgendwelcher Verdauungssäfte, sondern stellt einen durch Bakterien hervorgerufenen Gärungsprozeß dar, dessen Endprodukte Kohlensäure, Sumpfgas, Buttersäure und Essigsäure sind (TAPPEINER).

Es kann als entschieden angesehen werden, daß die Zellulose zu einem gewissen Teil auch im Darm des Menschen gelöst wird. In welchem Umfang dies stattfindet, ist vor allem von der Beschaffenheit der Zellulose abhängig. Von der Zellulose in gelben Rüben, Sellerie, Wirsing, *Lactuca* werden 25—63 Proz. im Darne zersetzt. Das Kochen scheint die Lösung der Zellulose zu befördern. Auch die in kleiehaltigem Brot enthaltene Zellulose wird in nicht unbeträchtlicher Menge gelöst (HULTGREN und LANDERGREN).

7. Daß der Alkohol zum größten Teil im Körper verbrennt, ist ganz sicher. Von dem im Magen aufgenommenen Alkohol werden nur etwa 2 Proz. unzersetzt vom Körper abgegeben, das übrige verbrennt zu Kohlensäure und Wasser (ATWATER und BENEDICT).

Wenn der Alkohol im Körper zersetzt würde, ohne andere Substanzen vor Zerfall zu schützen, so sollte natürlich die CO_2 -Abgabe der zersetzten Alkoholmenge entsprechend steigen. Dies ist aber nicht der Fall. Versuche von ZUNTZ und BERDEZ und von GEPPERT zeigen, daß nach Aufnahme einer nicht-toxischen Dosis von Alkohol keine nennenswerte Steigerung des Sauerstoffverbrauches und nur eine unbedeutende oder auch gar keine Steigerung der Kohlensäureabgabe eintritt. — Durch Versuche, bei welchen sowohl der Gesamtstoffwechsel als die Wärmeabgabe direkt bestimmt wurden, konnten auch ATWATER und BENEDICT nachweisen, daß der Alkohol nach seinem vollen Verbrennungswerte die N-freien Nahrungsstoffe vertreten kann. — Betreffend das Verhalten der Eiweißersetzung unter dem Einfluß des Alkohols hat man gefunden, daß der Ersatz einer gewissen Menge Fett durch eine isodynamie Menge Alkohol während der ersten Tage eine deutliche Steigerung des Eiweißzerfalles bewirkt. Wird der Versuch zu dieser Zeit unterbrochen, so lautet das Ergebnis natürlich, daß der Alkohol keinen Eiweißersparer darstellt, sondern im Gegenteil die Eiweißersetzung in die Höhe treibt. Setzt man aber den Versuch fort, so stellt es sich heraus, daß der Eiweißzerfall wieder abnimmt und auf den früheren Wert herabsinkt. Es muß sich also der Körper erst an Alkohol gewöhnen, bevor dieser seine eiweißersparende Wirkung ausüben kann (NEUMANN, CLOPATT).

Grund dieser Tatsachen sind wir also bei der Berechnung von Kostmassen, welche Alkohol enthalten, berechtigt, den kalorischen Wert desselben unverkürzt aufzunehmen.

Bei der normalen Ernährung des Menschen kann indessen der Alkohol nur eine ganz unbedeutende Rolle spielen. Diejenige Quantität Alkohol, die ein an alkoholische Getränke nicht gewöhnter Mensch genießen kann, ohne daß Vergiftungssymptome auftreten, ist nämlich eine sehr geringe und wird auf nur etwa 16—25 g geschätzt, was bei einer Verbrennungswärme von 7 Kal. pro g 112—175 Kal., d. h. bei einem täglichen Bedarf von 2500 Kal. 4.5—7 Proz. des Stoffwechsels beträgt. Nur in seltenen Ausnahmefällen kann der Alkohol als Nahrungsstoff eine praktische Bedeutung haben, und zwar vor allem bei akuten, von herabgesetztem Verdauungsvermögen begleiteten Krankheiten; bei diesen scheint er, unabhängig von seiner Einwirkung auf das Nervensystem, gerade als Nahrungsstoff von großem Nutzen sein zu können.

§ 5. Der Stoffwechsel bei der Muskelarbeit.

Schon aus LAVOISIERS Versuchen über den respiratorischen Gaswechsel ging hervor, daß derselbe durch Muskelarbeit wesentlich ansteigt, und die seitdem ausgeführten Untersuchungen haben diese Tatsache längst außer allen Zweifel gestellt.

Als LIEBIG die chemische Zusammensetzung der Nahrungsmittel und des (toten) Körpers mit einer vor ihm lange nicht erreichten Klarheit erkannt hatte, stellte er sich die Frage, welche Nahrungsstoffe bei der körperlichen Arbeit zugrunde gehen und welche Bedeutung die verschiedenen Gruppen der organischen Nahrungsstoffe beim Stoffwechsel überhaupt haben.

Weil sich die organisierten Formen vor allem durch ihren Eiweißgehalt auszeichnen, nahm er an, daß die Tätigkeit des Körpers und speziell die der Muskeln in der Weise stattfindet, daß das lebendige Protoplasma dabei selbst zerstört und von dem aufgenommenen Eiweiß wieder neugebildet werde. Die N-freien Substanzen würden zur Wärmebildung im Körper benutzt, und zwar dadurch, daß der Sauerstoff dieselben direkt angriffe. Sie würden das Eiweiß vor dem schädlichen Sauerstoff schützen, indem sie ihn in Beschlag nähmen. Auf Grund dessen wurden die organischen Nahrungsstoffe in gewebusbildende (plastische) und wärmebildende (respiratorische) geteilt.

Den zweiten Satz dieser Hypothese können wir kurz abfertigen. Es zeigt die Erfahrung mit aller Bestimmtheit, daß die Zersetzung der N-freien Nahrungsstoffe nicht vom Sauerstoff, sondern von der Tätigkeit der Gewebe eingeleitet wird, wie dies am besten daraus hervorgeht, daß die Wärmebildung im Körper in einer sehr nahen Abhängigkeit vom Nervensystem steht (vgl. auch S. 32).

Wenn die Ansicht richtig wäre, daß die lebendige Substanz des Muskels bei der körperlichen Arbeit zerfalle, so hätte man zu erwarten, daß dabei eine Zunahme der N-Abgabe einträte, und man hat in der Tat außerordentlich zahlreiche Versuche in dieser Richtung gemacht. In der großen Mehrzahl der Fälle hat man dabei entweder keine oder nur eine geringe Zunahme der N-Ausscheidung während des Arbeitstages gefunden.

Als Illustration hierzu mögen die folgenden Versuche von VOIT am Hunde dienen:

	N-Aufnahme; g	N-Abgabe pro Tag; g	
1. Hund	0	5.6	Ruhe
	0	5.7	Laufen
	0	5.1	Ruhe
2. Hund	51	51.8	Ruhe
	51	55.3	Laufen
	51	51.8	Ruhe
	51	53.8	Laufen
	51	52.2	Ruhe

Die Arbeit des Tieres bestand darin, daß es in einem großen Tretrad zu laufen hatte. Die Größe der Arbeit betrug nach VOITS Berechnung etwa 150000 kg-m pro Tag.

Die erste Versuchsreihe (Hunger) zeigt einen N-Umsatz von 5.4 g bei Ruhe und von 5.7 g beim Laufen. Die Differenz ist von gar keiner Bedeutung, und auch wenn die ganze umgesetzte Fleischmenge zu der mechanischen Leistung angewendet worden wäre, könnten dadurch nur etwa 63000 kg-m, d. h. etwa $\frac{2}{5}$ der geleisteten Arbeit entstanden sein.

In der zweiten Versuchsreihe bei Zufuhr von 51 g N ist die N-Abgabe im Durchschnitt während der Arbeitstage nur 2.7 g (32000 kg-m entsprechend) größer als während der Ruhetage.

Dasselbe Resultat geht ferner aus den Versuchen von PETTENKOFER und VOIT am Menschen hervor. Die Versuchsperson hatte ein Rad mit einer Kurbel zu treiben. Das Rad wurde so stark belastet, bis der Widerstand in der Achse, nach dem Gefühl des Arbeiters, so groß war, wie er gewöhnlich bei Drehbänken in mechanischen Werkstätten ist, welche durch ein von der Hand getriebenes Schwungrad bewegt werden. Die Arbeit dauerte täglich neun Stunden. Bei Hunger und Ruhe betrug die N-Abgabe 12.3—12.5 g, und bei Arbeit 11.7 g. Bei mittlerer Kost und Ruhe wurden 16.5—17.4 g und bei Arbeit 17.0—17.4 N abgegeben. Also auch hier keine Steigerung der täglichen N-Abgabe durch die Arbeit.

An sich selbst machten FICK und WISLICENUS einen sehr gewichtigen Versuch. Sie bestiegen den Berg Faulhorn, dessen Spitze 1956 m über dem Wasserspiegel des Briener Sees liegt. Sie genossen siebzehn Stunden vor dem Versuch ihre letzte N-haltige Mahlzeit; die Bergbesteigung selbst dauerte sechs Stunden; erst sieben Stunden später genossen sie wieder eine N-haltige Kost. Der Harn wurde vom Anfang der Bergbesteigung bis sieben Stunden nach derselben gesammelt und an N analysiert. Er enthielt bei FICK 5.74 und bei WISLICENUS 5.55 g N, was dem Wärmewerte nach eine Arbeitsleistung von 63378 bzw. 61280 kg-m entspricht. Die tatsächlich ausgeführte nützliche Arbeit bestand darin, den eigenen Körper (bei F. 66, bei W. 76 kg) auf die Höhe von 1956 m zu erheben und betrug also 129096, bzw. 148656 kg-m. Die auf Kosten des zersetzten Eiweißes ausgeführte Arbeit hätte also höchstens die Hälfte der tatsächlich ausgeführten betragen können, wenn wir nämlich von der Arbeit des Herzens und der Respirationsmuskeln, sowie von der zur Erhebung des Schwerpunktes bei jedem Schritt auch auf einer ganz ebenen Oberfläche nötigen Arbeit ganz und gar absehen.

Man könnte sich vorstellen, daß die der Arbeit entsprechende N-Menge nicht am Arbeitstage, sondern später vom Körper abgegeben würde. Diese Annahme, die schon von LIEBIG ausgesprochen wurde, haben ARGUTINSKY und KRÜMMACHER an der Hand einiger Selbstversuche geprüft und als richtig befunden. Die beweisende Kraft dieser Versuche wird aber dadurch wesentlich herabgesetzt, daß die beiden Autoren schon während der Ruhetage nicht im N-Gleichgewicht waren, und daß ihre Kost in Bezug auf ihren absoluten Gehalt an Nahrungsstoffen viel zu gering war, nämlich pro Körperkilo nur 18.2—30 Kal., während 30 Kal. pro Körperkilo als der Bedarf eines erwachsenen, ruhenden oder höchstens ganz leicht arbeitenden Mannes bei zureichender Kost gilt.

Auch die Erfahrungen am Hungerer Succi sprechen entschieden gegen diese Ansicht. Während des zwölften Tages seines Fastens machte dieser einen Ritt von 1 St. 40 Min., ging sodann in seinem Zimmer umher, lief acht Minuten mit einigen Studenten um die Wette und schloß den Tag mit einer Fechtübung. An diesem Tage hatte er 19900 Schritte gemacht. Die N-Abgabe im Harn betrug am elften Tage (während des-

selben lag Succì den ganzen Tag im Bett) 7.880 g; am zwölften Tage (Arbeit) 7.162; am 13. Tage 3.509; am 14. Tage 5.336; am 15. Tage 5.142 g usw. Also konnte weder am Arbeitstage, noch während der drei folgenden Ruhetage irgendwelche Steigerung der N-Abgabe beobachtet werden.

Bei genügender Energiezufuhr ist übrigens, wie KRUMMACHER nachgewiesen, die am Tage nach der Arbeit auftretende Mehrausgabe von Stickstoff nur ganz unbedeutend.

Ein kräftiger Arbeiter bekam täglich 89.3 g Eiweiß (= 14.3 g N), 175 g Fett und 903 g Kohlehydrate (= 5701 Kal.) und schied während drei Ruhetagen im Mittel 13.46 g N im Harn und Kot aus. Dann folgte ein Arbeitstag, an welchem bei einer äußeren Arbeit von 402000 kg-m 14.05 g N abgegeben wurden. Die N-Abgabe an den zwei folgenden Ruhetagen betrug bezw. 13.70 und 13.47 g. Nur am ersten Ruhetag erschien also eine Mehrausgabe, die indes nur 0.24 g N betrug. Ferner zeigt dieser Versuch in besonders schöner Weise, daß die Muskelarbeit, bei Gegenwart von N-freien Nahrungsstoffen in genügender Menge, nicht auf Kosten des Eiweißes geleistet wird. Die äußere Arbeit entspricht hier 945 Kal., während der gesamte Eiweißumsatz am Arbeitstage, inkl. das Plus am folgenden Ruhetage (90 g Eiweiß), nur 364 Kal. entspricht.

Dasselbe Resultat geht endlich aus den langen Versuchsreihen von WAIT hervor, aus welchen ich nur das folgende Beispiel mitteilen kann. In jeder Reihe bekam die Versuchsperson täglich eine gleichgroße Zufuhr von potentieller Energie und Stickstoff. Während der ersten 4 Tage beobachtete sie körperliche Ruhe, während des 5. bis 8. Tages leistete sie täglich eine Arbeit von mehr als 41000 kg-m, während des 9. bis 12. Tages wurde wieder Ruhe eingehalten. Die Resultate dreier solcher Reihen sind folgende:

Nr.	Stickstoff, Mittel pro Tag; g			Kal. in der Kost	Äußere Arbeit kg-m
	In der Kost	Im Harn u. Kot	Bilanz		
I.	18.5	18.1	+ 0.4	3479	—
	18.3	17.2	+ 1.1	3488	41 565
	18.3	18.6	— 0.3	3555	—
II.	16.3	13.8	+ 2.5	3272	—
	16.2	14.5	+ 1.7	3278	46 717
	16.2	15.6	+ 0.6	3327	—
III.	17.2	16.4	+ 0.8	3522	—
	17.1	16.2	+ 0.9	3528	48 849
	17.1	15.0	+ 2.1	3577	—

Die N-Abgabe beträgt in Nr. I während der Ruheperioden durchschnittlich 18.4 g, während der Arbeitsperiode 17.2 g pro Tag; in Nr. II: Ruheperioden 14.7 g, Arbeitsperiode 14.5 g; in Nr. III: Ruheperioden 15.7 g, Arbeitsperiode 16.2 g. Die Differenzen sind in Nr. I + 1.2, in Nr. II + 0.2, in Nr. III — 0.5 g N.

Doch dürfen wir uns nicht vorstellen, daß nicht auch das Eiweiß als Quelle der Muskelarbeit dienen kann. Nachdem wir gesehen haben, wie außerordentlich leicht das Nahrungseiweiß von den Geweben angegriffen wird, kann es durchaus nicht in Abrede gestellt werden, daß unter Umständen auch bei der Muskelarbeit ein vermehrter Eiweißzerfall stattfinden kann. In einem extremen Falle, wenn gar kein Fett und keine Kohlehydrate dem Körper zur Verfügung stehen, wird die Muskelarbeit nur auf Kosten des Eiweißes ausgeführt werden können.

Diesen von VORR als theoretisch vollkommen möglich dargestellten Fall hat PFLÜGER, wie es scheint, ziemlich vollständig realisiert. Er fütterte einen großen Hund eine

längere Zeit hindurch mit Fleisch, dessen Gehalt an Fett und Kohlehydraten so gering wie möglich war und tatsächlich lange nicht für die Erzeugung der geleisteten Arbeit genügte. Vor dem Beginn der Versuche war der Hund sehr mager. Von Zeit zu Zeit ließ PFLÜGER das Tier eine sehr starke Arbeit ausführen, 109608 bzw. 73072 kg-m, die dann natürlich nur auf Kosten des Eiweißes hat geleistet werden können.

Dadurch ist aber nicht nachgewiesen, daß die Arbeit immer auf Kosten des Eiweißes geschehe. Im Gegenteil sprechen die zahlreichen Versuche, die zur Beleuchtung dieser Frage gemacht worden sind, entschieden dafür, daß der Körper, wenn ihm N-freie Nahrungsstoffe in genügender Menge zur Verfügung stehen, bei seiner Arbeit nicht das Eiweiß, sondern gerade diese Substanzen angreift.

So schwierig es in der Regel ist, bei der Körperarbeit eine unverkennbare Steigerung der Eiweißzersetzung nachzuweisen, ebenso leicht ist es festzustellen, daß die Zersetzung der N-freien Nahrungsstoffe dabei zunimmt.

Fast augenblicklich, wenn die Arbeit beginnt, nimmt die CO_2 -Abgabe zu und kann bei Arbeit von 27 auf 131 g und mehr pro Stunde gesteigert werden. Allen unseren Erfahrungen nach kann diese starke Zunahme der CO_2 -Abgabe nicht von einer entsprechenden Steigerung des Eiweißzerfalles bedingt werden.

Bei den Versuchen von PETTENKOFER und VOIT am Menschen nahm die tägliche Fettzersetzung beim Hunger um 171 g, bei gewöhnlicher Kost um 101 g zu. Entsprechende Resultate haben auch die Arbeitsversuche von ATWATER geliefert. Bei Ruhe betrug der Gesamtstoffwechsel bei einer seiner Versuchspersonen 2357 Kal., davon 429 aus Eiweiß und 1928 aus N-freien Nahrungsstoffen. Infolge strenger Muskelarbeit stieg der Umsatz durchschnittlich auf 5119 Kal., davon 462 aus Eiweiß und 4657 aus N-freien Nahrungsstoffen.

Von verschiedenen Seiten ist die Ansicht vertreten worden, daß unter den N-freien Nahrungsstoffen nur Kohlehydrate bei der Muskelarbeit benutzt würden. Bei Mangel an Kohlehydraten würde das Fett allerdings angegriffen werden, indes erst nach vorgängiger Umwandlung in ein Kohlehydrat. Hierdurch würden aber, wie ZUNTZ ausgeführt hat, nicht weniger als etwa 29 Proz. der potentiellen Energie des Fettes für die Muskeltätigkeit verloren gehen.

Bei Parallelversuchen, wo hauptsächlich Fett oder hauptsächlich Kohlehydrate genossen wurden, konnte indes ZUNTZ nichts derartiges finden, vielmehr schien aus denselben mit aller Bestimmtheit hervorzugehen, daß der Muskel sowohl das Fett als die Kohlehydrate bei seiner Arbeit verwenden kann, ohne daß ersteres unter beträchtlichem Energieverlust in Kohlehydrate verwandelt werden müßte. Dasselbe geht auch aus ATWATERS Versuchen hervor.

Wir können also sagen, daß die Muskeln ihre Leistungen auf Kosten aller drei Hauptgruppen der organischen Nahrungsstoffe ausführen können, daß sie aber hierbei die N-freien vorziehen und unter diesen, wie es scheint, die Kohlehydrate in erster Linie benutzen. Je nach der Art der Nahrung wird daher die eine oder andere Gruppe hauptsächlich angegriffen: die spezifischen Fleischfresser leisten ihre Muskelarbeit auf Kosten des Eiweißes und des Fettes, die Pflanzenfresser, wie

vor allem unsere landwirtschaftlichen Nutztiere, auf Kosten der Kohlehydrate. Letzteres dürfte, angesichts der großen Menge der von ihm genossenen Kohlehydrate, auch beim Menschen wesentlich der Fall sein.

Für die Physiologie des Stoffwechsels ebenso wie für die des Muskels an sich ist es von hervorragender Bedeutung festzustellen, einen wie großen Teil des bei der Muskeltätigkeit stattfindenden vermehrten Stoffumsatzes als äußere Arbeit erscheint.

Zu diesem Zwecke hat man vor allem den Gaswechsel bei körperlicher Ruhe und bei einer genau gemessenen Muskularbeit bestimmt. Durch Subtraktion der bei der Ruhe stattfindenden CO_2 -Abgabe bzw. des O-Verbrauches von der bei der Arbeit gefundenen, hat man die CO_2 -Abgabe und den O-Verbrauch bei der Arbeit an und für sich berechnet und dann unter Berücksichtigung der Größe der ausgeführten Arbeit die entsprechenden Zahlen für die Arbeitseinheit, kg-m, erhalten. (Auf Einzelheiten, betreffend die Versuchsanordnung und die Berechnung der Resultate, kann hier nicht eingegangen werden.) Es erübrigt dann, aus den solcherart erhaltenen Zahlen die entsprechenden Wärmewerte herzuleiten.

Der Wärmewert pro 1 g abgegebener CO_2 ist aber sehr verschieden, je nachdem sie aus Fett oder aus Kohlehydraten entstammt; bei alleiniger Bestimmung der CO_2 -Abgabe kann man daher nur unter Berücksichtigung der Zusammensetzung der Kost einigermaßen annehmbare Werte erhalten, welche jedenfalls keine größere Bedeutung beanspruchen können. Wenn man aber zu gleicher Zeit auch den O-Verbrauch feststellen kann, so gestaltet sich die Sache, wie oben bemerkt, wesentlich anders (S. 124). Da man indessen bis jetzt nur unter Anwendung der Gesichtsmaske den O-Verbrauch bestimmen kann, gründen sich die hierhergehörigen Bestimmungen auf Versuche von verhältnismäßig kurzer Dauer.

Dieselben sind sämtlich in ZUNTZ' Laboratorium gemacht und haben als kalorischen Wert für 1 kg-m äußere Arbeit beim Steigen bergauf beim Hunde 0.0070—0.0077 und beim Pferde 0.0069 Kal. ergeben. Da theoretisch $425 \text{ kg-m} = 1 \text{ Kal.}$, d. h. $1 \text{ kg-m} = 0.00235 \text{ Kal.}$, so folgt, daß bei diesen Tieren beim Gehen bergauf etwa ein Drittel der bei der Muskelarbeit entwickelten aktuellen Energie als äußere nützliche Arbeit erscheint.

Nach den Ermittlungen von ZUNTZ und seinen Schülern beträgt beim Menschen die Wärmeentwicklung pro 1 kg-m Arbeit mit den unteren Extremitäten (Steigen bergauf) durchschnittlich 0.0072 (0.0064 — 0.0084) Kal. — es wird also auch hier etwa ein Drittel der totalen Energieentwicklung zu nützlicher Arbeit ausgenützt.

Bei Arbeit mit den oberen Extremitäten (Drehen) scheint sich der Nutzeffekt etwas ungünstiger zu stellen; so finden wir bei HEINEMAN den kalorischen Wert für 1 kg-m solcher Arbeit gleich etwa 0.0102 Kal., die totale Energieentwicklung ist also hier etwa viermal so groß als die äußere Arbeit.

Es ist nicht unmöglich, daß dieser Unterschied bei der Arbeit mit den oberen und den unteren Extremitäten, welcher auch durch andere Untersuchungen bestätigt wurde, nur ein scheinbarer ist. Was bei derartigen Versuchen gemessen wird, ist ja die äußere nützliche Arbeit. Diejenigen Muskelleistungen, welche zur Fixation der Glieder, zur verstärkten Atmung und Herztätigkeit usw. nötig sind, werden ihrer Größe nach gar nicht gemessen, der dabei stattfindende Energieverbrauch macht sich aber bei der

Bestimmung der Stoffwechselzunahme unverkürzt geltend. Also ist der Nutzeffekt der bei der Arbeit direkt beteiligten Muskeln ohne Zweifel noch größer, als dies nach den oben mitgeteilten Zahlenangaben erscheint, und es läßt sich wenigstens denken, daß die bei der Arbeit mit den oberen Extremitäten notwendigen Extramuskelleistungen verhältnismäßig größer sind, als die bei Arbeit mit den unteren stattfindenden.

Mit einem Apparat, der es gestattet, allein für sich Hebungen oder Senkungen eines Gewichtes auszuführen, sowie dasselbe auf einer bestimmten Höhe (statische Arbeit) zu tragen, hat JOHANSSON, teilweise im Verein mit KORAEN, Untersuchungen über die CO_2 -Abgabe bei diesen verschiedenen Arten von Muskeltätigkeit veröffentlicht. Die Versuche wurden immer in nüchternem Zustande ausgeführt und sind daher untereinander streng vergleichbar, obwohl aus denselben die Energieentwicklung in absolutem Maße nicht berechnet werden kann.

Bei reiner Hebung eines Gewichtes betrug die Zunahme der CO_2 -Abgabe pro 1 kg-m äußere Arbeit 0.0053 bis 0.0058 g; wenn die Leistung aber ermüdend war, stieg sie bis auf 0.0069 g an, was zum Teil von der Schwierigkeit bedingt war, die Bewegungen ruhig und ohne Mitbewegungen auszuführen.

Bei gleicher Arbeit nimmt die CO_2 -Abgabe der Dauer der Kontraktion proportional zu; wird deren Einfluß durch Rechnung eliminiert, so stellt sich die CO_2 -Abgabe für die momentan ausgeführte Arbeit von 1 kg-m gleich 0.0032 bis 0.0042 g.

Betreffend die statische Arbeit hat JOHANSSON ermittelt, daß das Beibehalten einer Kontraktion während 1 Sek. bei 10 kg Belastung eine CO_2 -Abgabe von rund 0.001 g beansprucht. Bei gleicher Belastung nimmt die CO_2 -Abgabe bis zu einer gewissen Grenze proportional der Kontraktionsdauer zu. Auch übt der Verkürzungsgrad der Muskeln bei der statischen Arbeit einen sehr starken Einfluß auf die CO_2 -Abgabe aus, und zwar ist diese bei stark verkürzten Muskeln etwa fünfmal größer, als wenn die Muskulatur sich in unverkürztem Zustande kontrahiert.

Wenn endlich die von den Muskeln zu leistende Arbeit darin besteht, ein (automatisch) gehobenes Gewicht langsam zu senken, so wächst auch hier bis zu einer gewissen Grenze die CO_2 -Abgabe proportional der Zeitdauer der Kontraktion und ist etwa ebensogroß als bei statischer Arbeit von derselben Dauer. Der willkürliche Nachlaß des Kontraktionszustandes erfordert somit keinen meßbaren Aufwand von Energie.

Sogar bei den allergeringsten Muskelbewegungen macht sich deren Einfluß auf den Stoffwechsel deutlich merkbar, und um denselben völlig auszuschließen muß man, wie dies vor allem JOHANSSON hervorgehoben hat, vorsätzlich alle Muskelbewegungen und -Spannungen vermeiden. Unter solchen Umständen betrug die CO_2 -Abgabe in liegender Stellung bei JOHANSSON etwa 20 g pro Stunde.

Im wachen Zustande beobachten wir im gewöhnlichen Leben nie eine so große Muskelruhe, und daher stieg die CO_2 -Abgabe in JOHANSSONS Versuchen bei gewöhnlicher Bettruhe (wach) schon auf 25 g. Im allgemeinen kann man sagen, daß der Gaswechsel bei Menschen, welche keine eigentliche körperliche Arbeit ausführen, aber nicht vollständig ruhend sind, im wachen Zustande durchschnittlich etwa 40 Prozent größer ist als im Schläfe.

§ 6. Die Einwirkung der umgebenden Temperatur auf den Stoffwechsel.

Betreffend den Einfluß der umgebenden Temperatur auf den Stoffwechsel geht aus überaus zahlreichen Erfahrungen die Tatsache hervor,

daß sich poikilotherme und homoiotherme Tiere in dieser Hinsicht sehr verschieden verhalten: während bei den letzteren der respiratorische Gaswechsel, welcher als relativer Ausdruck des Gesamtstoffwechsels gelten kann, bei Sinken der Außentemperatur ansteigt und bei Steigen derselben abnimmt, sinkt und steigt der Gaswechsel bei den poikilothermen Tieren parallel den Veränderungen der Außentemperatur. Als Beispiel für poikilotherme Tiere seien nach H. SCHULZ nur folgende Versuchsergebnisse am Frosch mitgeteilt:

Temperatur des Tieres	CO ₂ -Abgabe pro kg und Stunde
1.0—1.6	0.008—0.015
6.4	0.067
14.5—15.4	0.069—0.085
25.0—25.3	0.150—0.171
32.5—33.5	0.550—0.670
34.0	0.639

An homoiothermen Tieren wurde vor allem durch Untersuchungen aus dem PFLÜGERSchen Laboratorium festgestellt, daß der Stoffwechsel unter dem Einfluß der Abkühlung dem bei mittlerer Temperatur stattfindenden gegenüber zunimmt: der Körper kämpft durch eine vermehrte Wärmebildung gegen den durch die Abkühlung hervorgerufenen größeren Wärmeverlust. Auf der anderen Seite ist aber zu bemerken, daß auch eine Erhöhung der Körpertemperatur bei diesen Tieren eine Steigerung des Stoffwechsels bewirkt, was seinerseits zeigt, daß die Energie der Oxydationsprozesse auch bei den Warmblütern mit der Temperatur der Organe zunimmt. Hier liegt eine fundamentale Übereinstimmung in den Grundeigenschaften der lebendigen Gewebe bei den homoiothermen und den poikilothermen Tieren vor. Die Zunahme des Stoffwechsels bei der Abkühlung, welcher wir bei den warmblütigen Tieren begegnen, ist also als etwas später Erworbenes zu betrachten, als etwas was sich im Interesse des Beibehaltens einer konstanten Eigentemperatur allmählich entwickelt hat (PFLÜGER).

Mit einer wie großen Genauigkeit die betreffende Regulation erfolgt, geht am schönsten aus Versuchen von RUBNER hervor, wie z. B. aus folgendem am Hunde.

Tier I

Lufttemperatur	Kal. pro kg und Stunde
13.8	78.7
14.9	74.7
17.3	69.8
18.0	67.1

Tier II

Lufttemperatur	Kal. pro kg und Stunde	Lufttemperatur	Kal. pro kg und Stunde
11.8	40.6	13.4	39.7
12.9	39.1	19.5	35.1
15.9	36.0	27.4	30.8
17.5	35.2		

Als Beispiel der Steigerung des Stoffwechsels, welche bei einer höheren Außentemperatur erscheint, teile ich noch folgenden Versuch am hungernden erwachsenen Meerschweinchen hier mit.

Außen- temperatur	Temperatur des Tieres	CO ₂ pro kg und Stunde; g	Außen- temperatur	Temperatur des Tieres	CO ₂ pro kg und Stunde; g
0	37.0	2.9	30.3	37.7	1.3
11.1	37.2	2.2	34.9	38.2	1.3
20.8	37.4	1.8	40.0	39.5	1.5
25.7	37.0	1.5			

Von großem Interesse ist der Einfluß der Nahrungszufuhr auf den Stoffwechsel bei verschiedener Außentemperatur. Unter den vielen hierüber von RUBNER veröffentlichten Versuchen verweise ich auf den folgenden, welcher sich auf Fütterung eines kleinen Hundes mit verschiedenen Fleischmengen bezieht.

Außen- temperatur	Kalorien pro Kilogramm Körpergewicht und 24 Stunden			
	Hunger	100 g Fleisch = 24 Kal. pro kg	200 g Fleisch = 48 Kal. pro kg	320 g Fleisch = 81 Kal. pro kg
7	86.4	—	77.7	87.9
15	63.0	—	—	86.6
20	55.5	55.9	57.9	76.3
25	54.2	55.5	64.9	—
30	56.2	55.6	63.4	83.0

Aus diesen und anderen gleichlautenden Versuchen geht hervor, daß bei genügend großer Fleischzufuhr der Umsatz von der Außentemperatur fast unabhängig ist (Vers. bei 320 g Fleisch), während bei einer geringeren Zufuhr, die sogar bei hoher Außentemperatur ungenügend ist, die Einwirkung der Temperatur sich in ihrem vollen Umfange geltend macht. Es läßt sich daher meines Erachtens schließen, daß der Stoffwechsel bei Zufuhr von Eiweiß, von einer gewissen Grenze an, sowohl bei hoher als bei niedriger Temperatur ansteigt; ist die dadurch erzielte Wärmebildung genügend, um auch bei tiefer Temperatur den Bedarf des Körpers zu decken, so ruft die letztere an und für sich keine weitere Steigerung des Stoffwechsels hervor. Wenn dies nicht der Fall ist, so treibt die Abnahme der Temperatur wie sonst den Stoffwechsel in die Höhe.

Die bei den Warmblütern im Dienste der Wärmeregulierung stattfindenden Veränderungen des Stoffwechsels erscheinen nicht mehr, wenn der Einfluß des zentralen Nervensystemes auf die Muskeln durch Kurarevergiftung oder hohe Durchschneidung des Rückenmarkes aufgehoben wird, wie z. B. in folgendem Versuch von VELTEN am kurarisierten Kaninchen:

Temperatur des Tieres	O-Verbrauch pro kg und Stunde; kbcm	CO ₂ -Abgabe pro kg und Stunde; kbcm
38.3	581	571
37.4	557	541
31.4	386	383
26.2	219	202
23.1	181	178

Es liegt daher sehr nahe, anzunehmen, daß die betreffende Steigerung unter normalen Verhältnissen gerade auf einer vom zentralen Nervensysteme hervorgerufenen Muskeltätigkeit beruhe, und dies wird auch ziemlich allgemein angenommen. Die Frage ist aber, ob hierbei äußerlich merkbare, grobsinnliche Muskelbewegungen auftreten oder nicht.

Bei kleinen Tieren, wie Mäusen, werden die Körperbewegungen sehr lebhaft, wenn die Außentemperatur stark herabsinkt. Damit hängt auch die außerordentlich kurze Zeit zusammen, innerhalb welcher die Zunahme der CO_2 -Abgabe zum Vorschein kommt. So fand PEMBREY, daß dieselbe bei Senkung der Außentemperatur von 32.5 auf 11°C . innerhalb 30 Minuten um 211 Proz., bei Senkung von 33.3°C . auf 17.5°C . innerhalb einer Minute noch um 60 Proz. zunahm.

RUBNER gibt an, daß er beim Hunde keine Bewegungen gesehen habe, welche von der Wärme oder Kälte eingeleitet worden wären, hebt indes hervor, daß an der unteren wie an der oberen Temperaturgrenze gelegentlich Unruhe beobachtet wird.

Meines Erachtens ist es sehr schwer, vielleicht unmöglich, an der Hand von Tierversuchen die Frage nach dem Vorhandensein wirklicher Muskelbewegungen bei der betreffenden Wärmeregulation bestimmt zu lösen, denn auch in dem Falle, daß ein Zittern oder Frösteln von einem aufmerksamen Beobachter wahrgenommen werden kann, so wird doch das Vorhandensein etwaiger Muskelspannungen und dergleichen wohl kaum festgestellt werden können, und dennoch wird durch solche Bewegungen der Stoffwechsel in einem sehr erheblichen Grade gesteigert. So betrug in Versuchen von JOHANSSON die CO_2 -Abgabe bei gewöhnlicher Betruhe 20 bis 31 Proz. mehr als bei vorsätzlicher Muskelruhe in liegender Stellung. Bei einer hysterischen Frau, die während des ganzen Versuches $23 \frac{3}{4}$ Stunden schlief, variierte die zweistündige CO_2 -Abgabe zwischen 26.8 und 34.0 g, also eine Differenz von etwa 28 Proz. Unter solchen Umständen ist es in einem höheren Grade wie sonst notwendig, die Versuche am Menschen anzustellen, um so viel wie möglich wirkliche Muskelbewegungen auszuschließen.

Aus den Versuchen von LOEWY geht nun hervor, daß der respiratorische Gaswechsel trotz einer ziemlich bedeutenden Abkühlung nicht immer während der Versuchsdauer ($1 \frac{1}{4}$ — $1 \frac{1}{2}$ Stunde) zunimmt. Wo eine Zunahme erschien, kamen in jedem Falle, wo die Versuche an intelligenten und mit ihren Körperfunktionen vertrauten Individuen ausgeführt wurden, Muskelzittern oder Muskelspannungen deutlich zum Ausdruck. Unter Beobachtung völliger Muskelruhe konnte JOHANSSON bei Versuchen von $1 \frac{1}{2}$ stündiger Dauer keinen deutlichen Einfluß der Außentemperatur auf die CO_2 -Abgabe konstatieren, obgleich die Außentemperatur zwischen 14 und 22°C . bei nacktem Körper variierte. Auch die im RUBNERSCHEN Institute ausgeführten Untersuchungen, bei welchen jeder Versuch 4 bis 6 Stunden dauerte, scheinen im großen und ganzen in derselben Richtung zu gehen.

Aus diesen Erfahrungen dürfte also geschlossen werden können, daß beim Menschen wenigstens durch absichtliches Unterdrücken jeder Muskelbewegung die Wärmebildung eine Zeit lang von der Außentemperatur unabhängig ist. Da indes, wie dies Vort am deutlichsten

zeigte,¹⁾ auch der Mensch durch eine stärkere Wärmebildung gegen den Einfluß einer niedrigeren Außentemperatur kämpft, kommen wir zu dem Schluß, daß es gerade die sichtbare Muskeltätigkeit ist, welche die wesentliche Ursache dieses vermehrten Stoffwechsels darstellt.

Daß dasselbe auch bei den Tieren der Fall ist, scheint mir nicht in Abrede gestellt werden zu können. In Bezug auf den absoluten Betrag dieser im Dienste der Wärmeregulierung stehenden Veränderungen des Stoffwechsels werden sich wohl bei verschiedenen Tierarten mehr oder weniger große Differenzen darstellen, je nach den verschiedenen Bedingungen für die Wärmeabgabe vom Körper. Bei kleinen Tieren, bei welchen, wie im folgenden Paragraphen näher dargestellt werden wird, der Wärmeverlust pro Kilogramm Körpergewicht viel größer ist als bei großen Tieren, wird die Wärmebildung bei niedriger Außentemperatur verhältnismäßig viel mehr zunehmen müssen. Daß auch der durch den verschieden dicken Pelz bedingte Schutz hier eine große Rolle spielt, ist ohne weiteres einleuchtend.

§ 7. Der Stoffwechsel bei verschiedenen großen Tieren.

Es ist ja selbstverständlich und bedarf keines weiteren Beweises, daß der absolute Stoffwechsel unter sonst gleichen Umständen um so größer sein muß, je größer die Organmasse des Körpers ist.

Wenn aber der Stoffwechsel bei verschiedenen großen Tieren auf die Einheit des Körpergewichts berechnet wird, so stellt es sich heraus, daß derselbe bei kleinen Tieren größer ist als bei großen.

Dieser Satz geht vor allem aus Versuchen an hungernden Tieren hervor, weil der Stoffwechsel hinsichtlich seines Umfanges bei denselben am konstantesten ist und nicht, wie bei Nahrungszufuhr, von der Menge und Art der Nahrung beeinflusst wird. Folgende Tabelle enthält eine Zusammenstellung einiger hierher gehöriger Angaben, welche, mit Ausnahme von Nr. 1, von RUBNER stammen.

Nr.	Tierart	Hungertag	Körper- gew.; kg	Pro kg Körpergewicht		Kalorien	
				N-Ab- gabe; g	Fett zer- setzt; g	pro kg Körpergew.	pro □m Körperoberfl.
1.	Mensch	3—5	64.0	0.20	2.81	31.2	995
2.	Hund	6, 10	30.4	0.17	3.28	35.3	997
3.	Hund	1—3	23.7	0.26	3.51	39.7	1069
4.	Hund	4, 8, 9	19.2	0.17	4.24	44.4	1135
5.	Hund	1, 3	17.7	0.31	3.94	45.0	1040
6.	Hund	2, 3	11.0	0.14	5.74	58.8	1109
7.	Hund	1, 2, 5	6.5	0.35	5.51	60.9	1054
8.	Hund	1, 3, 5	3.1	0.59	7.46	85.3	1091
9.	Kaninchen . .	4, 5	2.6	0.58	4.00	52.2	615
10.	Kaninchen . .	3—8	2.1	0.51	4.78	57.9	740
11.	Meerschweinchen	—	0.557	0.64	13.68	145.3	1341

1)	Außen- temperatur	CO ₂	
		pro 6	Stunden; g
	4.4	211	
	6.5	206	
	9.0	192	
	14.3	155	
	16.2	158	

Außen- temperatur	CO ₂	
	pro 6	Stunden; g
23.7	165	
24.2	167	
26.7	160	
30.0	171	

Daß bei verschiedenen Tierarten einige Variationen vorkommen, ist ziemlich selbstverständlich, denn die Bedeckung des Körpers und andere Umstände werden sich doch nicht bei allen Arten in gleicher Weise geltend machen.

Die Ursache des vorliegenden Verhaltens ergibt sich, zum Teil wenigstens, durch folgende Erwägungen.

Je kleiner ein Tier ist, um so größer ist seine Körperoberfläche im Verhältnis zum Volumen und Gewicht des Körpers. Angenommen, wir haben zwei Kugeln, die eine A von 2, die andere B von 4 cm Durchmesser; die Oberfläche von A ist dann 12.56, die von B 50.24 qcm; ihre Volumina sind 4.18 bzw. 33.49 cem. Bei der kleineren Kugel ist das Verhältnis Volumen:Oberfläche wie 1:3, bei der größeren wie 1:1.5.

Der Wärmeverlust des Tierkörpers geschieht zum größten Teil (etwa $\frac{4}{5}$) durch die Haut, und die durch dieselbe abgegebene Wärmemenge ist selbstverständlich der Hautoberfläche etwa proportional. Damit sich die Körpertemperatur konstant erhalte, muß auch die Wärmebildung, d. h. der Stoffwechsel, der Hautoberfläche proportional sein. Wenn also ein großes und ein kleines warmblütiges Tier, welche alle beide sich in Bezug auf die Dichte ihrer Haare nicht viel unterscheiden, bei derselben Außentemperatur dieselbe Körpertemperatur haben sollen, so muß das kleine Tier im Verhältnis zu seinem Körpergewicht mehr Wärme als das große Tier bilden, d. h. der pro Körperkilo berechnete Stoffwechsel muß bei jenem größer sein als bei diesem (C. BERGMANN).

Der Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung wurde viel später von RUBNER durch die in obiger Tabelle sub 2 bis 8 aufgenommenen Versuche erbracht. An seinen Versuchstieren bestimmte er nämlich auch die Größe der Körperoberfläche und berechnete den Stoffwechsel auf die Einheit derselben. Es stellte sich nun heraus, daß derselbe bei allen Hunden, gleichgültig ob groß oder klein, merkbar gleich war (vgl. den letzten Stab der Tabelle).

Auch bei gefütterten Tieren läßt sich dasselbe Verhalten nachweisen.

v. HÖSSLIN hat diese Abhängigkeit des Stoffwechsels von der Körperoberfläche eingehender erörtert und ist zu dem Schlusse gekommen, daß dieselbe überhaupt den Ausdruck der geeignetsten Leistung des Körpers darstellt.

Wenn dem so ist, so ist zu erwarten, daß dasselbe Gesetz sich auch dann bewähren soll, wenn die Tiere bei einer solchen Außenwärme aufbewahrt werden, daß sie zur Erhaltung ihrer Körpertemperatur kaum eine Wärmebildung mehr nötig haben. Dies wird durch folgenden Versuch durch RUBNER an Meerschweinchen bei 30° C. bestätigt.

Körpergewicht; g	Hungernde Tiere		Körpergewicht; g	Gefütterte Tiere	
	CO ₂ pro kg und Stunde; g	CO ₂ pro qm und Stunde; g		CO ₂ pro kg und Stunde; g	CO ₂ pro qm und Stunde; g
617	1.289	12.35	670	1.430	14.10
568	1.129	10.53	520	1.788	16.19
223	1.778	12.14	360	2.210	17.69
206	1.961	13.16	221	2.787	18.94

Daß der wachsende Organismus pro Kilogramm Körpergewicht einen größeren Stoffwechsel hat als der erwachsene, folgt ohne weiteres aus seiner geringen Körpergröße. Die Erfahrung zeigt aber noch, daß auch der pro Quadratmeter Körperoberfläche berechnete Stoffwechsel bei jüngeren Individuen größer ist als bei älteren, daß also hier der Stoffumsatz noch von irgendwelchen dem jugendlichen

Körper an sich eigentümlichen Umständen beeinflusst und in die Höhe getrieben wird.¹⁾

Die folgende Tabelle enthält eine Anzahl Beobachtungen von MAGNUS-LEVY und FALK, welche diese Tatsache bestätigen. Dieselben beziehen sich auf die CO₂-Abgabe bei nüchternen Individuen in liegender Stellung.

Männliche Individuen			Weibliche Individuen		
Alter; Jahre	Gewicht; kg	CO ₂ -Abgabe pro qm Körper- oberfläche und Stunde; g	Alter; Jahre	Gewicht; kg	CO ₂ -Abgabe pro qm Körper- oberfläche und Stunde; g
2 ¹ / ₂	11.5	17.7	—	—	—
6	14.5	17.4	7	15.3	15.7
6	18.4	15.5	6 ¹ / ₂	18.2	15.2
7	19.2	17.5	12	24.0	14.3
7	20.8	17.4	12	25.2	12.4
9	21.8	15.3	13	31.0	14.9
11	26.5	14.4	11	35.0	14.0
10	30.6	15.7	14	35.5	13.7
14	36.1	13.8	12	40.2	12.6
14	36.8	13.5	11	42.7	13.5
16	39.3	13.3	17—40	31.0—68.2	11.8
17	40.0	14.1			
14	43.0	14.0			
17	44.3	15.3			
16	57.5	12.4			
16	57.5	12.9			
22—56	43.2—88	11.2			

Auch die wenigen direkten Ermittlungen, die wir über den Gesamtstoffwechsel bei wachsenden Kindern besitzen, ergeben, wie aus folgender Zusammenstellung hervorgeht, dasselbe Resultat.

Alter; Jahre	Körper- gewicht; kg	Gesamtstoffwechsel in Kal.		Autor
		pro Körper- kilo	pro qm Körper- oberfläche und 24 St.	
9 ¹ / ₂	23.2	63	1499	HELLSTRÖM
	24.0		1377	RUBNER
11	26.0	52	1290	„ (nicht in N-Gleichgewicht)
11	32.1	56	1391	SONDEN und TIGERSTEDT
12	38.0	48	1300	RUBNER
	38.3		1254	SONDEN und TIGERSTEDT
11	41.0	44	1321	RUBNER
Erwachsener	70.0	32	1071	

¹⁾ Zur Berechnung der Körperoberfläche aus dem Körpergewicht benutzt man im allgemeinen folgende von MEEH aufgestellte Formel: $O = K \sqrt[3]{G^2}$, wo O die Körperoberfläche in Quadratcentimeter, G das Körpergewicht in Gramm und K eine empirisch bestimmte Konstante bedeutet. Diese variiert etwas mit dem Lebensalter und ist im Mittel beim Menschen 12.3, beim Hunde 11.2, beim Kaninchen 12.9, bei der Ratte 9.1 und beim Meerschweinchen 8.9.

Endlich geben auch die Beobachtungen von CAMERER und anderen über die Nahrungsaufnahme bei Kindern in verschiedenem Alter genau dasselbe Resultat. Ich beschränke mich auf die Zahlen der erstgenannten.

Männliche Individuen				Weibliche Individuen			
Alter; Jahre	Gewicht; kg	Kal. pro Körperkilo	Kal. pro qm Körper- oberfläche	Alter; Jahre	Gewicht; kg	Kal. pro Körperkilo	Kal. pro qm Körper- oberfläche
5—6	18	77	1680	2—4	13	75	1470
7—10	24	62	1440	5—7	17	69	1460
11—14	34	47	1250	8—10	22	59	1390
15—16	53	40	1220	11—14	32	52	1330
17—18	59	38	1200	15—18	41	33	930
Erwachsener	70	32	1071	21—14	45	40	1150
				Erwachsene	56	32	999

Im Säuglingsalter ist der Stoffwechsel pro Kilogramm Körpergewicht, wie zu erwarten, viel höher als beim Erwachsenen; berechnet pro Quadratmeter Körperoberfläche ist er aber entschieden geringer als bei etwas älteren Kindern (vgl. die folgende Tabelle), was wohl damit zusammenhängt, daß das neugeborene Kind meistens schläft und der Tonus seiner Muskeln noch wenig entwickelt ist.

Alter; Wochen	Körper- gewicht; kg	Gesamtstoffwechsel; Kal.			Anmerkungen	Autor
		absolut	pro Körper- kilo	pro qm Körper- oberfläche		
9	5.1	352	69	1006	Brustnahrung Dasselbe Kind; Nahrung mit Kuhmilch	RUBNER u. HEUBNER
30	7.6	528	69	1143		
	7.6	569	75	1233		
	7.7	632	82	1378		
2	3.2	258	81	1000	Dasselbe Kind; Brust- nahrung	CAMERER
4	3.7	330	89	1150		
7	4.4	440	100	1370		
10	5.0	420	84	1200		
14	5.6	440	79	1170		
17	6.1	460	75	1150		
20	6.6	470	71	1120		

Im Greisenalter ist der Stoffwechsel, auf Quadratmeter Körperoberfläche bezogen, nicht unerheblich geringer als im mittleren Lebensalter. Während die CO₂-Abgabe bei Männern im Alter von 22—56 Jahren pro Quadratmeter Körperoberfläche und Stunde 11.16 betrug, war sie bei Greisen im Alter von 70—77 Jahren nur 9.18; für weibliche Individuen finden wir im Alter von 17—40 Jahren 11.75 g, im Alter von 71—86 Jahren 9.79 g CO₂ (MAGNUS-LEVY und FALK). Die Resultate EKHOLMS über den Gesamtstoffwechsel bei Greisen stimmen damit vollständig überein. Pro Tag betrug derselbe im Mittel aus zehn Versuchen an Individuen im Alter zwischen 68 und 81 Jahren pro Quadratmeter Körperoberfläche 902 Kal., während er bei ruhenden Männern mittleren Alters etwa 1071 Kal. beträgt.

Wir können also sagen, daß auch das Lebensalter an sich einen unterschiedenen Einfluß auf die Größe des Stoffwechsels ausübt, indem derselbe während der Periode des Wachstums, mit Ausnahme des Säuglingsalters, auf Quadratmeter Körperoberfläche bezogen, größer als im mittleren Alter, und während dieses größer als im Greisenalter ist.

§ 8. Der Ansatz von Eiweiß im Körper.

Beim Studium der Eiweißzersetzung unter alleiniger Zufuhr von Fleisch (Eiweiß) fanden wir, daß es nur wenige Tage dauert, bis sich der Körper mit der genossenen Eiweißmenge ins N-Gleichgewicht stellt. Also dauert bei solcher Kost der Eiweißansatz nur eine kurze Zeit und kann keine bedeutende Höhe erreichen. Die größte Fleischmenge, die Vort bei reiner Fleischnahrung an seinem Hunde zum Ansatz bringen konnte, betrug 1365 g (= 46.4 g N); im Durchschnitt konnte er auf diese Weise keinen größeren Ansatz als 500 g Fleisch (= 17 g N) erreichen. Mit Fleisch allein vermag man allerdings ein Tier auf dem in einer anderen Weise erzeugten Eiweißstand zu erhalten, diesen Stand aber nicht herzustellen, noch eine Fleischmästung zu bewirken.

Ich bemerke ausdrücklich, daß ich, wenn hier und im folgenden, in Übereinstimmung mit der allgemein gebräuchlichen Ausdrucksweise, der gesamte im Körper zurückgebliebene Stickstoff als Fleisch berechnet wird, damit keineswegs behaupten will, daß alles dieses N in der Tat als Muskelsubstanz angesetzt wird. Im Gegenteil ist es sehr leicht möglich, daß sich von diesem Stickstoff ein Teil als totes Eiweiß in den Körperflüssigkeiten vorfindet, während sich ein anderer Teil als lebendige Substanz in anderen Geweben als den Muskeln angesetzt hat. Unter „Fleischansatz“ verstehen wir also eigentlich den als Fleisch berechneten, im Körper zurückgebliebenen Stickstoff.

Aus seinen Versuchen mit alleiniger Fleischzufuhr zieht Vort ferner den Schluß, daß unter sonst gleichen Verhältnissen beim fettreichen Zustand des Tieres bis zum Eintritt des N-Gleichgewichtes Fleisch ungleich mehr und länger angesetzt wird als beim mageren Tiere. Bei fetten Tieren erspart also das im Körper abgelagerte Fett das in der Kost zugeführte Eiweiß.

Wir haben schon gesehen, daß jedenfalls auch bei gemischter, aus Eiweiß und N-freien Substanzen zusammengesetzter Kost das N-Gleichgewicht eintritt. Auf der anderen Seite wird die Eiweißzersetzung durch das Vorhandensein der N-freien Substanzen aber in einem gewissen Umfange herabgesetzt. Wir dürfen also erwarten, daß wir bei gleichzeitiger Zufuhr von Eiweiß und von N-freien Substanzen einen umfangreicheren und länger dauernden Eiweißansatz zustande bringen können.

Dies ist nach den zahlreichen hierhergehörigen Versuchen von Vort in der Tat der Fall. Aus denselben stellt es sich aber auch heraus, daß die Ersparnis an Fleisch bei einer reichlichen Fleischzufuhr nicht durchgehend beträchtlicher ist als bei einer geringen Fleischaufnahme. Bei 2000 g Fleisch und 250 g Fett war allerdings die täg-

liche Ersparnis 186 g; bei 1000 g Fleisch und 300 g Fett war sie aber noch 167 g, während sie bei 1800 g Fleisch und 250 g Fett 140 g, und bei 1500 g Fleisch und 150 g Fett nur 70 g betrug.

Es ist allerdings nicht möglich, aus diesen Versuchen ein ganz bestimmtes Gesetz zu abstrahieren, doch scheinen dieselben anzudeuten, daß eine große tägliche Ersparnis an Fleisch nicht allein von der absoluten Fleischmenge in der Kost bedingt ist, sondern am besten erzielt wird, wenn die Fettzufuhr im Verhältnis zu der Fleischzufuhr relativ groß ist.

Diese Schlußfolgerung wird durch die folgende Versuchsreihe wesentlich unterstützt; bei derselben blieb die Fettmenge der Nahrung stets die gleiche, während die Fleischmenge von 450 bis auf 1500 g ohne erhebliche Änderung des täglichen Fleischansatzes anstieg.

Datum	Nahrung		Fleischansatz pro Tag; g
	Fleisch; g	Fett; g	
4. Dez. 1857	450	250	106
5.—6. Jan. 1858	500	250	56
6.—9. " "	750	250	90
9.—12. " "	1000	250	125
12.—15. " "	1250	250	98
15.—19. " "	1500	250	119
19.—22. " "	1500	250	53

Die absolute Fleischmenge hat hier nur einen verhältnismäßig geringen Einfluß auf den Fleischansatz ausgeübt: bei 750 und 1250 g ist er fast gleichgroß, bei 1000 und 1500 ebenso.

Für die uns jetzt beschäftigende Frage ist es aber nicht genügend, zu untersuchen, wie groß die während einer längeren Zeit gewonnene mittlere Fleischersparnis ist, wir müssen vor allem auch studieren, wie lange der Fleischansatz dauert, bis das N-Gleichgewicht wieder eintritt, und wie groß dieser Ansatz dann ist. Denn es kann ja der Fall sein, daß bei einer gewissen Kombination von Fleisch und Fett der tägliche Eiweißansatz ein sehr beträchtlicher ist, aber nur wenige Tage dauert, während bei einer anderen Kombination der Eiweißansatz pro Tag allerdings geringer ist, dagegen eine längere Zeit anhält, so daß er nun größer als im ersten Falle wird.

Diese Frage ist in der Tat sehr schwer zu beantworten, denn sie verlangt, daß die Versuche an einem und demselben Tiere gemacht werden, und da dieselben vielfach variiert werden müssen, kann es nicht vermieden werden, daß sie eine lange Zeit beanspruchen, was aber sonstige Veränderungen im körperlichen Zustand des Tieres verursachen kann.

Aus den von VOIT hierüber mitgeteilten Beobachtungen geht hervor, daß die größte Fleischmenge den größten und am längsten dauernden Fleischansatz nicht hervorgebracht hat. Bei 1800 g Fleisch und 250 g Fett trat das N-Gleichgewicht nach sieben Tagen ein, und dabei waren nur 854 g Fleisch angesetzt; bei 500 g Fleisch und 250 g Fett stellte sich das N-Gleichgewicht sogar nach 32 Tagen nicht ein, und während dieser Zeit waren nicht minder als 1794 g Fleisch angesetzt. Dabei war der Fleischansatz sehr gleichmäßig über die ganze Versuchsreihe verteilt: auf die ersten 12 Tage kam im Mittel ein Ansatz von 71 g Fleisch, auf die folgenden zehn Tage ein solcher von 42 g und auf die letzten zehn Tage einer von 52 g.

Um den größten Ansatz von Fleisch zu erreichen, scheint es also am besten zu sein, eine im Verhältnis zu der dargereichten Fleischmenge ziemlich große Fettmenge zu geben. Daß die Eiweißzufuhr nicht unter eine gewisse Grenze hinabgehen darf, ist selbstverständlich.

In Bezug auf den Fleischansatz verhalten sich die Kohlehydrate in ganz derselben Weise als das Fett, nur ist ihr eiweißersparender Effekt viel stärker als der einer isodynamen Fettmenge.

In einer Versuchsreihe mit 500 g Fleisch und 250 g Fett betrug die tägliche Fleischzersetzung 558 g; wurden statt des Fettes 200 g Kohlehydrate dargereicht, so sank die Fleischzersetzung auf 505 g und bei 300 g Kohlehydraten (isodynamisch = etwa 132 g Fett) auf 466 g (VOIR). -- Eine mit 42,5 g Fleischmehl und 40 g Stärke gefütterte Hündin verlor täglich 17,5 g Fleisch vom Körper. Durch Zugabe von 5 g Fett sank der Verlust auf 11,7 g; als das Fett durch 14,8 g Stärke, wovon 12,5 g verdaut wurden, ersetzt wurde, betrug der tägliche Verlust nur noch 0,1 g Fleisch.

In besonders prägnanter Weise geht die Überlegenheit der Kohlehydrate in dieser Hinsicht aus Versuchen von LANDERGREN hervor. Er gab einem erwachsenen Menschen eine fast N-freie, mit Abrechnung des Verlustes durch den Kot aus 1,6 g Eiweiß, 738 g Kohlehydraten und 17 g Alkohol bestehende Kost mit 45,2 Kal. pro Körperkilo. Bei derselben sank die N-Abgabe im Harn von 12,8 am Tage vor dem Versuche während vier Tagen schon auf 3,8 g herab. Vom fünften Tage an wurden die Kohlehydrate fast völlig ausgeschlossen und statt derer eine isodyname Fettmenge verabreicht (Zufuhr netto 304,0 g Fett, 2,1 g Kohlehydrate, 30,4 g Alkohol, 43,7 Kal. pro Körperkilo). Bei dieser Kost stieg die N-Abgabe im Harn während des fünften bis siebenten Tages auf bezw. 4,3, 8,9, 9,6 g.

Zur theoretischen Deutung dieser Tatsache hat man angenommen, daß sich die Kohlehydrate dank ihrer Aldehyd-, bzw. Ketongruppe in einem labileren Gleichgewicht als das Fett befinden, deshalb leichter als dieses zersetzt werden und also in höherem Maße eiweißersparend wirken. Dagegen läßt sich aber, nach LANDERGREN, einwenden, daß die Kohlehydrate ihre charakteristische eiweißersparende Wirkung entfalten, auch wenn sie nicht allein, sondern mit ziemlich viel Fett genossen werden. So wurde in einem Versuch bei einer Nettozufuhr von 6,5 g Eiweiß, 143 g Fett und 308 g Kohlehydraten mit 45 Kal. pro Körperkilo die N-Abgabe im Harn am 4. Tage auf 3,0 g herabgedrückt. Dasselbe geht auch aus einem Versuche von TALLQVIST hervor, bei welchem das N-Gleichgewicht ebenso leicht hergestellt werden konnte, wenn die N-freie Energie der Kost zu 83 oder 44 Proz. aus Kohlehydraten bestand. Bei Gegenwart eines gewissen Minimums an Kohlehydraten entfaltet das Fett sowohl bei N-Hunger als bei N-Zufuhr einen ebenso kräftigen N-Schutz wie isodyname Mengen Kohlehydrate. Die Ursache dieses Verhaltens werde ich später erörtern.

Unter welchen Bedingungen die Zugabe von Kohlehydraten den absolut größten und am längsten andauernden Fleischansatz bewirkt, darüber gibt es allerdings keine näheren Untersuchungen. Wenn wir aber bedenken, wie sich der Eiweißumsatz bei Zufuhr von Kohlehydraten sonst ganz wie bei Fettzufuhr verhält, ist es sehr wahr-

scheinlich, daß auch in dieser Hinsicht eine Übereinstimmung stattfindet und daß also der Fleischansatz am größten wird, wenn sich das Verhältnis Eiweiß : Kohlehydraten zugunsten der letzteren gestaltet.

Auch in praktischer Hinsicht sind diese Ergebnisse bedeutungsvoll, denn sie zeigen uns, daß es gar nicht rationell ist, einen Rekonvaleszenten oder im allgemeinen einen schlecht ernährten Menschen vorzugsweise mit Eiweiß zu ernähren. Durch eine einseitige Eiweißkost kann kein Eiweiß zum Ansatz gebracht werden, die Organmasse des Körpers kann nicht zunehmen, hierzu sind außer dem Eiweiß Fett und Kohlehydrate in genügender Menge notwendig.

Im allgemeinen stellt man sich vor, daß der Eiweißansatz beim erwachsenen Körper nur verhältnismäßig schwierig erfolgt, was auch durch die Tatsache bezeugt wird, daß selbst bei sehr reichlicher Zufuhr von Eiweiß N-Gleichgewicht in der Regel ziemlich schnell eintritt.

Dieses Verhalten ist eigentlich etwas Selbstverständliches. Wenn ein Überschuß von Eiweiß vorhanden wäre, so müßte er entweder die Eiweißmenge der Körperflüssigkeiten (Blut, Gewebsflüssigkeit) steigern oder auch als lebendiges Protoplasma organisiert werden. Die obere Grenze für die Eiweißmenge in ersteren wird natürlich bald erreicht, und wenn Eiweiß in einer noch größeren Menge zum Ansatz kommt, kann es nur als Protoplasma abgelagert werden, was auch nur in geringem Umfange stattfindet.

Der Körper sucht nämlich, wie v. HOESSLIN ausgeführt hat, die für ihn normale Menge an lebendiger Substanz in möglichst engen Grenzen zu erhalten, weil mit dem Wachstum der Zelle ein (unverhältnismäßig) viel größerer Verbrauch verbunden ist, und damit dann auch eine vermehrte Leistungsfähigkeit, wie auch mit einer Abnahme der lebendigen Substanz eine sehr verminderte. Eine mittlere und sich annähernd gleich bleibende Leistungsfähigkeit erhält sich der Körper durch die annähernde Konstanz seiner funktionierenden Massen. Das Gegenteil, eine weitgehende Abhängigkeit des Organismus und seines Bestandes an funktionierendem Protoplasma, eine rapide Ab- und Zunahme des Körperfleisches, wäre nicht zweckentsprechend, weniger vorteilhaft wie die wirkliche Einrichtung. Darum zerstört der Körper den größten Teil des überschüssig zugeführten Eiweißes.

Bei genügendem Kalorienüberschuß läßt sich aber auch beim erwachsenen Körper eine bedeutende Aufspeicherung von Eiweiß erzielen, wie aus den in der folgenden Tabelle enthaltenen Angaben hervorgeht, welche sich alle auf den Menschen beziehen.

Versuchsdauer; Tage	Kal. pro kg Körpergew. pro Tag	N-Zufuhr, Mittel pro Tag; g	N-Ansatz, Mittel pro Tag; g	N-Ansatz in Proz. der N-Zufuhr	Anmerkungen	Autor
15	72.0	15.5	3.3	21	} Selbstversuch	KRUG
27	32.5—38.0	20.2—24.6	2.8	10—16		
18	70.0—90.0	17.2—24.2	3.8	15—26	} Patientin	KAUFMANN und MOHR
11	67.0—96.0	15.0—17.3	5.7	34		

Das Vorhandensein eines Nahrungsüberschusses ist also für den Eiweißansatz von maßgebender Bedeutung, es kommen indes auch andere Faktoren hinzu. Was speziell den Erwachsenen betrifft, übt die Tätigkeit der Muskeln in dieser Hinsicht einen sehr großen Einfluß aus,

welcher nicht allein durch die stärkere Nahrungsaufnahme des körperlich Arbeitenden erklärt werden kann, wie dies aus folgendem Versuch von CASPARI ersichtlich ist.

Der Versuchshund bekam ein konstantes Futter, enthaltend 2088—2099 Kal. und 25.1 N pro die. Bei Ruhe betrug die N-Bilanz während drei Tagen -0.5 , $+1.3$ und $+1.2$ g; dann folgte eine Arbeitsperiode von vier Tagen mit einer täglichen N-Bilanz von bezw. -1.4 , ± 0.0 , $+0.1$, $+1.5$ g; ein eingeschaltener Ruhetag zeigte eine N-Bilanz von $+1.3$ g; während der danach folgenden fünftägigen Arbeitsperiode betrug die N-Bilanz $+2.5$, $+3.7$, $+2.9$, $+3.5$, $+3.5$ g. Zu gleicher Zeit nahm das Körpergewicht ab, und zwar in der ersten Arbeitsperiode von 33.0 auf 32.6 und in der zweiten von 32.9 auf 32.1 kg. Hier lag also kein Nahrungsüberschuß vor, und nichtsdestoweniger wurde eine erhebliche N-Menge im Körper zurückgehalten.

Um die Bedingungen des Eiweißansatzes bei noch wachsendem Körper näher zu untersuchen, muß man, damit der Einfluß der verschiedenen Körpergröße ausgeschlossen sei, den Stoffwechsel zweier gleich großen Individuen, eines erwachsenen und eines heranwachsenden, vergleichen. Zu diesem Zwecke hat SOXHLET den Stoffwechsel bei einem Saugkalb von 50 kg Körpergewicht mit demjenigen bei einem von HENNEBERG untersuchten erwachsenen Schaf von 45.5 kg Körpergewicht zusammengestellt. Die Ergebnisse sind folgende:

	Im Futter pro 1 kg		Abgegeben pro 1 kg	In Körper zurückgebliebener
	N; g	C; g	N; g	N; g
Saugkalb	0.784	9.8	0.204	0.580
Schaf	0.212	5.6	0.167	0.045
Schaf, gemästet . .	0.520	8.7		

Aus dem, was wir früher kennen gelernt haben, wissen wir, daß es beim erwachsenen Körper als Regel gilt, daß die Menge des abgegebenen Stickstoffes mit der Menge des Stickstoffes im Futter sehr nahe übereinstimmt. Beim Saugkalb ist dies aber nicht der Fall. Bei einer Zufuhr von 0.784 g N pro Körperkilo schied dieses nur 0.204 g N aus, während das erwachsene Schaf bei 0.212 g N eine N-Abgabe von 0.167 hatte.

Hieraus folgt, daß die Bedingungen für den Zerfall des Eiweißes beim heranwachsenden Körper viel ungünstiger als beim erwachsenen sind.

Daß dies zum Teil von der größeren absoluten Zufuhr bedingt ist, kann nicht gut bezweifelt werden. Da wir aber auf der anderen Seite wissen, wie sich der erwachsene Körper auch mit den größten Eiweißmengen binnen kurzem ins N-Gleichgewicht stellt, so können wir nicht umhin anzunehmen, daß die Zellen des heranwachsenden Körpers eine besondere Fähigkeit besitzen müssen, das Eiweiß aus den Körperflüssigkeiten an sich zu ziehen und in lebendiges Protoplasma zu verwandeln. Näheres darüber wissen wir zur Zeit nicht.

Besonders aus den am Hunde gewonnenen Erfahrungen über den N-Stoffwechsel bei verminderter Zufuhr von Stickstoff im Futter ist vielfach die Ansicht ausgesprochen worden, daß der Körper, um den einmal erzielten

Eiweißansatz zu schützen, dauernd soviel Eiweiß genießen muß, als er bei Eiweißmast genossen hatte, oder jedenfalls daß die Kalorienzufuhr die gleiche sein sollte. Gegen diese Folgerung sprechen indes die oben erwähnten Versuche von CASPARI, und andere Beobachtungen gehen in derselben Richtung. Aus den Versuchen an hungernden Individuen ist ersichtlich, daß der Körper, wenn das aufgespeicherte Eiweiß einmal in lebendiges Protoplasma verwandelt wird, gegen seine Einschmelzung einen sehr großen Widerstand leistet (vgl. S. 112). Auch der folgende Versuch von SIVÉN zeigt, daß der Körper seinen Eiweißbestand bei sehr geringer Eiweißzufuhr behaupten kann.

Das Versuchsindividuum, ein 30-jähriger Mann, genoß in seiner gewöhnlichen Kost täglich etwa 16 g N (= 100 g Eiweiß); dann wurde unter entsprechender Vermehrung der N-freien Nahrungsstoffe die N-Zufuhr stufenweise bis auf 6.3 g herabgesetzt. Das Resultat ist in folgender Tabelle kurz zusammengestellt:

Reihe und Tage	Zufuhr pro Tag N; g	N-Gleich- gewicht nach Tagen	Gesamt-N-Verlust am Körper bis Eintritt des N-Gleichgewichtes	Gesamt-N-Ansatz während der Reihe ¹⁾
I. 7	12.69	1	0.53	9.73
II. 8	10.40	1	0.34	6.04
III. 6	8.71	sofort	—	4.39
IV. 6	6.26	3	2.09	—0.58

Während dieses Versuches hat der Körper also nicht allein kein Eiweiß verloren, sondern im Gegenteil während der ersten drei Reihen eine 20.16 g N entsprechende Eiweißmenge angesetzt, und sogar in der vierten Reihe hat er insgesamt nur 0.58 g N verloren. Mit anderen Worten, bei zweckmäßiger Anordnung der Kost kann die Zufuhr von Eiweiß auf einen sehr niedrigen Wert herabgedrückt werden, ohne daß der Körper etwas von seinem eigenen Eiweiß zu verlieren braucht.

In der letzten Zeit haben mehrere Autoren, vor allem LOEWI, Beobachtungen veröffentlicht, nach welchen die letzten, die Biuretreaktion nicht mehr gebenden Verdauungsprodukte des Eiweißes nicht allein das Eiweiß beim Stoffwechsel vollständig vertreten könnten, sondern auch geeignet wären, einen N-Ansatz im Körper zu bewirken. Wenn sich diese Erfahrungen in ihrem vollen Umfange bestätigen, so liegt in denselben eine Tatsache von der allergrößten Bedeutung für unsere Auffassung von den Stoffwechselvorgängen vor. Vorläufig wage ich es aber nicht, hierüber eine ganz bestimmte Ansicht zu äußern.

§ 9. Der Ansatz von Kohlehydraten im Körper.

Im Jahre 1848 teilten CLAUDE BERNARD und BARRESWILL mit, daß die Leber sich bei jeder Art Nahrung durch einen hohen Grad von Zucker von allen anderen Organen unterscheidet, die keinen Zucker enthielten. Einige Jahre später wies BERNARD nach, daß dieser Zucker durch die Leber aus einem in Wasser schwer löslichen Stoff erzeugt wurde, und 1857 isolierte er in das Glykogen diese Vorstufe.

Das Glykogen ist ein Polysaccharid, welches sich von der Stärke vor allem dadurch unterscheidet, daß es in Wasser löslich ist. Wahrscheinlich finden sich bei ver-

¹⁾ Mit Abzug des Verlustes während der ersten Tage.

schiedenen Tieren bzw. verschiedenen Geweben verschiedene, untereinander isomere Glykogene, welche indes in physiologischer Hinsicht keine wesentlichen Unterschiede darbieten dürften.

Aus der Leber und den Muskeln wenigstens gelingt es nie, mit siedendem Wasser die Gesamtmenge des Glykogens zu extrahieren, vielmehr bleibt immer eine zuweilen sehr bedeutende Menge, welche erst durch Aufschließung mit Kalilauge erhalten werden kann, noch zurück. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß das Glykogen in diesen Organen wenigstens zum Teil in freiem Zustande, zum Teil aber in irgend einer chemischen Bindung vorkommt (NERKING).

Das Glykogen ist in der organischen Natur ungemein viel verbreitet und kommt wahrscheinlich bei allen Tieren vor. Bei den Wirbeltieren hat man dasselbe in fast allen darauf untersuchten Organen gefunden, und dem Glykogen ist also eine wesentliche physiologische Bedeutung zuzuschreiben.

Indes variiert der Glykogengehalt bei verschiedenen Organen sehr beträchtlich. Am reichlichsten kommt es in der Leber und in den Muskeln vor, aber auch in Bezug auf die letzteren ist zu bemerken, daß verschiedene Muskeln sogar bei einem und demselben Tiere einen sehr verschiedenen Glykogengehalt darbieten können. Auch gleichnamige Muskeln an der linken und rechten Körperhälfte haben nicht genau denselben Glykogengehalt. Daraus folgt die methodisch wichtige Tatsache, daß es, um die Gesamtmenge des Glykogens im tierischen Körper zu bestimmen, nicht genügt, einzelne Muskeln an Glykogen zu analysieren.

In folgender Tabelle sind einige Angaben über den Glykogengehalt bei menschlichen Neugeborenen, bei einem Hunde nach 28-tägigem Hunger und beim Frosch zusammengestellt.

Organ	Menschlicher Neugeborener. Cramer. ‰	Hungernder Hund. Pflüger. ‰ (Als Zucker berechnet.)	Frosch. Athanasiu. ‰
Leber	1.00—2.15	4.79	8.73
Muskeln	0.87—1.85	0.16	1.00
Haut	0.05—0.07	0.03	—
Blut	—	0.01	—
Lunge	0.10—0.19	—	—
Gehirn	0.01—0.02	—	0.07
Ovarien	—	—	1.10

Die Gesamtmenge des als Zucker berechneten Glykogens betrug bei dem Hungerhund von PFLÜGER 52.5 g, d. h. 1.5 g pro Körperkilo.

Bei reichlicher Nahrungszufuhr steigt die Glykogenmenge des Körpers erheblich an, und zwar hat man bei einer gemästeten Gans sogar 22.2 g Glykogen pro Körperkilo beobachtet.

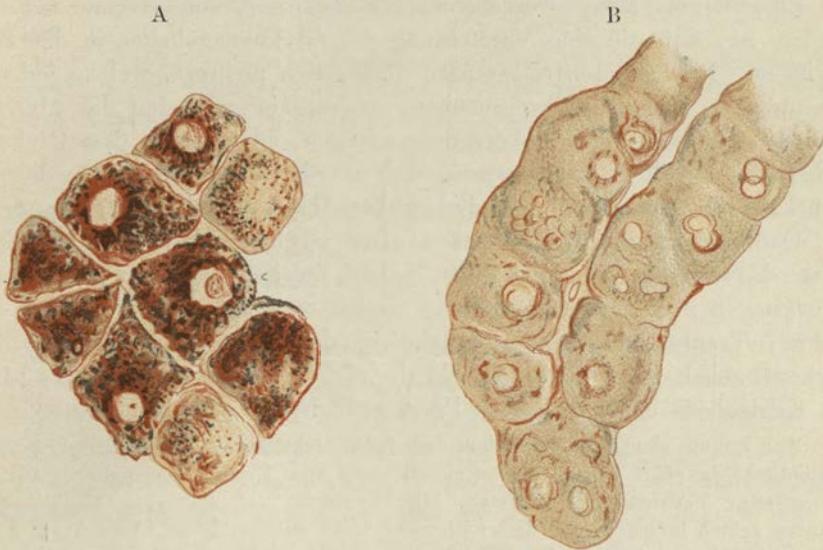
Durch zahlreiche Analysen an Hühnern und Kaninchen hat OTTO gefunden, daß die absolute Glykogenmenge in der Leber etwa die Hälfte der gesamten Glykogenmenge des Körpers darstellt. Dasselbe geht auch aus dem Versuche PFLÜGERS am hungernen Hunde hervor. Wenn also PAVY allein in der Leber eines Hundes eine Glykogenmenge, welche pro Körperkilo 7.92 g betrug, fand, so ist wohl anzunehmen, daß die

Gesamtmenge Glykogen bei diesem Tiere etwa 15 g pro Kilogramm Körpergewicht ausmachte. Durchschnittlich nimmt PFLÜGER für einen in gutem Ernährungszustande befindlichen Hund etwa 11 g Glykogen pro Körperkilo an.

Beim Menschen wird das Glykogen der Leber auf 150 g und die gesamte Glykogenmenge des Körpers auf 300 g geschätzt, was nur etwa 4 g pro Körperkilo beträgt. Möglicherweise ist diese Schätzung als zu niedrig aufzufassen.

In der Leber ist das Glykogen in großen Schollen in den Zellen abgelagert (vgl. Fig. 43). In den Muskeln ist es teils zwischen den Fibrillen, teils in denselben abgelagert.

Da das Glykogen in größter Menge in der Leber vorkommt, und da beim durch langes Hungern glykogenarmen Tiere nach Zufuhr von Kohlehydraten unter den Organen des Körpers in erster Linie die Leber und erst



Figur 34. Präparate aus der Leber des Menschen, nach Frerichs. A, Schnitt durch die normale Leber, viel Glykogen enthaltend. B, Schnitt durch die Leber eines Diabetikers, fast frei von Glykogen. Beide Präparate sind mit Jodgummi hergestellt.

dann die Muskeln einen Glykogenansatz vorzeigen, ist es selbstverständlich, daß das Glykogen in der Leber gebildet werden muß. Dadurch ist eine selbständige Glykogenbildung in anderen Organen und speziell in den Muskeln nicht ausgeschlossen und wir besitzen auch gewisse Andeutungen einer solchen. So ist das Glykogen bei Vogelembryonen vor der Anlage der Leber nachgewiesen, während das Ei vor der Entwicklung kein Glykogen enthalten soll; bei Hühnern bietet das Muskelglykogen gewisse Differenzen im Vergleich mit dem Leberglykogen dar; gelähmte Muskeln beladen sich mit Glykogen; usw. Als bestimmt entschieden dürfte diese Frage indes noch nicht aufzufassen sein.

Angesichts der großen Variationen des Glykogengehaltes des Körpers muß man, um den Einfluß der verschiedenen Nahrungsstoffe auf den Glykogenansatz direkt fest-

zustellen, zuerst dem Versuchstiere soweit möglich alles Glykogen rauben und erst dann die betreffende Substanz füttern. Wie aus dem schon angeführten Beispiel nach PFLÜGER hervorgeht, können sogar nach lange dauerndem Hungern noch erhebliche Mengen Glykogen im Körper zurückgeblieben sein, und übrigens zeigen sich in dieser Hinsicht, wie nicht anders zu erwarten, sehr große Variationen. KÜTZ ließ nach vorgängigem reichlichem Füttern 12 Hühner sechs Tage lang hungern und bestimmte dann den Glykogengehalt des ganzen Körpers; dieser variierte zwischen 0.04 und 1.76. Die Versuche an hungernden Tieren sind daher immer mit großer Kritik zu bewerten.

Vollständiger läßt sich der Körper durch angestrengte Muskelarbeit vom Glykogen befreien, und zwar verschwindet es dabei im Laufe von einigen Stunden fast vollständig sowohl aus der Leber als aus den Muskeln. Die glykogenzerstörende Wirkung der Muskelarbeit wird selbstverständlich durch eine vorbereitende Hungerzeit unterstützt.

Es gibt eine Menge verschiedener Substanzen, von welchen behauptet worden ist, daß sie eine Vermehrung des Glykogengehaltes in der Leber bewirken. Unter diesen Substanzen finden sich mehrere, welche jedenfalls nur indirekt ihre Wirkung ausüben, indem sie entweder die glykogenbildende Tätigkeit der Leberzellen anregen oder auch den Glykogenverbrauch derselben herabsetzen. Ich werde diese Substanzen hier unberücksichtigt lassen und nur die echten Glykogenbildner besprechen.

Daß gewisse Kohlehydrate eine wichtige Quelle des Glykogens darstellen, ist jetzt über jeden Zweifel erhaben, und Beweise dafür liegen in großer Menge vor. So hat man nach Fütterung mit Rohrzucker, Traubenzucker oder Stärke in der Leber von Hühnern einen Glykogengehalt bis 14.7 Proz., bei der der Gans einen von 10.5, bei der des Kaninchens einen von 16.9 Proz. gefunden.

Man könnte sich aber vorstellen, daß die Kohlehydrate bei diesem Glykogenansatz nur indirekt beteiligt wären, indem sie ein etwa vom Eiweiß abgespaltenes Glykogen vor weiterer Verbrennung schützten. Die Versuche von OTTO an Kaninchen und Hühnern zeigen indessen, daß dieser Einwand nicht stichhaltig ist. Wenn man nämlich auch annimmt, daß aus dem Eiweiß die größtmögliche Glykogenmenge gebildet worden ist, so bleibt doch immer noch ein bedeutender Überschuß an angesetztem Glykogen, welches nur auf Kosten der Kohlehydrate hat entstehen können.

Dem entsprechend fand POPIELSKI an sonst gesunden Hunden, bei welchen nach ECK eine Fistel zwischen der V. portae und V. cava inferior angelegt und die Leber also nur durch die A. hepatica gespeist wurde, daß 12—24 Proz. des aufgenommenen Zuckers im Harn ausgeschieden wurden; also wird mindestens diese Quantität beim normalen Tiere durch die Leber zurückgehalten (und in Glykogen verwandelt).

Unter den Kohlehydraten können wenigstens die folgenden als Quellen der Glykogenbildung dienen: Dextrose, Lävulose, Galaktose, Milhzucker, Rohrzucker, Maltose, die letzteren nach vorhergehender Invertierung. Dabei ist es sehr bemerkenswert, daß auch das aus der Lävulose entstandene Glykogen rechtsdrehend ist. Die Lävulose wird also entweder zuerst in Dextrose verwandelt, oder sie geht direkt in rechtsdrehendes Glykogen über; in jedem Falle wird die Ketongruppe der Lävulose in eine Aldehydgruppe umgewandelt.

Als eine zweite Quelle des Glykogenansatzes werden von vielen Autoren die Eiweißstoffe bezeichnet. In der Tat hat man nach Fütterung mit ausgekochtem Fleisch, Fibrin oder reinen Eiweißkörpern eine Vermehrung

des Leberglykogens beobachtet. Dagegen hat PFLÜGER geltend machen wollen, daß bei den einschlägigen Versuchen die Menge des nachgewiesenen Glykogens doch nicht größer gewesen ist als das Maximum, welches bei hungernden Tieren derselben Art beobachtet worden ist. Nach Fütterung mit Kasein fand SCHÖNDORFF bei Fröschen gar keine Zunahme des Glykogens.

Man hat auch von einer anderen Seite aus das Problem angegriffen. Unter normalen Verhältnissen erscheinen nur Spuren von Zucker im Harn, die Gesamtmenge der aus dem Darm resorbierten Kohlehydrate wird also entweder im Körper zersetzt oder nach Umwandlung in Glykogen oder Fett angesetzt. Erst wenn der Gehalt des Blutes, wegen einer reichlichen Zuckermenge in der genossenen Kost, eine gewisse niedrige Grenze (etwa 0.2—0.3 Proz.) übersteigt, wird ein Teil des Zuckers durch die Nieren ausgeschieden (alimentäre Glykosurie). Nur die Stärke macht hiervon eine Ausnahme, was wahrscheinlich von ihrer verhältnismäßig langsamen Verdauung bedingt ist, denn hierdurch wird die plötzliche Überschwemmung des Blutes mit Zucker vermieden.

Bei der Zuckerharnruhr (Diabetes mellitus) sowie nach vollständiger Exstirpation des Pankreas oder nach Vergiftung mit Phloridzin verliert der Körper indes in einem höheren oder geringeren Grade das Vermögen, Kohlehydrate zu zerstören bezw. zum Ansatz zu bringen, und der Harn enthält daher konstant mehr oder minder große Mengen Zucker.

Dieses Verhalten ist nun zur Beantwortung der Frage, ob sich Zucker aus dem Eiweiß abspalten läßt, benutzt worden. Erscheint nämlich bei den genannten krankhaften Zuständen nach Eiweißzufuhr Zucker im Harn, und kann man dartun, daß dieser Zucker tatsächlich dem Eiweiß entstammt, so liegt hierin ein Beweis dafür, daß unter Umständen wenigstens Glykogen aus Eiweiß gebildet werden kann, denn wenn letzteres einmal die Quelle einer Zuckerbildung im Körper darstellt, so muß ja, nach dem schon Ausgeführten, aus diesem Zucker Glykogen entstehen können.

Bei diesen Versuchen kommt es also darauf an, ob eine so große Zuckerabgabe im Harn erscheint, daß sie aus dem zu Beginn des Versuches im Körper abgelagerten Glykogen nicht erklärt werden kann. PFLÜGER, welcher in der letzten Zeit die hierher gehörigen Beobachtungen einer strengen Kritik unterzogen hat, faßt seine Ansicht darin zusammen, daß bis jetzt kein Beweis für die Zuckerbildung aus Eiweißkörpern dargebracht worden ist. Es scheint mir jedoch, daß er hier etwas zu weit gegangen ist, denn bei vielen der einschlägigen Versuche muß man, um die im Harn erschienene Zuckermenge als aus dem Körperglykogen entstammend zu erklären, annehmen, daß das Tier zu Beginn des Versuches einen maximalen Glykogengehalt gehabt hat, was doch kaum bei allen Versuchen der Fall gewesen sein kann. PFLÜGER gibt allerdings zu, daß Eiweißstoffe, welche eine Kohlehydratgruppe enthalten, dank dieser als Glykogen- bezw. Zuckerbildner dienen könnten. Da sich nun in fast allen Eiweißstoffen solche Gruppen vorfinden, würde also das Eiweiß doch eine Quelle der Glykogenbildung darstellen. Bei vielen Eiweißstoffen ist indes der Gehalt an Kohlehydratgruppen so gering, daß die stattfindende Glykogenbildung aus diesen allein nicht gut erklärt werden kann.

Auch die Erfahrungen am diabeteskranken Menschen zeigen meines Erachtens, daß aus Eiweiß Kohlehydrate im Körper entstehen können.

Als fernerer Beweis für diese Tatsache ist auch eine Arbeit von GRUBER zu berücksichtigen. Ein Hund von 21.5 kg Körpergewicht bekam im Futter täglich 51 g N (1500 g Fleisch), stellte sich damit allmählich in N-Gleichgewicht und schied während 5 Tagen insgesamt 237.7 g N aus. Unter Annahme der Verhältniszahl N:C in Eiweiß wie 1:3.28 würde die zersetzte Eiweißmenge 779.7 g C enthalten haben. In den Exkreten fanden sich indes nur 697.8 g C. Während dieser 5 Tage sind also aus dem zersetzten Eiweiß 81.9 g C zurückgeblieben, welche aller Wahrscheinlichkeit nach zum Teil wenigstens als Kohlehydrate angesetzt wurden.

In der letzten Zeit ist die Frage nach einer eventuellen Glykogenbildung aus Fett lebhaft erörtert worden. Als Beweis für eine solche hat man Fälle von natürlicher oder künstlicher Zuckerharnruhr herbeigezogen, wo bei kohlehydratfreier Diät die im Harn abgegebene Zuckermenge so groß war, daß sie nicht aus dem gleichzeitig zerfallenen Eiweiß hat erklärt werden können.

Es fragt sich daher in erster Linie, eine wie große Zuckermenge im Maximum aus Eiweiß entstehen kann. MINKOWSKI fand in einer Anzahl Versuche an Hunden mit Pankreasdiabetes das Verhältnis N:Zucker = 1:2.8; bei Phloridzindiabetes konnte, wie v. MERING nachwies, dies Verhältnis gleich 1:5 werden. Da wir uns aber erinnern, daß auf 1 g N im menschlichen Harn durchschnittlich 0.72 g C fallen, und daß das Eiweiß auf 1 g N 3.28 g C enthält, so würde der zur Bildung von Zucker übrig bleibende Kohlenstoff pro 1 g N 2.56 g betragen; auf 1 g N würden also etwa 6.4 g Traubenzucker kommen können. Kalorisch sind 6.4 g Traubenzucker gleich 24 Kal., während 1 g N aus Eiweiß etwa 27 Kal. entsprechen.

Um eine Zuckerbildung auf Kosten des Fettes zu beweisen, ist es daher notwendig, daß der Quotient N:Zucker bei kohlehydratfreier Diät im Harn größer als 1:6.4 sei. Unter den bis jetzt vorliegenden Beobachtungen scheint indes keine einzige ein solches Verhalten einwandfrei darzulegen. Vorläufig müssen wir also sagen, daß das Fett nicht unter die Glykogen- und Zuckerbildner des Körpers zu zählen ist. Dagegen ist es ziemlich sicher, daß das Glycerin einen Mutterkörper des Glykogens darstellt.

Von der Annahme ausgehend, daß das Fett keinen Glykogenbildner darstellt, hat LANDERGREN die oben erwähnte Fähigkeit der Kohlehydrate, in größerem Maße als das Fett das Eiweiß zu ersparen, näher zu deuten versucht. Der Körper hat einen spezifischen Bedarf an Kohlehydraten; wenn solche in der Nahrung nicht vorhanden sind, muß er aus Eiweiß solche bilden. Daher die Zunahme der Eiweißzersetzung, wenn alle Kohlehydrate ausgeschlossen werden (vgl. S. 144). Da in den hierhergehörigen Versuchen die N-Abgabe um etwa 5 g pro Tag anstieg, würde der tägliche Bedarf an Kohlehydraten etwa 32 g pro die betragen.

Wenn also eine Kohlehydratbildung auf Kosten des Eiweißes stattfinden kann, so ist es dadurch nicht erwiesen, daß eine solche auch bei normaler, kohlehydratreicher Kost vorhanden ist, was, wie LANDERGREN bemerkt, aus folgendem Versuch von KAYSER direkt hervorgeht. In demselben betrug die N-Abgabe pro Tag 18.8, 19.3, 20.1 g bei Aufnahme von 21 g N, 71 g Fett und 338 g Kohlehydraten. Als nun die Kohlehydrate gänzlich fortgelassen und durch eine isodyname

Fettmenge ersetzt wurden, stieg die N-Abgabe auf 22,2, 22,9, 25,4 g an, um beim Rückgang zu der früheren Kost wieder auf 20,8, 18,4, 18,8 herabzusinken. Also, trotz einer reichlichen N-Aufnahme, doch bei Kohlehydratlunger eine beträchtliche Steigerung des Eiweißumsatzes, welche im Dienste der Kohlehydratbildung stattfinden würde.

Wenn diese in vielerlei Hinsicht ansprechende Auffassung richtig ist, so steht der von einigen Autoren ausgesprochenen Ansicht nichts entgegen, daß auch beim Hunger Glykogen aus zerfallendem Eiweiß gebildet werden würde, was das Vorhandensein großer Glykogenmengen bei weit fortgeschrittenem Hunger erklären könnte. Es liegen indes in Bezug auf die Glykogenbildung im Körper noch so viele dunkle Punkte vor, daß man bei der theoretischen Deutung der Erscheinungen nur mit der größten Vorsicht bestimmte Folgerungen ziehen darf.

§ 10. Der Ansatz von Fett im Körper.

Als die wichtigste Quelle der Fettbildung im Körper hob VOIT das Eiweiß hervor. Einen der wichtigsten Gründe dafür stellte das Resultat der Bilanzversuche dar, welches nach den Konstanten, welche von ihm und PETTENKOFER benutzt wurden (vgl. S. 118), in der Tat ergab, daß nicht die gesamte Menge des in dem zersetzten Eiweiß enthaltenen Kohlenstoffes in den Ausscheidungen des Körpers wieder zum Vorschein kam und also im Körper angesetzt sein mußte. Da die Glykogenablagerung nie eine sehr erhebliche Größe erreicht, waren PETTENKOFER und VOIT vollkommen berechtigt, diesen im Körper zurückgebliebenen Kohlenstoff als Fett zu betrachten.

Wie schon erwähnt, hat aber das Eiweiß lange nicht den Kohlenstoffgehalt, den PETTENKOFER und VOIT ihm zuschrieben. Wenn ihre Versuche nach dem oben angegebenen Verhältnis $N : C = 1 : 3,28$ berechnet werden, so geben sie ganz andere Resultate als die von den genannten Autoren dargestellten. Laut dieser Berechnung, welche von PFLÜGER angeführt worden ist, sollte in der Versuchsreihe von 1862 mit 1500 g Fleisch nur bei zwei Versuchen eine geringe Fettbildung (3,7—3,8 g) aus Eiweiß stattgefunden haben — Werte, die übrigens fast in den Bereich der unvermeidlichen Versuchsfehler fallen. Dasselbe gilt auch mit zwei Ausnahmen von der Versuchsreihe des Jahres 1863. Nach der PFLÜGERschen Berechnung findet sich in den Versuchen mit 2000 g Fleisch ein Ansatz von 13,6, bzw. 11,8 g Fett (PETTENKOFER und VOIT haben 57,8—58,5 g). Auf Grund verschiedener Umstände korrigiert PFLÜGER jedoch die letztere Zahl zu 1,6 g und versucht außerdem nachzuweisen, daß statt 13,6 g Fett eigentlich gar nichts zum Ansatz gebracht worden ist.

Wir können also mit großer Wahrscheinlichkeit behaupten, daß die Bilanzversuche von PETTENKOFER und VOIT keinen Beweis für die Fettbildung aus Eiweiß abgeben.

Später hat indes CREMER bei sehr reichlicher Fleischfütterung an der Katze einen C-Ansatz erzielt, den er als Zeichen einer Fettbildung aus Eiweiß auffaßt. Die Katze schied im Mittel pro Tag 11,2 g N und 31,2 g C aus; unter der Annahme, daß im Eiweiß $N : C$ sich wie 1:3,2 verhalten, hätten also den 11,2 g N entsprechend etwa 35,7 g C vom Körper abgegeben werden sollen, wenn das Eiweiß vollständig verbrannt worden wäre. Statt dessen sind nur 31,2 g C ausgeschieden und im Körper also 4,5 g C pro Tag zurückgeblieben, was für 7 Tage 31,5 g C beträgt. Nach Analysen von CREMER enthielt der Körper höchstens 40 g Glykogen mit etwa 18 g C. Der Rest des angesetzten Kohlenstoffes, 13,5 g, würde daher als Fett abgelagert worden sein. Leider ist aber dieser Versuch so kurz mitgeteilt, daß dieser Schlußfolgerung nicht ganz unbedingt beigeppflichtet werden kann (vgl. auch den oben, S. 152, erwähnten Versuch von GRUBER).

Auch gegen die übrigen von VOIT herangezogenen Gründe für eine Fettbildung aus Eiweiß, z. B. die fettige Degeneration der Zellen und der Gewebe, sowie die Fett-

bildung bei den Larven der Schmeißfliegen, hat PFLÜGER eine strenge Kritik gerichtet. Was erstere betrifft, ist es, für gewisse Formen wenigstens (Phosphorvergiftung beim Frosch, ATHANASIU), nachgewiesen, daß hier keine Fettdegeneration, sondern eine Fettinfiltration vorliegt, indem fertig gebildetes, den Fettdepots des Körpers entstammendes Fett mobilisiert wird und in den Zellen des degenerierten Organs abgelagert wird. Ob aber alle Formen der fettigen Degeneration in derselben Weise aufzufassen sind, ist indes nicht sicher festgestellt. LINDEMANN hat gefunden, daß das Fett des fettig entarteten menschlichen Herzmuskels von dem Fette der großen Fettdepots des Körpers (Nierenfett, subkutanes Fett) wesentliche Abweichungen darbietet. Diese Tatsache stellt indes keinen stringenten Beweis gegen einen eventuellen Fetttransport dar, denn es läßt sich ja denken, daß die betreffenden Veränderungen schon bei dem Freimachen des Fettes aus den Fettdepots stattgefunden haben können.

Gegen den Versuch von F. HOFMANN, nach welchem bei den Schmeißfliegenlarven sich Fett aus Eiweiß bilden sollte, bemerkt PFLÜGER, daß unter dem Einfluß von Bakterien in dem als Nährboden den Larven dienenden Blute eine Fettbildung stattgefunden hat, und daß also das bei den Larven gefundene Fett nicht in ihrem Körper aus Eiweiß, sondern im Blute durch die Bakterien entstanden ist. Übrigens genügte die von HOFMANN benutzte Methode der Fettbestimmung, wie O. FRANK gezeigt hat, nicht, um sichere Schlüsse zu erlauben.

Die Bildung des Milchfettes werden wir in Kap. XXVI erörtern.

Überblicken wir nun das gesamte vorliegende Beobachtungsmaterial, so müssen wir PFLÜGER darin beipflichten, daß hier kein einziger Versuch vorliegt, aus welchem eine Fettbildung aus Eiweiß im gesunden Tierkörper einwandfrei hervorgeht. Da aber die meisten Eiweißstoffe eine Kohlehydratgruppe enthalten und der Körper mit aller Wahrscheinlichkeit Glykogen auf Kosten des Eiweißes bilden kann, und da die Kohlehydrate eine sichere Quelle der Fettbildung darstellen, so dürfte die Möglichkeit einer Fettbildung aus Eiweiß nicht vollständig ausgeschlossen werden können, obgleich aus den bis jetzt gewonnenen Erfahrungen hervorzugehen scheint, daß eine solche von einem wenig erheblichen Umfange ist und nur bei sehr reichlicher Eiweißzufuhr erscheint. Besonders beim Menschen ist eine Fettbildung aus Eiweiß kaum anzunehmen, da der Mensch nur verhältnismäßig geringe Eiweißmengen aufzunehmen vermag.

Auf der anderen Seite besitzen wir zahlreiche Versuche, die unzweifelhaft dartun, daß aus den N-freien Substanzen im Körper eine Fettbildung ohne Schwierigkeit stattfindet.

Daß das in der Nahrung zugeführte Fett im Körper direkt angesetzt werden kann, geht schon aus den oben (S. 120) angeführten Bilanzversuchen von PETTENKOFER und VOIT hervor. Dasselbe wird in einer besonders augenfälligen Weise durch den folgenden Versuch von I. MUNK nachgewiesen.

Er ließ einen Hund 33 Tage lang hungern; dabei verlor derselbe natürlich den größten Teil seines Fettes. Dann erhielt er während 17 Tage im Durchschnitt 300 g Fleisch und 130 g Rüböl und wurde nach 17 Tagen getötet.

Bei der Sektion fand sich eine reichliche Fettablagerung vor, welche unmöglich von dem verfütterten Fleisch hat entstehen können. Schon hierdurch war nachgewiesen, daß die Fette des Rüböls im Körper angesetzt worden waren; es konnte noch die im

Rüböl enthaltene Erucasäure, die im normalen Hundefett nicht vorkommt, in dem bei Nahrung mit Rüböl abgelagerten Fett nachgewiesen werden.

Ferner können auch Seifen und freie Fettsäuren der Nahrung nach Synthetisierung direkt als Körperfett angesetzt werden, wie dies RADZIEJEWSKI und MUNK in derselben Weise wie beim eben erwähnten Versuch bei Fütterung mit Rübölseife, bezw. den aus Hammelfett freigemachten Fettsäuren gezeigt haben.

Ob Fett auch aus Kohlehydraten im Körper gebildet werden kann, ist lange Zeit sehr fraglich gewesen. Da die Kohlehydrate das Fett ersparen, hat man ihnen immer eine große Bedeutung bei dem Fettansatz zugeschrieben, vielfach aber nur eine indirekte, indem das, wie man annahm, aus dem Eiweiß gebildete oder das mit der Nahrung zugeführte Fett durch die Kohlehydrate vor Zerfall geschützt werden sollte. Für pflanzenfressende Tiere und besonders für Schweine wurden jedoch schwer wiegende Gründe für die Fettbildung aus Kohlehydraten herbeigezogen. Die Diskussion erstreckte sich danach nur auf die Frage, ob dies auch bei den fleischfressenden Tieren und dem Menschen stattfände. Daß dies der Fall ist, geht zur vollen Evidenz aus Versuchen von I. MUNK und RUBNER hervor, welche wir indes hier nicht näher besprechen können.

Die vorliegenden Erfahrungen ergeben also, daß eine Fettmast immer entsteht, wenn die Zufuhr an N-freien Substanzen größer ist als der Bedarf des Körpers. Unter solchen Umständen kann der Körper fast beliebig große Mengen von Fett magazinieren. Im Unterhautgewebe, um die inneren Organe herum, kurz überall im Körper kann dann das Fett abgelagert werden.

§ 11. Die anorganischen Nahrungsstoffe.

a. Allgemeines.

Wenn man ein Tier mit genügenden Mengen von Eiweiß, Fett und Kohlehydraten füttert, soviel als möglich aber alle mineralische Bestandteile aus dem Futter entfernt, so treten im Wohlbefinden des Tieres sehr auffällige Störungen ein. Das Tier will dieses salzarme Futter nicht verzehren, sondern es muß demselben mit Gewalt beigebracht werden. Und trotzdem das Tier in dieser Weise organische Nahrungsstoffe in genügender Menge bekommt, und trotzdem daß diese, eine Zeit lang wenigstens, im Verdauungsapparate wie das normale, salzhaltige Futter verdaut und resorbiert werden, so wird das Tier doch Tag für Tag immer elender und schwächer; schon nach zwei Wochen bietet es die Symptome einer allgemeinen Ermattung dar, sein Gang ist schwer und schwankend, seine Muskeln zittern, seine Laune ist äußerst reizbar. Wird der Versuch noch weiter fortgesetzt, so treten Krämpfe und endlich der Tod ein.

Geht man, bevor dieses eingetroffen hat, zum gewöhnlichen Futter über, so zeigt das Tier anfangs gar keine Fresslust; dieselbe nimmt erst allmählich zu und steigert sich endlich zu einem wirklichen Heißhunger. Die Schwäche und das Zittern der Muskeln, der schwankende Gang gehen aber nur langsam vorüber, und noch nach mehr als einem Monat sind Spuren davon zu bemerken.

Es ist also vollkommen sicher, daß die mineralischen Bestandteile der Nahrung zur Erhaltung des Körpers ebenso wichtig als die organischen Nahrungsstoffe sind, ja, aus den Versuchen von FORSTER scheint sogar hervorzugehen, daß der Körper eine vollständige Karenz leichter als „Salzhunger“ verträgt.

Um die Ursache dieser großen Bedeutung der mineralischen Nahrungsstoffe ausfindig zu machen, ist es notwendig zu untersuchen, in welcher Weise der Salzhunger auf die Absonderungen und Ausscheidungen des Körpers einwirkt. Wir sahen soeben, daß die Verdauung während einer verhältnismäßig langen Zeit normal stattfindet; wird aber der Versuch länger ($3\frac{1}{2}$ — $4\frac{1}{2}$ Wochen) fortgesetzt, so zeigen sich wesentliche Verdauungsstörungen. Das Tier erbricht das genossene Futter; sogar wenn es stundenlang im Magen gewesen ist, kann bei demselben kaum eine Digestion nachgewiesen werden. Dennoch enthalten die erbrochenen Massen stets ziemlich viel Chlor.

Durch die Untersuchungen von FORSTER haben wir nähere Kenntnisse über die Abgabe von Phosphorsäure und Kochsalz beim Salzhunger erhalten. Diese ergeben, daß die P_2O_5 -Abgabe nie gänzlich aufhörte, sie war nur beträchtlich geringer als bei gewöhnlichem Futter; ferner war sie um so geringer, je größer die Menge der genossenen aschefreien Kost war. — Vom Kochsalz gilt dasselbe; während der ersten Versuchstage wurde eine verhältnismäßig große Menge Kochsalz ausgeschieden, später nahm sie aber beträchtlich ab, so daß endlich in 200 kem Harn nur unwägbare Spuren nachgewiesen werden konnten. Während der letzten Versuchstage, als das Tier von seinem eigenen Körper organische Substanz in größerem Umfang zusetzte, traten wieder größere NaCl-Mengen im Harn auf. Auch für das Kochsalz gilt dasselbe wie für die Phosphorsäure, nämlich daß die Abgabe desselben im Harn um so größer ist, je mehr der Körper von seiner eigenen organischen Substanz zusetzen muß.

FORSTER hält sich für berechtigt, diese Erfahrungen zu verallgemeinern und stellt also folgenden Satz auf: Bei Salzhunger gibt der Körper, wenn auch in geringerer Menge als sonst, Aschebestandteile un-aufhörlich von sich ab; ihre Menge ist am geringsten bei reichlicher Zufuhr von organischen Nahrungsstoffen.

Dieses wird wohl dadurch bedingt, daß die mineralischen Bestandteile zu großem Teil mit den brennbaren Stoffen im Körper, vor allem den Eiweißstoffen, eine Art sehr lockerer Verbindungen bilden. Bei ungenügender Zufuhr von organischen Nahrungsstoffen lebt der Körper auf Kosten seiner eigenen Substanz. Je nachdem diese zugrunde geht, werden die mit ihr verbundenen mineralischen Stoffe frei gemacht, gelangen in den allgemeinen Saftstrom und werden durch die Nieren ausgeschieden. Je größer die Menge der genossenen salzfreien Kost ist, in einem um so geringeren Umfang wird die eigene Substanz des Körpers zersetzt, in einer um so geringeren Menge

werden die aus derselben entstandenen Aschebestandteile frei gemacht, und um so geringer ist die Salzmenge des Harns.

Es ist ganz unzweifelhaft, daß die abgegebene Salzmenge vor allem von der Salzmenge in den Körpersäften bedingt ist. Wenn das Tier, wie gewöhnlich, in seinem Futter einen Überschuß an Salzen bekommt, so werden auch Salze in reichlicherer Menge abgegeben; bei salzfreiem Futter wird endlich die Abgabe auf ein Minimum reduziert.

Die Bedeutung der einzelnen anorganischen Nahrungsstoffe ist in ihren allgemeinen Zügen schon oben (S. 30) besprochen. Es erübrigt, das Verhalten derselben beim Stoffwechsel, soviel unsere bis jetzt noch sehr dürftigen Kenntnisse es gestatten, kurz zu erörtern. Ich werde mich hier allein auf Phosphor, Calcium und Magnesium beschränken. Betreffend das Eisen weise ich auf Kap. X hin.

b. Der Phosphor.

Beim Phosphor wie bei mehreren der übrigen anorganischen Nahrungsstoffe begegnen wir dem Verhalten, daß er zum großen Teil im Kote vom Körper abgegeben wird. Die Sache stellt sich also hier wesentlich komplizierter als bei den P-freien Eiweißstoffen, deren Zersetzungsprodukte nur zu geringem Teil in den Darm ausgegossen werden. Daher ist es in Bezug auf den Umsatz dieser Verbindungen notwendiger als sonst, immer sowohl den Harn als den Kot zu berücksichtigen.

Eine Zeit lang nahm man an, daß nur die anorganischen Phosphorverbindungen im Darmlumen resorbiert würden. Teils lagen Erfahrungen vor, welche ergaben, daß die P-Abgabe im Harn nach Zufuhr von Phosphaten deutlich anstieg, teils stellte man sich vor, daß die P-haltige Komponente verschiedener Eiweißstoffe bei der Verdauung ungelöst zurückblieb.

Es zeigte sich aber, daß letzteres nicht richtig war. Vielmehr stellte es sich bei genauerer Untersuchung heraus, daß z. B. der Pankreassaft bei einer Einwirkung von 1—2 Stunden etwa $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$ des Phosphors im Thymusnuklein in Lösung überführt (POPOFF), daß bei der Verdauung des Kaseins durch den Magensaft der größte Teil des Phosphors in die löslichen Verdauungsprodukte übergeht (SALKOWSKI), daß unter Einwirkung des Pankreassekretes fast aller Phosphor der letzterwähnten Verbindung in der Lösung zu finden ist (SEBELIEN).

Nun ließ sich auch unschwer zeigen, daß der Phosphor aus diesen Substanzen tatsächlich im Darmlumen resorbiert wird. In Versuchen von MARCUSE am Hunde wurden mindestens 81—84 Proz. des gefütterten Kaseinphosphors aufgesogen, und in Versuchen am Menschen von LOEWI fand eine Resorption von etwa 79 Proz. des genossenen Nukleinphosphors statt.

Durch diese Erfahrungen ist indes noch lange nicht entschieden, ob der resorbierte Phosphor tatsächlich in organischer Bindung aufgenommen wird. Wissen wir ja, wie leicht der Phosphor aus den betreffenden Substanzen durch allerlei Eingriffe abgespalten wird.

Zur Entscheidung dieser Frage wurden unter RÖHMANN'S Leitung Versuche teils mit P-haltigen Eiweißstoffen, teils mit P-freien Eiweißstoffen und Phosphaten gemacht. Hierbei wurde das Augenmerk hauptsächlich darauf gerichtet, in welchem Falle ein P-Ansatz im Körper zuwege gebracht werden konnte. Fand dies nur im ersten Falle statt, so würde man schließen können, daß der Körper nur aus organischen, P-haltigen Verbindungen ihren P-Vorrat vermehren könnte; in diesem Falle war eine Resorption des Phosphors in organischer Bindung bewiesen. Im entgegengesetzten Falle, wenn also ein P-Ansatz auch bei ausschließlicher Zufuhr von

anorganischem Phosphor stattfand, war das Resultat unsicher, und es wäre nicht unmöglich, daß der angesetzte Phosphor nur in anorganischer Form im Körper aufgespeichert worden wäre.

Die Versuche von ZADIK schienen in der Tat zu beweisen, daß ein P-Ansatz nur bei P-haltigen Eiweißstoffen erzielt werden könnte. Es folgte später aber eine neue Versuchsreihe von LEIPZIGER, bei welcher bei Zufuhr von dem P-freien Edestin und Phosphat eine P-Retention im Körper stattfand. — In Versuchen von LOEWI wurden von einem in Nukleinen dem Körper zugeführten P-Überschuß etwa 25 Proz. im Körper zurückgehalten. Das Verhältnis zwischen dem angesetzten N und dem angesetzten P stimmte mit dem Verhältnis N:P in den genossenen Nukleinen ziemlich genau überein. Daraus können wir mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit schließen, daß die Nukleine zum Teil wenigstens unzersetzt aus dem Darne resorbiert werden.

Betreffend die quantitative Abgabe des Phosphors im Kot und Harn werde ich nur die Beobachtungen am Menschen berücksichtigen.

Beim hungernden Menschen sind im Kote durchschnittlich für 10 bzw. 6 Tage 0.065 bzw. 0.044 g P enthalten. Die gleichzeitige P-Abgabe im Harn betrug bei Cetti am 1. Hungertage 1.134, am 3. (Maximum) 1.436 und am 10. (Minimum) 0.434. Bei Breithaupt sind die entsprechenden Zahlen am 1. 0.681, am 3. (Maximum) 1.030, am 6. 1.000. Die Beobachtungen an Succì ergaben am 1. Tage 0.842, am 5. (Maximum) 1.031, am 10. 0.544 g. Aus dem gegenseitigen Verhältnis der N- und P-Abgabe beim Hunger folgert MUNK, daß dabei auch die Knochen in wesentlichem Grade ihren Beitrag zum Stoffwechsel abgeben.

Bei sehr geringer Zufuhr von P hat man in drei Versuchen im Kot 0.134—0.229 g P pro die gefunden. Diese P-Menge stellt, wie aus dem Vergleich mit dem Hungerkot hervorgeht, wesentlich den nicht-resorbierten Rest der Verdauungsflüssigkeiten dar. Gleichzeitig betrug die P-Abgabe im Harn am 1. Tag 0.649—0.901, am 2. 0.663—0.760 g. Bei P-armer Kost wird daher am 2. Tage weniger Phosphor vom Körper abgegeben als beim Hunger — was ja selbstverständlich ist.

Im allgemeinen stellt man sich vor, daß sich zwischen dem N- und P-Umsatz ein ziemlich großer Parallelismus vorfindet. In vielen Fällen trifft dies zu und ist dann natürlich davon bedingt, daß alle beide derselben Quelle entstammen und daß in der Nahrung das Verhältnis der P-freien zu den P-haltigen Eiweißstoffen trotz Variationen der absoluten Menge ziemlich konstant ist. Dieses Verhalten darf aber nicht als unbedingt gültig aufgefaßt werden, denn es läßt sich leicht denken, daß in der Nahrung wechselnde Verhältnisse zwischen Stickstoff und Phosphor stattfinden können, und in diesem Falle kann von einem Parallelismus keine Rede mehr sein. Dies wird z. B. durch folgende, aus vier verschiedenen Versuchsreihen an derselben Person gewonnene Zahlen von SIVÉN bestätigt: $P/N = 0.16, 0.55, 0.11, 0.17$.

Um den absoluten Bedarf des menschlichen Körpers an Phosphor festzustellen, sind unbedingt Versuche nötig, wo sowohl die Einnahmen als die Ausgaben direkt ermittelt worden sind.

Im menschlichen Kot variiert die P-Menge innerhalb ziemlich weiter Grenzen je nach der Art der Nahrung und der Menge des darin enthaltenen Phosphors. Das bisher beim Erwachsenen beobachtete Minimum im Kot bei P-haltiger Kost beträgt 0.25 g pro die, die P-Menge des Kotes kann indes auf 1.6, 2 g und höher ansteigen. Diese Variationen sind zum Teil von der Art der Nahrung, zum Teil von der Quantität der in den Darmkanal hineingegossenen Verdauungsflüssigkeiten abhängig. Ebenso variiert die Menge des aus dem Darne resorbierten Phosphors; sie kann aber beim Erwachsenen bis auf 3 g und mehr pro Tag ansteigen.

Die Grenzen der bei verschiedener Kost usw. im Harn beim erwachsenen Menschen gefundenen P-Menge liegen zwischen etwa 0.4 und 2.8 g. Wenn der Körper wegen einer zu geringen P-Zufuhr bei sonst ziemlich genügender Nahrungszufuhr von seinem

eigenen Phosphor etwas abgeben muß, so ist die P-Abgabe im Harn verhältnismäßig gering: 0.4—0.7 g pro Tag. Auch in einer nach P-Mangel folgenden Periode mit genügender P-Zufuhr ist die P-Abgabe im Harn gering, etwa 0.9 g. Der absolute Bedarf des erwachsenen menschlichen Körpers an P wäre demnach etwa 0.9 g + die P-Menge im Kot.

Im allgemeinen scheint jedoch, soviel sich dies aus dem vorliegenden sehr spärlichen Material schließen läßt, die P-Abgabe im Harn bei P-Gleichgewicht etwas größer zu sein und kann bei stofflichem Gleichgewicht auf etwa 1.5 g geschätzt werden. Hierzu kommt noch der Kotphosphor, welcher durchschnittlich 0.75—1 g pro Tag beträgt. Die gesamte P-Zufuhr des erwachsenen Menschen würde, bei P-Gleichgewicht, also etwas mehr als 2 g pro Tag betragen müssen.

c. Calcium und Magnesium.

Alle beide werden aus anorganischen Verbindungen im Darne resorbiert, wie dies ohne weiteres daraus hervorgeht, daß die Abgabe dieser Substanzen im Harn durch Aufnahme von Ca- bzw. Mg-Salzen ansteigt.

Wegen der alkalischen Reaktion des Blutes ist indes eine umfangreichere Resorption von Ca und Mg nicht möglich — obgleich, wie es scheint, jedenfalls leichter bei diesem als bei jenem. Es ist auch sehr wahrscheinlich, daß der Kalk (in Phosphaten wenigstens) nur in Form einer bei alkalischer Reaktion nicht fällbaren Eiweißverbindung im Blute vorkommt (KÜHNE).

Wenn also in irgend einer Weise eine Resorption dieser Substanzen stattfindet, so geht andererseits aus den vorliegenden Beobachtungen hervor, daß dieselbe doch eine verhältnismäßig geringe sein dürfte, und daß besonders bei größeren Mengen derselben in der Kost die Hauptmasse unresorbiert im Kote vom Körper abgegeben wird.

Außerdem ist zu bemerken, daß Calcium und Magnesium ebenso wie der Phosphor durch die Darmschleimhaut ausgeschieden werden. Der Beweis dafür liegt darin, daß wir auch im Hungerkote diese Metalle in wägbarer Menge finden (Ca bei Cetti 0.07, bei Breithaupt 0.03 durchschnittlich pro Tag; Mg bzw. 0.006, bzw. 0.01). Bei einer an Aschebestandteilen überhaupt äußerst armen Kost beobachtete RENWALL im Kote im Mittel pro Tag 0.16 g Ca und 0.06 g Mg.

Betreffend die Verteilung des vom Körper abgegebenen Calciums und Magnesiums auf Harn und Kot finden sich beträchtliche Unterschiede bei den Pflanzen- und den Fleischfressern, indem bei ersteren nur etwa 4—5 Proz. des Calciums und 24—32 Proz. des Magnesiums in dem Harn erscheinen, während beim letzteren der Harn doch bis zu 27 Proz. des Gesamtcalciums und 65 Proz. des Gesamtmagnesiums enthalten kann.

Nach den wenigen vorliegenden Beobachtungen am erwachsenen Menschen würde die Kalkabgabe im Kote etwa 36—58 und die Magnesiumabgabe etwa 60—70 Proz. der Gesamtabgabe betragen.

Diese Verschiedenheiten dürften wesentlich von den Löslichkeitsverhältnissen des Harns usw. abhängig sein. Eine nähere Besprechung der hier obwaltenden Verhältnisse muss indes wegen Raummangels unterlassen werden.

Bilanzversuche über den Calcium- und Magnesiumumsatz beim Menschen liegen nur in sehr geringer Zahl vor, und es ist daher kaum möglich, bestimmte Zahlenangaben über den wirklichen Bedarf an denselben mitzuteilen.

Aus den vorliegenden Erfahrungen dürfte indes soviel geschlossen werden können, daß beim erwachsenen Menschen Ca-Gleichgewicht bei einer täglichen Zufuhr von etwa 0.3—0.7 g Ca und Mg-Gleichgewicht bei einer Zufuhr von etwas mehr als 0.4 g Mg erreicht wird.

§ 12. Die Genußmittel.

Wenn die Kost reines Eiweiß, reines Fett, reine Kohlehydrate, Asche und Wasser in genügender Menge enthält, so haben wir eine Mischung, welche unserer Eßlust nicht zusagt, und die wir nur in der äußersten Not genießen. Und doch findet sich dort alles, was wir brauchen, mit einer einzigen Ausnahme: etwas was dieser Kost Geschmack und Geruch gibt und macht, daß sie uns mundet, kurz was man mit Vorr Genußmittel nennt. Wir dürfen uns nicht vorstellen, daß dieser Widerwillen von der Genußsucht des mehr oder weniger zivilisierten Menschen bedingt ist, denn eine vollständig geschmacklose Kost wird sogar nicht von einem Tiere verzehrt, auch wenn sie sonst alles enthält, was das Tier nötig hat.

Zu den Genußmitteln zählen wir nicht nur die meist ausschließlich darunter verstandenen, den Kaffee, den Tee, die alkoholischen Getränke, den Tabak usw., sondern auch, und zwar in erster Linie, alle diejenigen Stoffe, welche unseren Speisen den ihnen eigentümlichen Geschmack und Geruch verleihen. Einige unter diesen Stoffen entstehen bei der Zubereitung der Speisen, wie z. B. beim Braten des Fleisches oder beim Backen des Brotes, andere, wie die Gewürze, werden den Speisen bei der Bereitung zugetan. Endlich kann man auch als Genußmittel alles bezeichnen, was die Mahlzeiten sonst angenehm macht, wie das saubere Auftragen der Gerichte, ein heiteres Gespräch usw.

Einige Nahrungsstoffe sind zu gleicher Zeit auch Genußmittel, z. B. der Zucker und das Kochsalz. Der Körper braucht notwendig Kochsalz; in den Mengen, in welchen es genossen wird, ist es aber wesentlich ein Genußmittel.

Die physiologische Bedeutung der Genußmittel liegt in der von ihnen bewirkten Anregung zur Absonderung der Verdauungssäfte. Schon die Vorstellung oder der Anblick oder der Geruch eines uns angenehmen Gerichtes macht, daß uns das Wasser im Munde zusammenläuft, d. h. daß die Speicheldrüsen reichlich Saft absondern. Das gleiche läßt sich auch für die Magensaftdrüsen dartun. Erscheint uns aber eine Speise nicht appetitlich, so treten jene Erscheinungen nicht mehr ein (vgl. Kap. VII).

Wenn man eine anfangs recht wohlschmeckende Speise in zu großer Menge genießt oder zu oft hintereinander vorgesetzt erhält, so stumpft sich die Empfindung dafür ab, sie schmeckt uns nicht mehr oder widert uns sogar an und hört auf, für uns ein Genuß zu sein. Je ausgesprochener der Geschmack einer Speise ist, desto rascher widert sie uns an. Darum können wir nur wenige Speisen täglich und in größerer Quantität genießen, wie z. B. unser tägliches Brot. Darin liegt das Geheimnis der Bedeutung der Abwechslung in der Kost, und man kann in der Tat aus denselben Nahrungsmitteln eine Menge verschiedener Gerichte zubereiten. Die Gruppen der Bevölkerung z. B., die vorwiegend vom Mehl der Getreidearten leben, genießen dieses Mehl nicht lediglich in Form von Brot, sondern sie verwenden es außerdem zur Bereitung von Nudeln, Schmarren, Knödeln, Spätzeln usw.

§ 13. Zur Theorie des Stoffwechsels.

Es erübrigt noch, die für die Gesamtauffassung der Stoffwechselvorgänge eminent bedeutungsvolle Frage zu erörtern, inwiefern die

organisierte Substanz bei der im Körper stattfindenden Verbrennung selber zugrunde geht oder nicht. In dieser Hinsicht ist das Verhalten des mit der Nahrung aufgenommenen Eiweißes vor allem zu berücksichtigen.

Wenn wir bedenken, wie sehr der Eiweißzerfall von der Eiweißmenge der Nahrung abhängig ist, wie derselbe auch in Bezug auf seinen zeitlichen Verlauf nach den Mahlzeiten mit der Resorption vom Eiweiß zum Blute auf das direkteste zusammenhängt, wie die N-freien Nahrungsstoffe dieses Verhalten der Eiweißzersetzung nicht wesentlich verändern, und wenn wir außerdem noch beachten, daß die körperliche Arbeit bei Vorhandensein einer genügenden Menge N-freier Nahrungsstoffe keine Vermehrung des Eiweißzerfalls bewirkt, so werden wir fast gezwungen, mit Voit anzunehmen, daß gerade das in der Kost aufgenommene Eiweiß und nicht das lebendige Protoplasma beim Stoffwechsel in erster Linie zugrunde geht.

Da das lebendige Protoplasma aus Eiweiß entsteht und bei seinem Zerfall nach dem Tode Eiweiß bildet, nennt man es in der Ernährungsphysiologie in der Regel Organeiweiß und das aus der Nahrung stammende, tote, in den Körpersäften befindliche Eiweiß zirkulierendes Eiweiß. Um ein etwaiges Mißverständnis zu vermeiden, werden wir hier statt dieser Namen die Termen: lebendige Substanz, in welchen Geweben sie auch vorkommen mag, und Nahrungseiweiß, das aus der Nahrung aufgenommene, noch nicht in lebendige Substanz verwandelte Eiweiß, benutzen.

Das Nahrungseiweiß wird vor allem durch die Leichtigkeit gekennzeichnet, mit welcher es von den Organen des Körpers zersetzt wird. Kein organischer Nahrungsstoff kann in dieser Hinsicht mit ihm wetteifern; allerdings können Fett und Kohlehydrate, wenn sie in genügender Menge dem Körper zugeführt werden, in einem gewissen Grade die Eiweißzersetzung herabsetzen, dieselbe verhält sich jedoch, ihrem allgemeinen Charakter nach, bei Zufuhr von N-freien Nahrungsstoffen ganz in derselben Weise, wie bei reiner Eiweißnahrung.

Aus dem Darm geht das verdaute Eiweiß als Nahrungseiweiß ins Blut über; ist die resorbierte Eiweißmenge nicht zu gering, und sind gleichzeitig eiweißersparende, N-freie Nahrungsstoffe in genügender Menge vorhanden, so kann ein Teil dieses Eiweißes im Körper unzersetzt bleiben, während jedenfalls der größte Teil davon äußerst schnell verbraucht wird, so daß er in den meisten Fällen binnen 24 Stunden vollständig zerstört ist.

Dagegen übt die Masse der lebendigen Substanz des Körpers an sich einen nur sehr geringen Einfluß auf den Umfang der Eiweißzersetzung aus, und eine direkte Proportionalität zwischen Körpermasse und Eiweißzersetzung läßt sich überhaupt nicht aufstellen, wie aus zahlreichen Erfahrungen hervorgeht, laut welchen der Körper von einer gewissen unteren Grenze an bei den verschiedensten Eiweißmengen seinen Eiweißbestand behaupten kann, wenn nur N-freie Nahrungsstoffe in genügender Menge vorhanden sind (vgl. S. 147).

Daraus würde also folgen, daß die lebendige Substanz nicht beim Eiweißstoffwechsel und also auch nicht bei der Zersetzung der N-freien Nahrungsstoffe zerstört wird, sondern im großen und ganzen als stabil aufzufassen wäre.

Die hier vorgetragene Lehre von Vorr, daß in erster Linie das Nahrungseiweiß und erst, wenn dasselbe dem Bedarf des Körpers nicht genügt, die lebendige Substanz zersetzt wird, wird noch von vielen bedeutenden Autoren bestritten, welche eine, ursprünglich von LIEBIG herrührende, später aber in vielerlei Hinsicht modifizierte Anschauung entschieden vertreten. Nach derselben würden die lebendigen Moleküle, aus welchen die Elementarorganismen zusammengesetzt sind, beim Lebensprozeß unaufhörlich zersetzt und neugebildet werden. Die Zellen als solche würden daher nicht zugrunde gehen, sondern nur ihre Moleküle unaufhörlich wechseln. Diese lebendigen Moleküle zerfallen viel leichter als das tote Eiweiß, und nur, nachdem dieses in lebendige Moleküle verwandelt worden ist, würde es zersetzt werden. An und für sich wäre es viel stabiler als die lebendige Substanz.

Es wird ja von der alltäglichen Erfahrung bestätigt, daß ein Organ, sobald es vom lebenden Körper herausgenommen wird, binnen einer verhältnismäßig kurzen Zeit stirbt, und daß auf der anderen Seite das tote Eiweiß in trockenem Zustande beliebig lange aufbewahrt werden kann, ohne daß es sich zersetzt. Aus diesen und anderen ähnlichen Beobachtungen ist es doch nicht erlaubt zu folgern, daß auch im unversehrten Körper das tote Eiweiß weniger zersetzlich als das lebendige Protoplasma sei. Denn jedes vom Körper herausgeschnittene Organ wird gerade durch die Ausschaltung aus dem Körper in ganz abnorme Verhältnisse gebracht. Im lebendigen Körper stellt die Gewebsflüssigkeit das Medium dar, in welchem die Zellen und die Gewebe ihre Tätigkeit ausüben. Da, wo diese Flüssigkeit fehlt, oder dieselbe die geeignete Temperatur und die normale Zusammensetzung nicht hat, oder wo sie nicht genügend oft erneuert oder nicht mit Sauerstoff in genügender Menge versehen wird, stellt sich das Protoplasma in der Regel als eine sehr leicht zersetzbare Substanz dar. Wir sind aber nicht dazu berechtigt, ohne weiteres zu behaupten, daß die lebendige Substanz sich in derselben Weise verhalten soll, wenn sie sich, was die Gewebsflüssigkeit anbelangt, in vollständig normalen Verhältnissen befindet. Unter solchen Umständen führt sie aber ihre Verrichtungen aus, und es finden sich keine Gründe zu der Annahme vor, daß sie dabei weniger stabil ist als die toten Stoffe in der Flüssigkeit, in welcher sie badet.

Wenn die lebendige Substanz bei ihrer Tätigkeit immer zugrunde gehen sollte, welche ungeheure synthetische Arbeit würde es dann nicht beanspruchen, um sie wieder aus dem toten Nahrungseiweiß zurückzubilden. Und wenn dieses dennoch der Fall wäre, wie sollte man dann die außerordentliche Schwierigkeit erklären, mit welcher im erwachsenen Körper ein Ansatz zustande kommt? Wenn das Nahrungseiweiß, um von den Elementarorganismen verwertet werden zu können, zuerst organisiert werden sollte, so müßte dies auch mit den N-freien Nahrungsstoffen, mit dem Alkohol usw. der Fall sein, diese Substanzen müßten also vor ihrem Zerfall integrierende Bestandteile der lebendigen Substanz werden. Man ist in der Tat dieser Konsequenz nicht aus dem Wege gegangen; welche direkte Beweisgründe haben wir aber für dieselbe?

Wie viel einfacher ist nicht da die andere Anschauung, nach welcher die organisierten Gewebe nicht selbst zugrunde gehen und auch ihre Moleküle bei der Tätigkeit nicht zersetzt werden, sondern verhältnismäßig stabile Substanzen sind, welche auf Kosten der in der Gewebsflüssigkeit befindlichen brennbaren Stoffe ihre Verrichtungen ausführen. Aus der Gewebsflüssigkeit entnehmen die Gewebe, was sie zu ihrer Tätigkeit von nöten haben. Aller Wahrscheinlichkeit nach nehmen sie diese Stoffe, Eiweiß, Fett, Kohlehydrate usw. in ihre Masse auf, jedoch ohne daß die-

selben dabei organisiert werden. Je nach dem augenblicklichen Umfang der Tätigkeit werden sie innerhalb einer kürzeren oder längeren Zeit zersetzt.

Wenn ich also die lebendige Substanz als im großen und ganzen stabil auffasse, so will ich auf der anderen Seite durchaus nicht leugnen, daß eine über größere Perioden sich erstreckende Zerstörung und Neubildung derselben stattfinden kann, gleichwie ich ausdrücklich bemerke, daß gewisse organisierte Gebilde unaufhörlich zugrunde gehen, wie Blutkörperchen, Epidermiszellen der Haut und ihrer Anhänge, Epithelien des Darmrohres usw.

Es erübrigt aber noch eine Frage, deren befriedigende Lösung für die dargestellte Auffassung außerordentlich bedeutungsvoll ist, nämlich warum der Körper bei genügend großer Zufuhr von N-freien Nahrungstoffen die Eiweißzufuhr nicht vollständig entbehren kann.

Zum Teil ist dies natürlich davon abhängig, daß, wie soeben bemerkt, die organisierte Substanz in einem gewissen Umfang zerstört wird und zur Restitution derselben ja das Eiweiß notwendig ist. Ferner wird Eiweiß bei der Bildung von Verdauungsflüssigkeiten, bei der Milchabsonderung usw. verbraucht.

Wie groß die Eiweißmenge ist, die zur Deckung dieser Bedürfnisse notwendig ist, kann vorläufig nicht angegeben werden; jedenfalls ist sie aber beträchtlich geringer als die Menge von Eiweiß, welche notwendig erscheint, um den Körper in einem befriedigenden Ernährungszustand zu erhalten.

Vorr beantwortet die vorliegende Frage ganz einfach so, daß die Gewebe ihres Unterhaltes wegen eine gewisse Menge Eiweiß nötig haben. Diese Antwort ist aber nur eine Umschreibung der zu erklärenden Tatsache. Etwas mehr scheint die folgende Überlegung leisten zu können.

Die Gewebsflüssigkeit ist das Medium, in welchem die Zellen und die Gewebe leben. Nun enthält diese Flüssigkeit als einen notwendigen Bestandteil Eiweiß. Wo aber Eiweiß vorhanden ist, wird es von den Geweben mit der größten Begierde zersetzt. Beim Hunger wird also das Eiweiß der Gewebsflüssigkeit allmählich verbraucht, und diese letztere würde als Medium für die Gewebe untauglich sein, wenn nicht diese von sich selbst Eiweiß an die Gewebsflüssigkeit abgäben. Dieses Eiweiß wird seinerseits wieder zersetzt und statt dessen neues von den Geweben abgegeben. So geht es ununterbrochen fort; durch den Bedarf an Gewebsflüssigkeit mit den derselben eigentümlichen Bestandteilen, sowie durch die Eigentümlichkeit der Zellen, das Eiweiß allen anderen organischen Nahrungstoffen vorzuziehen, läßt es sich also erklären, warum nicht allein beim Hunger, sondern auch bei der reichlichsten Zufuhr von N-freier Kost, Eiweiß im Körper zersetzt wird, ohne daß wir darum anzunehmen brauchen, daß die Gewebe oder die organisierten Moleküle selbst bei jeder Lebensäußerung zugrunde gehen müssen.

Von demselben Gesichtspunkt aus können wir auch die Erscheinungen bei Salzhunger (vgl. S. 156) zum Teil erklären. Die in den Körperflüssigkeiten befindlichen Aschebestandteile sind für die osmotische Spannung derselben, sowie für den Unterhalt der normalen Zusammensetzung der Zellen und der Gewebe von einer durchgreifenden Bedeutung, und die Gewebsflüssigkeit hat, um ihre Aufgabe erfüllen zu können, auch eine gewisse Menge von Aschebestandteilen nötig. Nun

werden diese aber durch die Ausscheidungen des Körpers unaufhörlich abgegeben; wenn sie nicht durch die Nahrung wieder ersetzt werden, so müssen endlich die lebendigen Gewebe von sich selbst solche der Gewebsflüssigkeit abgeben, damit dieselbe keine allzu abnorme Zusammensetzung bekomme. Die Störungen im Befinden des Körpers sind aber, nach den Angaben von FORSTER, bei Salzhunger größer als bei vollständiger Karenz. Dies scheint zu bestätigen, daß im ersten Falle die Gewebe nicht vollständig zerfallen, wie es bei der vollständigen Karenz geschieht, sondern hauptsächlich Aschebestandteile abgeben. Infolgedessen treten die besprochenen schweren Störungen in ihnen auf.

Endlich werden natürlich die Aschebestandteile ganz wie das Eiweiß auch zum Aufbau der zugrunde gehenden organisierten Substanz sowie zu verschiedenen anderen Zwecken (vgl. S. 29) verwendet.

Zweiter Abschnitt.

Die Ernährung des Menschen.

Wenn die Kost alle diejenigen Stoffe, welche der Körper nötig hat, in genügender Menge und richtigem gegenseitigen Verhältnis enthält, wird sie von Vort eine Nahrung genannt. Betrifft es einen gesunden, erwachsenen Menschen, so stellt die Nahrung diejenige Menge von Nahrungsstoffen dar, mit welcher der Körper im stofflichen Gleichgewicht ist. Bei wachsenden Kindern wie bei Erwachsenen, welche sich in einem schlechten Nahrungszustande befinden, muss die Nahrung reichlicher sein, so daß ein Teil davon im Körper angesetzt wird.

In diesem Abschnitt haben wir den Nahrungsbedarf des Menschen und einige sich daran anschließende Umstände zu untersuchen. Auf Einzelheiten kann natürlich hier nicht eingegangen werden; so wichtig sie auch sind, gehören sie eher zur Hygiene oder zur Diätetik, als zur Physiologie der Ernährung.

Der Nahrungsbedarf eines Menschen stellt diejenige Quantität der verschiedenen Nahrungsstoffe dar, welche dem Körper von dem Darm aus täglich zugeführt werden muß. Da wir aber in der Regel nicht reine Nahrungsstoffe, sondern aus verschiedenen Nahrungsmitteln bereite Speisen genießen, so kann es schon von vornherein in Frage gestellt werden, ob die Nahrungsstoffe, die in verschiedenen Nahrungsmitteln enthalten sind, in einem gleich großen Grade im Darm ausgenützt werden, und die Erfahrung hat gezeigt, daß in der Tat die Ausnützung der Nahrungsstoffe in verschiedenen Nahrungsmitteln und Speisen sehr verschieden ist (RUBNER). Betreffend die Methodik derartiger Untersuchungen und den Anteil des Darmes an der Kotbildung, vgl. S. 99 und 104.

§ 1. Die Ausnützung der Nahrungsstoffe.

a. Die Ausnützung des Eiweißes.

Die N-Menge der Faeces, die dem Körper selbst entstammt und also ein Produkt des Stoffwechsels darstellt, beträgt, wie wir schon gesehen haben, etwa 0.5—1.4 g. Wenn wir also bei einer gewissen Versuchskost in den entsprechenden Faeces nur diese Quantität Stickstoff finden, so können wir sagen, daß der aufgenommene Stickstoff zum allergrößten Teil im Darne ausgenützt worden ist.

Dies ist im allgemeinen mit animalischen Nahrungsmitteln der Fall; bei diesen, Fleisch, Fisch, Eiern, Milch, Käse, hat die tägliche N-Abgabe in den Faeces bei den hierher gehörigen Versuchen zwischen 0.14 und 1.9 variiert; nur in einem Fall (4100 g Milch) finden wir in den betreffenden Versuchen eine größere N-Menge (3.1) in den Faeces. Wenn die gesamte N-Menge in den Faeces als prozentiger Verlust der aufgenommenen N-Menge berechnet wird, so beträgt sie im allgemeinen 2.0—7.7.

KERMAUNER hat die nach Fleischgenuß in den Faeces erkennbaren Fleischreste bei drei Versuchsindividuen quantitativ zu bestimmen versucht und dabei gefunden, daß diese nach 266 g Fleisch pro Tag höchstens 4.7 g und mindestens 0.3 g = bezw. 0.16 und 0.01 g Stickstoff betragen.

Bei pflanzlichen Nahrungsmitteln ist die N-Menge der Faeces beträchtlich größer und hat in den hierher gehörigen Versuchen sogar den hohen Wert von 9.09 g erreicht; der prozentige Verlust steigt hier bis auf 48 Proz. und ist in der Regel größer als 15 Proz.

Dies beruht in erster Linie darauf, daß die vegetabilischen Nahrungsmittel in ihren Hülsen stickstoffhaltige Verbindungen enthalten, welche kein Eiweiß sind und im Darm nicht verdaut werden. Je reicher an Hülsen ein vegetabilisches Nahrungsmittel ist, um so schlechter hat sich in der Tat die Ausnützung seines Stickstoffes herausgestellt. Daher finden wir beim Roggenbrot aus ganzem Mehl in den Faeces etwa 2—4 g Stickstoff und einen Verlust von etwa 30—40 Prozent. Wenn dagegen die Hülsen größtenteils entfernt werden, so stellt sich die Ausnützung günstiger. In den Faeces erscheint nur etwa 2 g Stickstoff, und der prozentige Verlust beträgt nur 10—20.

Als mitwirkende Ursachen zu der schlechteren Ausnützung von groben vegetabilischen Nahrungsmitteln kommen noch das verhältnismäßig große Volumen derselben, die saure Gärung der Kohlehydrate, sowie der Gehalt der vegetabilischen Nahrungsmittel an unverdaulichen Substanzen in Betracht. Alle diese Umstände üben nämlich eine reizende Wirkung auf die Muskulatur des Darmes aus und rufen also eine schnellere Entleerung des Darminhaltes hervor.

b. Die Ausnützung des Fettes und der Kohlehydrate.

In Bezug auf die Ausnützung des Fettes ist zu bemerken, daß die Faeces, auch bei einer Kost, die kein Fett enthält, etwa 3—7 g Ätherextrakt enthalten. Wenn also die Faeces nach Zufuhr von Fett in

der Kost keine größere Fettmenge enthalten, so können wir sagen, daß das betreffende Fett im Darme fast vollständig ausgenützt worden ist. Dies ist bei Eiern, Milch, Butter, Margarine und Schmalz — also bei Fetten, welche bei der Körpertemperatur flüssig werden und nicht von Membranen umgeben sind — der Fall.

Wenn aber die verabreichten Fette bei der Körpertemperatur nicht schmelzen, so werden sie schlechter ausgenützt; desgleichen wenn sie nicht frei, sondern in Membranen eingeschlossen, wie Speck, genossen werden. Die Ausnützung des Fettes ist aber auch in diesem Falle im allgemeinen eine sehr gute, und sogar bei 350 g Fett (darunter viel Speck) pro Tag erscheinen nur etwa 45 g in den Faeces.

Auch die Kohlehydrate werden im Darme gut ausgenützt, indem der Verlust bei den gewöhnlichen Nahrungsmitteln im Maximum nur auf etwa 10—11 Proz. steigt. Im Durchschnitt ist er noch geringer. Übrigens gilt auch von den Kohlehydraten, daß sie in fein präparierten Nahrungsmitteln viel besser (Verlust 0.8—3.2 Proz.) als in gröberem (Verlust 6.9—11 Proz.) ausgenützt werden. Über die Verdaulichkeit der Zellulose habe ich schon gesprochen (vgl. S. 128).

Durch mikroskopische Untersuchung der Faeces hat J. MOELLER nachgewiesen, daß gesunde Menschen die Stärke der Cerealien und der Kartoffeln fast vollständig verdauen, und zwar auch dann, wenn die stärkehaltigen Nahrungsmittel nur unvollständig mechanisch aufgeschlossen waren. Wenn aber die Stärke in Form von Hülsenfrüchten oder in grünem Gemüse genossen wird, geht sie unverdaut ab. Die derbwandigen Zellen der reifen Hülsenfrüchte scheinen gar nicht verdaut zu werden, so daß nur jener Teil der Leguminosenstärke, der nach mechanischer Zertrümmerung der Zellen aus diesen herausgefallen ist, der Ernährung zu gute kommt. Die Stärke unreifer Hülsenfrüchte dagegen wird ebenso vollständig verdaut wie die der Cerealien. Die Kleberschicht der letzteren verhält sich ähnlich den Leguminosen: ihre aus reiner Zellulose bestehenden Membranen werden nicht verdaut, ihr aus Eiweiß und Fett bestehender Inhalt nur so weit, als er durch Zerreißen der Zelloberfläche frei geworden ist.

Die Ausnützung der Aschebestandteile stellt sich, wenn sie in Prozenten der Zufuhr berechnet wird, im allgemeinen ziemlich ungünstig. Es muß aber bemerkt werden, daß die Kotasche in einem wesentlichen Grade dem Körper selbst entstammt, indem viele mineralische Stoffe durch die Darmwand ausgeschieden werden.

c. Die Ausnützung gemischter Kost und praktische Konsequenzen.

Diejenigen Versuche, welche wir bis jetzt besprochen haben, beziehen sich hauptsächlich auf die Aufnahme von einzelnen Nahrungsmitteln. Man könnte sich jedoch denken, daß bei der gemischten Kost, wie sie gewöhnlich von dem Menschen genossen wird, die Ausnützung sich vorteilhafter als bei diesen Versuchen stellen sollte, und es zeigt sich in der Tat, daß gewisse Mischungen besser als deren einzelne Komponenten ausgenützt werden. Dennoch ergeben sämtliche Versuche, welche wir zur Zeit über die Ausnützung einer gemischten Kost besitzen, daß auch in einer gemischten Kost der vegetabilische Stickstoff schlechter als der animalische ausgenützt wird

In den verschiedenen, bis jetzt vorliegenden Versuchen über die Ausnützung des Eiweißes in einer gemischten Kost finden wir für den prozent. Verlust Zahlen, welche zwischen 3.8 und 53.4 schwanken. Es ist indessen bei vielerlei Berechnungen über das Kostmaß und ganz besonders in Bezug auf das Kostmaß in öffentlichen Anstalten notwendig, eine Durchschnittszahl dafür zu haben. Da nun in einer Anstaltskost aus ökonomischen Gründen die animalischen sowie die feineren vegetabilischen Nahrungsmittel nur in einer verhältnismäßig geringen Menge vorkommen, so darf diese Durchschnittszahl nicht zu niedrig genommen werden.

Bei den folgenden Berechnungen der Kostaufsätze, welche in einem wesentlichen Grade grobe vegetabilische Nahrungsmittel enthalten, werde ich daher den N-Verlust auf 25 Proz. schätzen.

PRAUSNITZ hat die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, daß bei einer Kost, die fast vollständig resorbiert wird (Reis, Fleisch, Gebäck aus Weizenmehl), der N-Gehalt der trockenen Faeces nur wenig schwankt (9.16—8.16 Proz.) und durchschnittlich etwa 8.65 Proz. beträgt. Bei Aufnahme einer Nahrung, welche weniger gut resorbiert wird, sinkt der Stickstoffgehalt des Kotes für gewöhnlich, kann jedoch auch, wenn schlecht resorbierbare Nahrungsmittel mit hohem Stickstoffgehalt gegeben werden, noch in die Höhe gehen. Der N-Gehalt der Trockenfaeces ist übrigens stets höher als der der aufgenommenen Nahrung.

Es erübrigt, noch einige Worte über die Ausnützung der gesamten potentiellen Energie der Kost hinzuzufügen. Ich nehme jetzt, wie früher, an, daß die gesamten Faeces einen Rückstand der aufgenommenen Kost darstellen. Für eine gemischte Kost schätzt RUBNER auf Grund eines Versuches über den Verbrennungswert des Kotes den Verlust auf 8.11 Proz. des Bruttowertes der Nahrung. Aus denjenigen Versuchen mit gemischter Kost, bei welchen die Ausnützung sämtlicher Nahrungsstoffe untersucht ist, ergibt sich für den Verlust an Energie 4.8 bis 13.9 Proz. Durch direkte Bestimmungen des Verbrennungswertes der Nahrung und der Faeces hat ATWATER bei einer gemischten, leicht verdaulichen Kost in 117 Versuchen den Verlust an potentieller Energie gleich 2.6 bis 11.7 Proz. gefunden. In dieser wichtigen Versuchsreihe betrug der Verlust an Eiweiß 3.8 bis 11.7, an Fett 1.7 bis 12.7, an Kohlehydraten 0.9 bis 5.2 Proz.

Wenn es gilt, eine Zahl zu finden, welche die Ausnützung der Kraftzufuhr in einer Anstaltskost ausdrückt, dürfen wir, wie beim Eiweiß, den Verlust nicht zu gering schätzen; ich nehme denselben daher zu 10 Proz. an. Wenn man eine Energiezufuhr von 3000 Kal. beabsichtigt, müßte man also 3333 Kal. in der Kost verabreichen.

Wegen der vielen dabei notwendigen Analysen der Nahrungsmittel ist ein vollständiger Ausnützungsversuch mit nicht geringer Mühe verbunden. Wenn es nur gilt, im allgemeinen eine Übersicht zu erhalten, wie die totale Energie der Kost ausgenutzt wird, kann man mit einer für praktische Zwecke genügenden Genauigkeit durch folgendes Verfahren zum Ziele gelangen. Man bestimmt den Trockenrückstand der Kost und der entsprechenden Faeces, denn der Verlust an Trockensubstanz weicht, wie die bis jetzt gewonnene Erfahrung ergibt, nur ganz unerheblich von dem Verlust an Energie ab.

§ 2. Der Nahrungsbedarf des erwachsenen Menschen.

Es ist ohne weiteres klar, daß der Nahrungsbedarf eines erwachsenen Menschen von der von ihm zu leistenden körperlichen Arbeit wesentlich bedingt sein muß, denn jede körperliche Arbeit ist mit einem stärkeren Stoffverbrauch verbunden. Daher haben wir in erster Linie zu untersuchen, wie groß die Gesamtzufuhr bei verschiedenen starker Arbeit sein muß.

Das Problem wird dadurch wesentlich vereinfacht, daß wir hierbei die anorganischen Nahrungsstoffe nicht näher zu berücksichtigen brauchen. Es hat sich nämlich herausgestellt, daß die Kost, wenn sie sonst genügend ist und die richtige Zusammensetzung hat, auch in genügender Menge diese Nahrungsstoffe enthält.

Unsere Kenntnisse des für den Menschen notwendigen Kostmaßes haben wir hauptsächlich durch die Untersuchung der Kost erhalten, die von Menschen in verschiedenen Berufsarten bei frei gewählter Kost genossen wird. Dabei gehen wir von der Annahme aus, daß die genossene Kost weder spärlicher, noch reichlicher als der Bedarf ist — was wohl in der Regel zutrifft, wenn sich die Untersuchung auf Menschen erstreckt, deren ökonomische Stellung es nicht erlaubt, daß sie sich überreichlich ernähren, während dieselbe auf der anderen Seite nicht so schlecht ist, daß die Nahrung an und für sich zu gering wäre.

Eine noch genauere Kenntnis des Nahrungsbedarfes könnte man durch die gleichzeitige Untersuchung sämtlicher Exkrete gewinnen. Leider besitzen wir zur Zeit nur wenige Beobachtungen dieser Art. Ich stelle dieselben in erster Linie hier zusammen.

Zur Feststellung des Minimalbedarfes müssen wir von Beobachtungen über den Stoffwechsel bei möglichst vollständiger Muskelruhe ausgehen. Derartige Beobachtungen haben folgendes ergeben.

Bei einer 25-jährigen Frau von 49.5 kg Körpergewicht, die sich während der ganzen Versuchsdauer (24 Stunden) in einem hysterischen Schlaf befand und keine Nahrung genoß, betragen die Ausscheidungen 6.21 g N und 107 g C = 38.8 g Eiweiß und 113.2 g Fett, was 1228 Kal. entspricht. Dies beträgt pro Stunde und Körperkilo 1.03 Kal.

Bei möglichst vollständiger körperlicher Ruhe betrug im wachen Zustande der Gesamtstoffwechsel beim nüchternen erwachsenen Manne im Mittel von zahlreichen Beobachtungen an sieben verschiedenen Individuen 1.02 Kal. pro Stunde und Körperkilo. Bei der Berechnung dieser Versuche wurde angenommen, daß im Körper nur Eiweiß und Fett verbrannt.

Als Mittel der CO₂-Abgabe im Schlaf wurde für acht verschiedene Individuen pro Stunde und Körperkilo 0.348 g CO₂ erhalten, was, unter der Voraussetzung, daß diese Kohlensäure nur aus Fett stammte, 1.17 Kal. beträgt.

Bei seinen kalorimetrischen Versuchen erhielt ATWATER als Mittel von 16 Bestimmungen über die Wärmeabgabe im Schlaf (von 1 Uhr bis 7 Uhr vormittags) den Wert 1.03 Kal. pro Stunde und Körperkilo.

Aus diesen Beobachtungen folgt also, daß der Gesamtstoffwechsel pro Stunde und Körperkilo beim nüchternen erwachsenen Menschen bei möglichst vollständiger Muskelruhe etwa 1 Kal. beträgt. Der Minimalbedarf des

erwachsenen Menschen wäre demnach für ein Körpergewicht von 70 kg etwa 1680 Kal.

Im wachen Zustande kommt aber eine solche vollständige Muskelruhe, wie die jetzt besprochene, unter normalen Verhältnissen nie vor, denn immer werden die Körpermuskeln in einem höheren oder geringeren Grade bewegt oder angespannt. Der Stoffwechsel muß dabei größeren Umfanges sein, wie auch aus den hierhergehörigen Beobachtungen hervorgeht.

Die Ruheversuche von PETTENKOFER und VOIT ergaben (pro 24 Stunden) durchschnittlich bei Hunger 2303 Kal. und bei mittlerer Kost 2675 Kal., d. h. pro Körperkilo und 24 Stunden 32.9, bezw. 38.2 Kal. — Bei acht ruhenden Männern im Alter von 19—44 Jahren betrug in Versuchen von SONDÉN und mir der Stoffwechsel 1853 bis 2292 Kal., oder pro Körperkilo und 24 Stunden 26.3—36.0 Kal. — Bei 10 Studenten und 13 Soldaten im Alter von 19—25 Jahren betrug der Gesamtstoffwechsel, nach Versuchen von EKHOLOM, im Mittel bezw. 35.6 und 37.0 Kal. — Aus ATWATERS kalorimetrischen Versuchen, welche an drei verschiedenen Versuchspersonen ausgeführt sind und 45 Tage umfassen, ergibt sich der Gesamtstoffwechsel beim ruhenden Manne durchschnittlich zu 2241 Kal., d. h. pro kg Körpergewicht 32.9, 33.3 bezw. 33.4 Kal.

Ein erwachsener Mann, der sich allerdings nicht absolut ruhig verhält, aber doch keine eigentliche körperliche Arbeit verrichtet, hat also (bei nicht zu geringer Nahrungszufuhr) einen Gesamtstoffwechsel von etwa 30—36 Kal. pro Körperkilo und 24 Stunden, d. h. bei einem Körpergewicht von 70 kg 2100 bis 2520 Kal.

Es wäre natürlich von der größten Bedeutung, wenn wir detaillierte Angaben über die absolute Größe der in verschiedenen Gewerben ausgeübten mechanischen Arbeit, sowie über das Verhältnis zwischen der Arbeitsgröße und der entsprechenden Zunahme der Verbrennung im Körper besitzen würden. Dann könnten wir ja ohne weiteres sagen, einen wie großen Nahrungsbedarf ein Arbeiter in jedem speziellen Beruf hätte. Leider ist dies nicht der Fall. Allerdings haben wir eine ziemlich große Anzahl Beobachtungen über das Verhältnis zwischen Arbeitsgröße und Verbrennungszunahme: diese sind aber bis auf weiteres von keiner direkten praktischen Bedeutung, denn wir besitzen vorläufig keine Angaben über die absolute Größe der in verschiedenen Gewerben ausgeführten Arbeit. Wenn es gilt, den Nahrungsbedarf eines Arbeiters festzustellen, sind wir daher auf die Ermittlungen über die von Arbeitern in verschiedenen Berufsarten genossene Kost hingewiesen.

Angesichts der oben mitgeteilten Erfahrungen über den Stoffwechsel beim ruhenden Menschen ist es klar, daß diejenigen Kostmaße, bei welchen die absolute Energiezufuhr netto (= der Energiezufuhr in der Kost minus 10 Proz., vgl. oben S. 167) nicht größer als 2000 Kal. ist, als für einen Körperarbeiter ungenügend zu bezeichnen sind. Es gibt allerdings eine ganze Anzahl von solchen; sie können aber, nach dem schon Bemerkten, nicht zur Aufstellung eines normalen Kostmaßes herbeigezogen werden, sondern stellen nur eine Kost dar, bei welcher die betreffenden Individuen freilich arbeiten müssen, die aber absolut ungenügend ist, um sie in einem befriedigenden Ernährungszustande zu erhalten.

Als Mittelwert einiger solcher Kostmaße erhalten wir 67 g Eiweiß, 28 g Fett, 377 g Kohlehydrate = 2064 Kal. brutto, 1858 Kal. netto.

Dieses Kostmaß eignet sich eigentlich nur für alte, nicht mehr arbeitsfähige Individuen. Bei drei solchen haben SONDEN und ich für den Stoffwechsel die folgenden Zahlen gefunden: 61—79 g Eiweiß (9.8—12.6 g N im Harn), 73—77 g Fett, 195—205 g Kohlehydrate = 1815—1823 Kal. (netto). Bei zehn anderen Greisen im Alter zwischen 68 und 81 Jahren fand EKHOLM einen Umsatz von 49—96 g Eiweiß (7.8—15.4 g N im Harn), 0—50 g Fett, 246—383 g Kohlehydrate = 1398—2114, im Mittel 1806 Kal. (netto). VORR hat für solche Menschen folgende Kost vorgeschlagen: 85 g Eiweiß, 30 g Fett und 300 g Kohlehydrate = 1868 Kal. brutto und 1681 Kal. netto. Dieses Kostmaß stimmt mit den oben dargestellten nicht übel überein.

Die übrigen bisher vorliegenden Arbeiter-Kostmaße können wir zweckmäßig nach der Größe der Energiezufuhr in einige verschiedene Gruppen teilen, und zwar stelle ich für Männer die folgenden Gruppen auf:

I. 2001—2400 Kal. (netto)	IV. 3201—4100 Kal. (netto)
II. 2401—2700 „	V. 4101—5000 „
III. 2701—3200 „	VI. über 5000 „

Als Mittelwerte der betreffenden Gruppen finden sich

Gruppe	Eiweiß brutto; g	Fett; g	Kohle- hydrate; g	Kal. brutto	Kal. netto	Kal. pro Körperkilo (Körpergew. = 70 kg)
I.	84	56	399	2483	2235	32
II.	88	39	512	2825	2538	36
III.	130	64	520	3257	2932	42
IV.	141	71	677	4020	3618	52
V.	167	89	774	4685	4218	60
VI.	152	139	1062	6269	5642	81

Zu der ersten Gruppe gehören Kostmaße von einem Knecht und einem Maler (Leipzig), einem Mechaniker (München), Handschulmacher, Leinenweber und Schuhmacher (England).

Zu der zweiten Gruppe: Fabrikarbeiter in Rußland, Landarbeiter bei Leipzig, in Schlesien, England, Irland und Castilien, sowie Leinenweber in Sachsen.

Die dritte Gruppe umfaßt Dienstmann, Tischler, Mechaniker in München, Landarbeiter in Rußland, schwedische Arbeiter, deutsche Soldaten, Bauernknecht in Bayern.

In der vierten Gruppe finden wir italienische Ziegelarbeiter, Bergleute aus Nassau, russische Fabrikarbeiter, Brauerknecht und Zimmermann in München, Landarbeiter in Wales, Schottland und Valencia.

Innerhalb der fünften Gruppe begegnen wir schwedischen Arbeitern, Erdarbeitern in Frankreich.

In der sechsten Gruppe haben wir Landarbeiter in Siebenbürgen, Frankreich, der Lombardei und Irland, sowie Holzknechte in Bayern.

In den letzten Jahren sind in den Vereinigten Staaten Nord-Amerikas unter Leitung von ATWATER eine große Zahl Beobachtungen über die Ernährung bei frei gewählter Kost ausgeführt worden. Die Resultate derselben sind in folgender Tabelle eingetragen.

Gruppe	Kal. netto	Zahl der Beobacht.	Eiweiß brutto; g	Fett; g	Kohle- hydrate; g	Kal. brutto	Kal. netto	Kal. pro Körperkilo (Körpergew. = 70 kg)
I.	2001—2400	23	87	90	303	2434	2191	30
II.	2401—2700	15	89	112	362	2891	2602	37
III.	2701—3200	37	103	125	409	3262	2936	41
IV.	3201—4100	35	124	147	510	3966	3569	51
V.	4101—5000	14	145	215	612	5102	4592	66

Bei seinen praktischen Folgerungen betreffend die Ernährung des erwachsenen Menschen geht VORR von dem Kostmaß eines mittleren Arbeiters aus. Als einen „mittleren Arbeiter“ bezeichnet er einen kräftigen Mann, der auf Grund seiner Muskelmasse während 9—10 Stunden täglich eine mittlere Arbeit auszuführen vermag und dies auch tut, d. h. eine Arbeit, die schwerer als die eines Schneiders und leichter als die eines Schmiedes ist, also z. B. die Arbeit eines Maurers, Zimmermannes oder Tischlers. Und in der Tat entspricht die so definierte Arbeit ziemlich gut derjenigen Arbeitsgröße, die von den meisten Körperarbeitern geleistet wird. Unter unseren Gruppen dürfte die III. dem Mittelarbeiter am nächsten kommen.

Das Kostmaß für einen mittleren Arbeiter ist nach VORR

$$118 \text{ g Eiweiß, } 56 \text{ g Fett und } 500 \text{ g Kohlehydrate} \\ = 3055 \text{ Kal. brutto und } 2749 \text{ Kal. netto.}$$

Während man allgemein zugegeben hat, daß die absolute Kraftzufuhr bei diesem Kostmaß dem tatsächlichen Bedarf gut entspricht und eher zu gering als zu reichlich zugemessen ist, ist von verschiedenen Seiten bemerkt worden, daß die Eiweißmenge eine zu hohe ist und daß man in der Kost eines mittleren Arbeiters mit weniger Eiweiß gut auskommen kann, und z. B. MUNK schlägt statt 118 g nur 110 g Eiweiß vor. Nun ist es wohl von keiner größeren Bedeutung, ob die Kost 118 oder 110 g Eiweiß enthält. Die Kostmaße, welche wir in unserer Gruppe III zusammengeführt haben, enthalten jedoch im Mittel 130 g Eiweiß, und die Extreme sind 113 bzw. 151 g. Bei ATWATER haben wir für dieselbe Gruppe 103 g Eiweiß mit den Extremen 152 und 52 g. Es ist hier nicht der Ort, die Gründe zu erörtern, welche für eine Herabsetzung der Eiweißmenge in dem normalen Kostmaß herangezogen sind; ich will nur bemerken, daß dieselben lange nicht zu dem beabsichtigten Zwecke genügen. Meinerseits bin ich also vorläufig der Ansicht, daß man am richtigsten tut, in dem normalen Kostmaß die Eiweißmenge nicht geringer, als sie von VORR vorgeschlagen ist, zu wählen, wenn auch viele Beobachtungen zeigen, daß ein „mittlerer Arbeiter“ mit viel weniger Eiweiß auskommen kann.

Die bis jetzt vorliegenden Erfahrungen zeigen, daß der Mensch bei freigewählter Kost in der Regel ziemlich viel Eiweiß genießt. Meiner Ansicht nach ist man indes nicht berechtigt, darin den Ausdruck des wirklichen Bedarfes zu erblicken. Finden wir doch sowohl bei Laboratoriumsversuchen, als auch bei der freigewählten Kost Beispiele davon, daß der Mensch mit einer nicht unerheblich geringeren Menge Eiweiß in der Kost sogar sehr bedeutender Anstrengungen fähig ist. Ich stelle mir vor, daß der eigentliche Grund, warum die freigewählte Kost in der Regel so reich an Eiweiß ist, darin liegt, daß es überhaupt sehr schwierig ist, eine dem Bedarf entsprechende Kalorienzufuhr in einer eiweißarmen Kost zu bekommen, wenn nämlich die Kost den übrigen an sie zu stellenden Anforderungen (Geschmack, Verdaulichkeit usw.) genügen soll. Infolgedessen wird die Kost immer eine ziemlich hohe Eiweißmenge enthalten; wenn es überhaupt nötig ist, ein bestimmtes Quantum von Eiweiß als normales Kostmaß zu fixieren, so glaube ich daher, daß die von VORR angegebene Zahl eine sehr zweckmäßige ist.

Vorr stellt sich vor, daß aus diesen 118 g Eiweiß etwa 105 im Darne ausgenützt werden, daß also die tägliche N-Abgabe im Harn einer Eiweißmenge von 105 g entspricht. Der Verlust betrage also nur 11 Proz. Nach den Erfahrungen, die wir über die Ausnützung einer gemischten Kost besitzen, können wir indessen nicht gut annehmen, daß bei einer zum großen Teil aus groben vegetabilischen Nahrungsmitteln zusammengesetzten Kost der Verlust nicht größer wäre. Bei Versuchen von HULTGREN und LANDERGREN, wo die Kost genau untersucht und der Harnstickstoff direkt bestimmt wurde, war der Verlust bei einer Kost, deren Eiweiß zu 62—78 Proz. aus animalischem Eiweiß bestand, allerdings 11—12 Proz. Bei einer anderen Versuchsreihe an Arbeitern, wo nur 31—60 Proz. des Gesamteiweißes animalisch waren, betrug aber der Verlust im Mittel 39 Proz. Wenn wir unsere obige Durchschnittszahl (75 Proz.) für die Ausnützung des Eiweißes anwenden, so entsprechen 118 g Eiweiß in der Kost nur einem Eiweißumsatz von etwa 90 g.

Seine Verteilung der N-freien Nahrungsstoffe auf Fett und Kohlehydrate motiviert Vorr dadurch, daß er die Kost so billig wie irgend möglich machen will. Er nimmt daher so viel Kohlehydrate, als der Darm seiner Ansicht nach ohne besondere Schwierigkeit verdauen kann, d. h. 500 g. Die übrige Energiezufuhr kommt dann auf das Fett.

Es ist wohl nicht ganz richtig, 500 g Kohlehydrate als ein wirkliches Maximum aufzufassen — und dies tut auch Vorr nicht. Der Darm kann größere Mengen davon bewältigen, hierin liegt aber kein Grund, die Kohlehydratmenge auf Kosten des Fettes zu steigern. Denn es zeigt die Erfahrung mit aller wünschenswerten Deutlichkeit, daß der menschliche Körper in der Tat einen sehr ausgeprägten, wenn auch zur Zeit lange nicht aufgeklärten Bedarf an Fett hat; und die Fettmenge im Kostmaß von Vorr (56 g) dürfte eigentlich als die untere Grenze der Fettzufuhr in der Kost eines mittleren Arbeiters aufgefaßt werden. Auch finden wir in den zu unserer Gruppe III gehörigen Kostmaßen als Mittel 64 g Fett (Minimum 33 g, Maximum 95 g). Ja sogar unter den schlecht ernährten Individuen der I. Gruppe finden wir als Mittel 56 g Fett. Bei ATWATER ist die Fettmenge 125 g, also noch bedeutend größer.

Wenn die zu leistende Arbeit größer als die eines mittleren Arbeiters ist, so werden, wie die Erfahrung zeigt, sowohl Eiweiß als auch N-freie Substanzen in größeren Mengen genossen, jedoch so, daß die Zufuhr von Eiweiß in geringerem Grade als die der N-freien Stoffe gesteigert wird. Für den Soldaten fordert Vorr beim Manöver (starke Arbeit) und im Krieg (angestrengte Arbeit) bezw.

135 g Eiweiß, 80 g Fett und 500 g Kohlehydrate
= 3348 Kal. brutto und 3013 Kal. netto;

145 g Eiweiß, 100 g Fett und 500 g Kohlehydrate
= 3575 Kal. brutto und 3218 Kal. netto.

Unsere Gruppe IV enthält im Mittel 3618 Kal. netto, 141 g Eiweiß, 71 g Fett und 677 g Kohlehydrate. Wir sehen, daß dieses Kostmaß mit dem von Vorr für angestrengte Arbeit postulierten im großen und ganzen gut übereinstimmt. ATWATER (IV) hat im Mittel 3569 Kal. netto mit 124 g Eiweiß, 147 g Fett und 510 g Kohlehydrate.

Was endlich die Kostmaße der Gruppe V und VI (ATWATER V) betrifft, so beziehen sie sich auf Leute, deren Arbeit als sehr streng bezeichnet werden muß. Die Kostmaße VI enthalten gar zu viel Kohlehydrate. Auch von der Gruppe V ist man wohl berechtigt zu sagen, daß die Fettmenge zu gering und die Kohlehydratmenge zu groß ist. Die amerikanischen Kostmaße sind hinsichtlich der Verteilung der N-freien

Nahrungstoffe auf Fett und Kohlehydrate als viel zweckmäßiger aufzufassen. Als weitere Beispiele der Kost bei strenger Arbeit teile ich noch folgende Angaben von ATWATER mit: Teilnehmer am Ruderkampf (amerikanische Studenten): 155 g Eiweiß, 177 g Fett, 440 g Kohlehydrate = 4085 Kal. brutto; Teilnehmer am Fußballkampf: 1) 181 g Eiweiß, 292 g Fett, 557 g Kohlehydrate = 5740 Kal. brutto; 2) 270 g Eiweiß, 416 g Fett, 710 g Kohlehydrate = 7885 Kal. brutto.

Unsere Kenntnisse über die Kost der Frauen sind noch außerordentlich gering. Da die Frau einen kleineren Körper als der Mann hat und auch ihre Arbeit in der Regel weniger streng als die eines männlichen Arbeiters ist, braucht sie natürlich eine geringere Kraftzufuhr als der Mann. Unter der Annahme, daß das Körpergewicht einer Frau $\frac{4}{5}$ von der des Mannes beträgt und daß der Stoffwechsel in derselben Proportion bei der Frau geringer ist, erhalten wir nach Vorr als Kostmaß für einen weiblichen Arbeiter

94 g Eiweiß, 45 g Fett und 400 g Kohlehydrate
= 2444 Kal. brutto und 2200 Kal. netto.

§ 3. Die Ernährung im jugendlichen Alter.

Daß der heranwachsende Körper verhältnismäßig mehr Nahrung als der erwachsene braucht, geht ohne weiteres daraus hervor, daß er kleiner ist und daß seine Organmasse zunehmen muß. Außerdem zeigt die Erfahrung, daß der jugendliche Körper an und für sich, unabhängig von seiner geringeren Größe, einen lebhafteren Stoffwechsel besitzt, denn der pro Einheit der Körperoberfläche berechnete Stoffumsatz ist, wie schon erwähnt (S. 140), um so größer, je jünger das Individuum (mit Ausnahme des Säuglingsalters) ist.

Um eine nähere Vorstellung von der Stoffwechselgröße des jugendlichen Körpers zu ermöglichen, stelle ich eine Anzahl Beobachtungen über die mittlere CO_2 -Abgabe bei sitzenden Individuen kurze Zeit nach der Mahlzeit in folgender Tabelle zusammen, und verweise übrigens auf das oben, S. 140, Angeführte.

A. Männliche Individuen.			B. Weibliche Individuen.		
Mittleres Alter; Jahre	Mittleres Körpergewicht; kg	CO_2 pro Stunde; g	Mittleres Alter; Jahre	Mittleres Körpergewicht; kg	CO_2 pro Stunde; g
$9\frac{2}{3}$	28	33	8	22	25
$10\frac{1}{2}$	30	33	10	27	23
$11\frac{1}{2}$	32	34	11	31	26
$12\frac{1}{2}$	34	34	12	36	27
14	45	45	13	40	28
$14\frac{1}{2}$	45	44	14	44	29
$15\frac{1}{2}$	51	42	15	49	27
17	56	45	16	50	32
$19\frac{1}{2}$	60	43	$17\frac{2}{3}$	54	27
23	65	38	30	54	29
25	68	38	45	67	37
35	68	35	$65\frac{3}{4}$	67	26
45	77	37			
58	85	34			

Bei den männlichen Individuen ist also die Kohlensäureabgabe im Alter zwischen 14 und 19 Jahren größer als bei älteren und jüngeren Individuen desselben Geschlechts. Dies stimmt mit den Erfahrungen KEYS über die Wachstumserscheinungen bei den Knaben sehr gut überein. Nach diesen tritt nämlich im Wachstum der Knaben mit dem 14. Lebensjahre eine Periode ein, während welcher die Zunahme der Körperlänge und des Körpergewichtes bedeutend schneller stattfindet als während der früheren (9. bis 13.) Jahre. Dieser schnellere Längenzuwachs dauert vier Jahre.

Nach der CO_2 -Abgabe zu urteilen, würde also ein Knabe von 9 bis 13 Jahren fast ebensoviel Nahrung als ein erwachsener ruhender Mann nötig haben, und Knaben im Alter zwischen 14 und 19 Jahren sogar noch mehr. Wir dürfen indes nicht übersehen, daß der kalorische Wert der Kohlensäure ein sehr verschiedener ist, je nachdem sie Fett, Kohlehydraten oder Eiweiß entammt. Da jedoch die Individuen, an welchen die hier angeführten Versuche gemacht wurden, derselben Gesellschaftsklasse angehörten und hinsichtlich ihrer Kost usw. im großen und ganzen unter denselben Verhältnissen lebten, kann mit großer Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß die mittlere Zusammensetzung ihrer Kost und also auch der Anteil der verschiedenen Nahrungsstoffe bei der CO_2 -Bildung ungefähr gleichartig gewesen ist.

Bei weiblichen Individuen zeigt die CO_2 -Abgabe nicht die bedeutende Steigerung, welche bei Knaben zwischen dem 14. und 19. Jahre erscheint. Vom 11. Jahre an treten nur geringe von dem Alter abhängige Differenzen zum Vorschein: bei einem elfjährigen Mädchen ist die CO_2 -Abgabe 26 g, bei einer Dame von 30 Jahren 29 g. Also dürfen wir wohl sagen, daß der Nahrungsbedarf eines Mädchens vom 11. Jahre an etwa ebenso groß ist, als bei einer erwachsenen, ruhenden Frau.

Ein Vergleich der CO_2 -Abgabe bei männlichen und weiblichen Individuen, die hinsichtlich ihrer Körpergröße und ihres Alters einander gleich sind, ergibt, daß im jugendlichen Alter die CO_2 -Abgabe bei ersteren beträchtlich größer ist als bei den letzteren, und zwar verhält sich die CO_2 -Abgabe pro Körperkilo bei weiblichen und männlichen Individuen etwa wie 100:140. Bei Männern und Frauen, welche die Wachstumsperiode schon zurückgelegt haben, wird dieser Unterschied allmählich verwischt, um endlich bei heranahendem Greisenalter ganz zu verschwinden.

Die hier angeführten Zahlenangaben unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Größe wesentlich von den oben (S. 140) nach MAGNUS-LEVY und FALK mitgeteilten. Die Ursache dieser Differenz beruht, wie ersichtlich, darauf, daß die von den letzteren Autoren benutzten Versuchspersonen nüchtern waren und absolute Muskelruhe beobachteten, während die S. 173 mitgeteilten Zahlen sich auf Individuen in sitzender Stellung kurz nach der Nahrungsaufnahme beziehen. In diesem Umstande liegt auch die Ursache davon, daß bei MAGNUS-LEVY und FALK der soeben besprochene Unterschied in Bezug auf die CO_2 -Abgabe bei männlichen und weiblichen Individuen größtenteils vermißt wird. Derselbe ist aller Wahrscheinlichkeit nach darauf zurückzuführen, daß normal der Muskeltonus bei Knaben größer ist als bei Mädchen.

Zum Vergleich mit den hier und oben S. 140 mitgeteilten direkten Ermittlungen über den Stoffwechsel des wachsenden Körpers mögen die Standardzahlen noch angeführt werden, nach welchen ATWATER bei der Untersuchung der Kost, welche von einer aus Mann, Frau und Kindern bestehenden Familie gemeinsam genossen wird, die Nahrungszufuhr auf die verschiedenen Mitglieder derselben verteilt. Wenn der Nahrungsbedarf des Mannes gleich 1 gesetzt wird, so ist er

bei der Frau	$\frac{8}{10}$
bei Knaben von 14 bis 17 Jahren	$\frac{8}{10}$
bei Mädchen von 14 bis 17 Jahren	$\frac{7}{10}$
bei Kindern von 10 bis 13 Jahren	$\frac{6}{10}$
bei Kindern von 6 bis 9 Jahren	$\frac{5}{10}$
bei Kindern von 2 bis 5 Jahren	$\frac{4}{10}$
bei Kindern unter 2 Jahren	$\frac{3}{10}$

Ich werde mich hier auf diese allgemeinen Gesichtspunkte bezüglich des Nahrungsbedarfes bei wachsenden Individuen beschränken. Allerdings besitzen wir eine Anzahl Angaben über die von Kindern in verschiedenem Alter genossene Kost; so wertvoll sie auch sind, so sind sie doch viel zu spärlich, um uns zu erlauben, für Kinder Kostmaße von wirklicher Bedeutung aufzustellen. Es ist eine der gegenwärtig wichtigsten Aufgaben der praktischen Ernährungslehre, diese Frage an der Hand eingehender Untersuchungen aufzuklären.

§ 4. Die Zusammensetzung der Kost aus verschiedenen Nahrungsmitteln.

Um seinen Nahrungsbedarf zu decken, hat der Mensch eine große Anzahl von verschiedenen Nahrungsmitteln sowohl aus dem Tierreich als aus dem Pflanzenreich zur Verfügung. In der letzten Zeit ist die Frage, ob die natürliche Nahrung des Menschen eine gemischte oder eine rein pflanzliche sein soll, von gewissen Seiten sehr lebhaft erörtert worden.

Daß eine rein animalische Kost dem Bedarf des Menschen nicht gut entspricht, nachdem die Säuglingsperiode überschritten ist, braucht nicht ausführlich bewiesen zu werden. Teils werden in einer solchen Kost — wenn wir von der Milch und der Leber absehen — die Kohlehydrate so gut wie ganz vermißt, teils übt sie auf unseren verhältnismäßig langen Darm eine allzu schwache Reizung aus, wodurch die nichtresorbierten Reste der Kost und der Verdauungsflüssigkeiten viel zu lange im Darne liegen bleiben und dabei allerlei Störungen hervorrufen.

Dagegen hat es seine volle Richtigkeit, daß wir aus den vegetabilischen Nahrungsmitteln ohne Zugabe von animalischen eine vollständige Nahrung erhalten können. Denn in diesen Nahrungsmitteln finden wir sowohl Eiweiß als auch Fett und Kohlehydrate.

Die Vegetarier nehmen nun an, daß eine rein pflanzliche Kost die natürliche Nahrung des Menschen darstelle. Gegen diese Auffassung läßt sich aber vielerlei einwenden.

Das Fett kommt in größerer Menge eigentlich allein in dem vegetabilischen Öl vor, und dieses spielt nur in den südlichen Ländern eine größere Rolle bei unseren Speisen. Es ist daher in vielen Gegenden nicht leicht, dem Körper in einer rein vegetabilischen Kost eine genügend große Fettmenge zuzuführen. Um Fett zu erhalten, muß der Körper also auch animalische Nahrungsmittel zu sich nehmen.

Wie oben bemerkt (S. 171), können wir ein bestimmtes Quantum von Eiweiß als das für den Körper absolut notwendige nicht feststellen, und es ist sogar möglich, daß die Vorstellungen, die man sich darüber im all-

gemeinen macht, ziemlich übertrieben sind. Jedenfalls kann aber behauptet werden, daß eine allzu geringe Eiweißzufuhr dem Körper nicht nützlich ist. Nun sind aber die meisten vegetabilischen Nahrungsmittel im Verhältnis zu ihrem Gehalt an Eiweiß schon an und für sich voluminöser als die animalischen Nahrungsmittel, und ihr Volumen wird bei der Zubereitung durch Wasseraufnahme in der Regel noch vergrößert, während die animalischen Nahrungsmittel bei der Zubereitung Wasser verlieren und also weniger voluminös werden. Endlich werden die N-haltigen Bestandteile der meisten vegetabilischen Nahrungsmittel im Darne im allgemeinen schlecht ausgenützt. Um bei rein vegetabilischer Kost eine nicht zu geringe Eiweißmenge dem Körper zuzuführen, müßte man also eine ziemlich voluminöse Kost genießen. Dadurch würde aber den Verdauungsorganen leicht eine zu starke Arbeit zugemutet, und es könnten infolgedessen verschiedene krankhafte Störungen hervorgerufen werden. Damit diese Konsequenzen nicht eintreten, ist es nützlich, einen Teil des täglichen Nahrungsbedarfes durch animalische Nahrungsmittel zu decken.

Dies wird auch von mehreren Vegetariern zugegeben: sie genießen allerdings kein Fleisch, erlauben sich aber den Genuß von Eiern, Milch und Molkereiprodukten.

Dann ist die Kost nunmehr keine rein vegetabilische, denn in derselben finden sich ja sowohl Eiweiß als Fett aus dem Tierreich. Der Käse ist ein an Eiweiß sehr reiches Nahrungsmittel, und in Butter und Milch kann der Körper alles Fett, was er braucht, bekommen.

In Bezug auf den Vegetarismus in seiner diskutablen Form handelt es sich also eigentlich nur um die Frage, ob der Mensch Fleisch genießen soll oder nicht. Hier wie im folgenden bezeichne ich als Fleisch nicht nur die Muskeln unserer gewöhnlichen Schlachttiere, sondern auch die der übrigen Tiere, sowie die Eingeweide, die wir in unserer Speiseordnung benutzen.

Als wissenschaftlich diskutierbaren Kern der Angriffe gegen das Fleisch haben wir meines Wissens nur den schädlichen Einfluß der Ptomaine und Mikroorganismen. Niemand verneint, daß ein durch solche in nennenswertem Grade verunreinigtes Fleisch schädlich ist. Andere oder gleichartige Gifte können aber nicht nur im Fleisch, sondern auch in den Getreidepflanzen (Secale), in den Kartoffeln (Solanin) usw. vorkommen. Wollten wir konsequent handeln, so müßten wir ganz und gar aufhören zu essen.

Bei einer ausschließlich physiologischen Erörterung der Frage kann ich also keinen Grund finden, warum ein gesunder Mensch auf den Gebrauch eines durch seinen Gehalt an Eiweiß und Fett, sowie durch seine mannigfache Anwendbarkeit so ausgezeichneten Nahrungsmittels, welches das Fleisch in der Tat ist, verzichten sollte. Damit habe ich aber nicht sagen wollen, daß man Fleisch in beliebig großen Mengen genießen, oder daß man einen zu großen Teil des Nahrungsbedarfes mit Fleisch decken soll. Die Extraktivstoffe des Fleisches können bei einer allzu großen Zufuhr möglicherweise verschiedene Störungen im Wohlbefinden des Körpers hervorrufen (vgl. Kap. XII, § 1). Auch dürfte der Stoffwechsel sich in einem gewissen Grade abnorm und ungünstig gestalten können, wenn die Säfte des Körpers allzu reichlich mit Eiweiß überschwemmt werden. Endlich ist es auch möglich, daß das Fleisch bei gewissen krankhaften Zuständen schädlich einwirken kann und daß sich Personen finden, die an einer bestimmten Idiosynkrasie gegen dasselbe leiden.

Bekommt das Individuum also eine genügend große Zufuhr von Eiweiß und Fett in anderen Nahrungsmitteln, und finden sich unter diesen solche, die, wie Butter und

Käse, in einem kleinen Volumen viel Eiweiß und Fett enthalten, so ist das Fleisch nicht absolut notwendig. Aus dem Gesichtspunkte der Ernährungsphysiologie hat man aber keinen Grund dafür, das Fleisch zu vermeiden.

Gegen die Behauptung, die vegetabilischen Nahrungsmittel seien unsere natürliche, d. h. ursprüngliche Kost, kann endlich auch die schwerwiegende Einwendung gemacht werden, daß die wichtigsten unter allen vegetabilischen Nahrungsstoffen, die Samen der Getreidepflanzen, nur nach einer sehr eingehenden Präparation der Einwirkung unserer Verdauungsflüssigkeiten zugänglich sind. Bis der Mensch so weit in seiner Kultur fortgeschritten war, daß er es verstand, den Boden zu kultivieren, sein Essen zu kochen, Mehl aus dem Getreide zu mahlen und Brot davon zu backen, hatte er schon lange Zeit auf der Erde gelebt. Das Fleisch erfordert aber vor dem Essen nicht notwendig eine andere Verarbeitung, als daß es in kleine Stückchen zerteilt wird. Wir hätten also eher Grund zu behaupten, der Mensch sei ursprünglich zum Fleischgenuß geboren.

Dagegen hat man bemerkt, daß die wirklich natürliche Kost des Menschen in Früchten bestehe. Es ist aber nicht gerade leicht, aus Früchten die genügende Menge von Eiweiß und Fett zu bekommen, und endlich ist es in vielen Ländern, wo doch der Mensch wohnt, gar nicht möglich, Früchte oder überhaupt vegetabilische Nahrungsmittel in einem für die Ernährung der Bevölkerung genügenden Quantum zu bekommen.

Die für den Menschen im allgemeinen zweckmäßigste Nahrung ist also eine auf eine breite Basis gestellte, aus animalischen und vegetabilischen Nahrungsmitteln zusammengesetzte, gemischte Kost.

Nur durch diese Fähigkeit, Nahrungsmittel jeglicher Art genießen zu können, ist es dem Menschen möglich geworden, die ganze Erde, vom Äquator bis zu den Polargegenden, zu bevölkern.

Näher auf die Zusammensetzung der Kost, deren Verteilung auf mehrere Mahlzeiten usw. einzugehen, ist hier nicht möglich, sondern muß ich in dieser Hinsicht auf die Lehrbücher der Hygiene hinweisen.

Literatur. C. VOIT, Physiologie des allgemeinen Stoffwechsels und der Ernährung (HERMANN'S Handbuch d. Physiologie VI, 1). Leipzig 1881. — I. MUNK und C. A. EWALD, Die Ernährung des gesunden und kranken Menschen. Dritte Auflage. Wien und Leipzig 1896. — PFLÜGER, Glykogen. Arch. für d. gesamte Physiologie 96. 1903. — RUBNER, Art. Ernährung in LEYDENS Handbuch der Ernährungstherapie. Zweite Auflage. Leipzig 1903.

FÜNFTES KAPITEL.

Das Blut.

Das Blut ist die gemeinsame Nahrungsflüssigkeit des Körpers. Mit dem Blute, welches im Gefäßsystem ununterbrochen vom Herzen herumgetrieben wird, werden allen Teilen des Körpers alle diejenigen Stoffe zugeführt, welche diese für ihren Zuwachs und Unterhalt, sowie für die in ihnen stattfindende Verbrennung nötig haben. Außerdem entfernt das Blut von allen Teilen des Körpers den größten Teil der bei dem Lebensprozesse gebildeten Zersetzungsprodukte und wird seinerseits während seiner Strömung durch die Exkretionsorgane von denselben befreit.

Das Blut ist eine rote, undurchsichtige Flüssigkeit, die etwas schwerer als das Wasser ist (sp. Gew. beim Manne 1.057 — 1.066, bei der Frau 1.053 — 1.061). Es hat einen salzigen Geschmack, eine neutrale Reaktion und einen eigentümlich faden Geruch. Seine Wärmekapazität beträgt (bei etwa 38° C.) 0.8693.

Mit der größten Zähigkeit wird vom Blute die neutrale Reaktion festgehalten. Um im Rinderserum eine Rotfärbung mit Phenolphthaleïn durch Zusatz von Natronlauge zu erzielen, muß man 70mal mehr Lauge hinzufügen, als um bei reinem Wasser dieselbe Reaktion hervorzurufen. Dasselbe Serum mit Methylorange versetzt brauchte bis zur beginnenden Rotfärbung 327mal mehr N/10 Salzsäure als reines Wasser. Die Erklärung dieses Verhaltens liegt in dem variierenden sauren und basischen Charakter der Serumeiweißstoffe (FRIEDENTHAL).

Bei mikroskopischer Untersuchung des Blutes findet man, daß es aus einer Flüssigkeit, dem Plasma, besteht, in welcher geformte Bestandteile in großer Anzahl aufgeschwemmt sind. Diese Bestandteile, welche die Undurchsichtigkeit des Blutes verursachen, sind 1) die roten Blutkörperchen, denen das Blut seine rote Farbe verdankt, 2) die farblosen Blutkörperchen und 3) die Blutplättchen.

Wenige (beim Menschen etwa 3—12) Minuten, nachdem das Blut aus einem geöffneten Blutgefäß ausgeflossen ist, erstarrt es zu einer gallertartigen Masse, was, wie später etwas näher erörtert werden wird, davon kommt, daß ein im Plasma vorhandener Eiweißkörper in fester Form als Faserstoff oder Fibrin ausgeschieden wird (gerinnt). Das geronnene Fibrin bildet eine faserige Masse, welche, obgleich sie nur etwa 0.2—1.0 Proz. des Blutes beträgt, die ganze Blutmenge durchzieht und in ihren Maschen einschließt. Allmählich schrumpft das Fibrin: infolgedessen wird eine schwach gelbliche Flüssigkeit aus der gallertartigen Masse herausgepreßt; die Menge dieser Flüssigkeit, die Serum heißt, nimmt immer

mehr zu, und endlich bleibt vom großen Gerinnsel ein weniger umfangreicher Rückstand, der Blutkuchen, zurück, der aus dem Fibrin nebst den von diesem eingeschlossenen Blutkörperchen und dem in deren Zwischenräumen noch befindlichen Serum besteht. Das Blutplasma besteht also aus Fibrin und Serum.

Das Fibrin kann auch dadurch ausgeschieden werden, daß das ausfließende Blut mit einem Stabe oder dergleichen geschlagen wird. Nach dieser Operation bleibt das Blut flüssig: das Fibrin ist aber in Form eines weißen Fadenfilzes auf dem Stab geblieben.

§ 1. Die Blutmenge des Körpers.

Die Methode, nach welcher die Blutmenge bestimmt wird, ist in ihren Hauptzügen folgende (WELCKER).

Man nimmt zuerst eine normale Blutprobe (b); danach läßt man das Tier verbluten und spült dessen Gefäßsystem mit Wasser aus, bis dieses klar und ungefärbt heraustritt. Das bei der Verblutung erhaltene Blut wird zu dem Spülwasser hinzugefügt; die ganze Menge des bei der Verblutung erhaltenen Blutes $+$ der benutzten Spülflüssigkeit bezeichnen wir mit w . Nun wird die normale Blutprobe b durch Zusatz von Wasser (v) auf dieselbe Farbekraft wie eine Probe von w gebracht. Dann ergibt sich natürlich, wenn y die tatsächliche Blutmenge des Körpers bezeichnet, nachdem die Normalprobe genommen worden ist, folgendes Verhältnis:

$$b : b + v = y : w$$

$$y = \frac{b}{b + v} \cdot w$$

Die ganze Blutmenge des Körpers ist also:

$$b + y = b + \frac{b}{b + v} \cdot w$$

Ganz sicher ist diese Methode doch nicht, denn nach stattgefundener Ausspülung findet sich noch in den Organen etwa 8 bis 16 Proz. der gesamten Hämoglobinmenge.

Die in dieser Weise bestimmte Blutmenge beträgt beim Hunde etwa 7—9 Proz., beim Kaninchen etwa 5—9 Proz. des Körpergewichtes (beim letzteren nach Abzug des Darminhaltes). Beim Menschen hat BISCHOFF an den Leichen zweier hingerichteter Verbrecher die Blutmenge gleich 7.1 bis 7.7 Proz. des Körpergewichtes gefunden.

§ 2. Die geformten Blutbestandteile.

a. Die roten Blutkörperchen.

Bei den meisten Säugetieren sind die roten Blutkörperchen dünne, platte, runde, in der Mitte leicht ausgehöhlte und am Rande dickere, weiche, dehnbare und sehr elastische Scheiben. Ihre Farbe ist, wenn sie bei durchfallendem Licht in dünner Schicht beobachtet werden, gelbgrün, in dickerer Schicht rot. Bei den Vögeln, Reptilien, Amphibien und den meisten Fischen,

sowie bei den Kameltieren sind die roten Blutkörperchen oval. Die Blutkörperchen der kaltblütigen Tiere, sowie die der Vögel besitzen einen Kern, der bei denjenigen der Säugetiere vermißt wird.

Der Durchmesser der roten Blutkörperchen ist beim Menschen etwa 0.007—0.008 und ihre Dicke etwa 0.0016 mm. Das Volumen eines Blutkörperchens beträgt nach WELCKER 0.000000072 kmm und die Oberfläche 0.000128 qmm.

1 kmm Blut enthält beim Manne etwa 5 000 000 und bei der Frau etwa 4 500 000 rote Blutkörperchen. Die Gesamtoberfläche der roten Blutkörperchen in 1 kmm Blut beträgt also beim Manne 640 und bei der Frau 576 qmm. Da die Blutmenge des Menschen etwa 7 Proz. des Körpergewichtes ist und also bei einem Körpergewicht von 70 kg etwa 4.9 kg (= rund 5 l) beträgt, so ist die totale Menge der roten Blutkörperchen bei einem Manne 25 000 000 000 000 und ihre Gesamtoberfläche 3200 qm. Die Körperoberfläche des erwachsenen Menschen ist nur etwa 2 qm. Diese große Entwicklung der Oberfläche der roten Blutkörperchen steht mit ihrer Aufgabe bei der Atmung im nächsten Zusammenhang, worüber näher im Kap. IX.

Übrigens schwankt die Zahl der roten Blutkörperchen in 1 kmm Blut auch unter normalen Verhältnissen nicht unerheblich. Während der ersten Lebensstage hat sie ein Maximum (im Mittel von 40 Fällen 6047000, FEHRSEN) und nimmt dann bald ab. Nach einer Zusammenstellung von SCHWINGE würde sie weiterhin mit dem Wachstum zunehmen, in der Reifeperiode gewisse periodische Schwankungen zeigen, um endlich gegen das Lebensende hin wieder abzunehmen. Das vorliegende Material dürfte indessen kaum genügen, um in dieser Hinsicht bestimmte Schlußfolgerungen zu gestatten. — Die Einwirkung der Nahrungsaufnahme wird von verschiedenen Autoren in verschiedener Weise angegeben; einige haben einen Anstieg, andere im Gegenteil eine Abnahme der roten Blutkörperchen nach einer Mahlzeit beobachtet. — Dagegen stimmen die Erfahrungen darin überein, daß vollständige oder bedeutende Nahrungsabstinenz in der Regel keine Verminderung in der Zahl der roten Blutkörperchen hervorruft. — Verminderung des Luftdruckes, z. B. bei Aufenthalt auf hohen Bergen, steigert die Zahl der roten Blutkörperchen sehr erheblich. Diese Steigerung ist nicht von einer excessiv großen Wasserabgabe vom Körper bedingt, denn man hat sie bei Tierversuchen auch dann nachweisen können, wo jede verstärkte Wasserverdunstung absolut ausgeschlossen war. Man hat diese Steigerung mit einer durch den niedrigen Luftdruck bewirkten, unvollkommenen Sauerstoffsättigung des Blutes in Zusammenhang bringen wollen, indem die größere Zahl der Blutkörperchen die Erniedrigung des Luftdruckes kompensieren sollte. Diese Erklärung genügt aber nicht, denn die betreffende Steigerung tritt auch dann ein, wenn die Erniedrigung des Luftdruckes lange nicht so stark ist, daß daraus irgend welche Schwierigkeiten bei der O-Aufnahme entstehen sollten.

Betreffend die besprochenen und andere, unter normalen Verhältnissen stattfindende Variationen in der Zahl der roten Blutkörperchen muß bemerkt werden, daß die unmittelbare Beobachtung nur Aufschlüsse über die relative Menge der Blutkörperchen ergibt und an und für sich gar nichts darüber sagt, wie sich ihre Gesamtzahl verändert hat. Durch Zufuhr von Wasser zum Blute kann z. B. die Zahl der Blutkörperchen in 1 kmm Blut abnehmen ohne gleichzeitige Abnahme ihrer Gesamtzahl usw. Endlich ist auch nicht zu vergessen, daß die roten Blutkörperchen unter verschiedenen Einwirkungen auf verschiedene Gefäßgebiete in einer verschiedenen

relativen Menge verteilt werden können (ZUNTZ), sowie daß Austritt von Plasma aus der Gefäßhöhle eine Vermehrung der Blutkörperchen vortäuschen kann (BUNGE) — kurz die richtige Würdigung der Blutkörperchenzählungen ist nicht selten mit sehr erheblichen Schwierigkeiten verbunden.

Das spezifische Gewicht der roten Blutkörperchen (1.088—1.105) ist größer als das des Plasmas oder des Serums (das spezifische Gewicht des letzteren beträgt beim Menschen etwa 1.017). Daher sinken sie allmählich auf den Boden des Gefäßes, in welchem das Blut aufgefangen wird, vorausgesetzt, daß wir es mit geschlagenem Blut oder mit Blut, dessen Gerinnung künstlich aufgehoben oder verzögert ist (vgl. unten), zu tun haben. Da die Trennung der Blutkörperchen vom Plasma bezw. Serum unter Anwendung der Centrifuge beträchtlich schneller als beim bloßen Stehen geschieht, wird dieser Apparat bei Blutuntersuchungen vielfach benutzt.

Bei Zusatz von sehr geringen Mengen der meisten Säuren oder sauren Salze von Fe, Al, Zn, Cu, Hg, Sn, Ag, Au, Ur, Mb werden die roten Blutkörperchen aneinander geklebt und gefällt. Dasselbe findet auch bei ihren hämoglobinfreien Stromata sowie bei den Leukocythen statt und ist wahrscheinlich von einer Einwirkung auf das Globulin derselben bedingt (PESKIND).

Das Gewicht der Blutkörperchen in 100 Teilen Blut wird nach HOPPE-SEYLER in folgender Weise erhalten. Sowohl im Gesamtblut, als im Plasma bezw. Serum wird der Gehalt an einem Bestandteil ermittelt, der nur in der Blutflüssigkeit vorkommt (dazu benutzte HOPPE-SEYLER das Fibrin, andere haben zu diesem Zwecke andere Bestandteile des Serums benutzt). Ist derselbe im Gesamtblut a Proz., in der Flüssigkeit b Proz., und bezeichnet y die Menge der Flüssigkeit in 100 Teilen Blut, so ist das Gewicht dieser Substanz in 100 Teilen Blut $y \cdot \frac{b}{100} = a$, und also $y = \frac{100a}{b}$. Das Gewicht der Blutkörperchen in 100 Teilen Blut ist demnach: $100 - \frac{100a}{b}$.

A. SCHMIDT hat folgendes Verfahren eingeschlagen. Er bestimmt 1) den prozentigen Trockenrückstand des Blutes T , 2) den prozentigen Trockenrückstand des dazu gehörigen Serums t , 3) den Trockenrückstand der roten Blutkörperchen, bezogen auf 100 g Blut, r . Der Trockenrückstand des Serums, bezogen auf 100 g Blut, ist dann $T-r$, die entsprechende Serummenge $\frac{100 \times (T-r)}{t}$, sowie das Gewicht der Blutkörperchen in 100 Teilen Blut: $100 - \frac{100 \times (T-r)}{t}$.

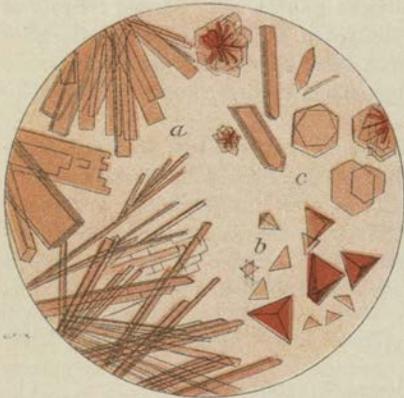
Nach der zuletzt erwähnten Methode hat man für das Gewicht der Blutkörperchen in 100 g defibrinierten Blutes beim Mann 48 g (Mittel aus 9 Beobachtungen) und bei der Frau 35 g (Mittel aus 11 Beobachtungen) erhalten.

Die roten Blutkörperchen gehen im Körper unaufhörlich in großer Anzahl zugrunde, und zwar scheint dieser Zerfall vor allem in der Leber stattzufinden. Sie werden daher ebenso unaufhörlich neugebildet. Im embryonalen Leben spielen hierbei die Leber und die Milz eine hervorragende Rolle. Nach den meisten Autoren werden dagegen beim Erwachsenen die roten Blutkörperchen nur in dem roten Knochenmark neugebildet werden. Diese Neubildung findet durch die sogen.

Hämatoblasten statt. (Über ihre Einzelheiten vgl. die Handbücher der Histologie; über die Verwertung des Eisens bei der Hämoglobinbildung vgl. Kap. VIII.)

Die Blutkörperchen verdanken ihre rote Farbe dem Farbstoff Hämoglobin, dessen chemische Eigenschaften zuerst von HOPPE-SEYLER näher untersucht worden sind. Derselbe verbindet sich mit dem Sauerstoff zu einer vom Partiardrucke des Sauerstoffes abhängigen Verbindung, dem Oxyhämoglobin. Hauptsächlich in dieser Form kommt das Hämoglobin im arteriellen Blute vor; im venösen findet sich sowohl Hämoglobin als Oxyhämoglobin; im Erstickungsblut nur das Hämoglobin.

Durch Verdünnung mit Wasser, durch wiederholtes Frieren und Wiederauftauen, durch Zusatz von Äther, Chloroform oder Galle, von Säuren oder Basen kann man aus den Blutkörperchen den Farbstoff auslaugen und in Lösung bringen. Hierdurch wird das Blut also lackfarbig. In vielen Fällen geht der Austritt von Hämoglobin demjenigen der Elektrolyte nicht parallel. Unter gewissen Umständen tritt Hämoglobin heraus, während die Elektrolyte zurückbleiben; unter anderen Umständen tritt das Gegenteil ein: die Elektrolyte verlassen die Blutkörperchen, und das Hämoglobin bleibt zurück. Dies zeigt, daß die Bindungsweise des Hämoglobins und der Elektrolyte, zum Teil wenigstens, verschiedener Art ist (STEWART).



Figur 44. Blutkristalle, nach Funke. *a*, aus dem Blute des Menschen; *b*, aus dem Blute des Meerschweinchens; *c*, aus dem Blute des Eichhörnchens.

Nach HOPPE-SEYLER ist das Hämoglobin, bzw. Oxyhämoglobin in den roten Blutkörperchen nicht als solches, sondern als eine (nicht gelöste) Verbindung mit einer anderen Substanz, wahrscheinlich Lecithin, vorhanden. Diese Verbindung heißt Arterin bzw. Phle-

bin, je nachdem Oxyhämoglobin oder Hämoglobin in derselben vorkommt.

Nachdem der Farbstoff aus den roten Blutkörperchen herausgelöst ist, bleibt eine farblose Masse, das Stroma, zurück. Dieses besteht aus Lecithin, Cholesterin, Eiweißstoffen, Harnstoff und Mineralstoffen, vorwiegend Kalium Phosphorsäure und Chlor; in den roten Blutkörperchen vom Menschen ist auch Natrium nachgewiesen worden.

Die Trockensubstanz der roten Blutkörperchen besteht zum weitaus größten Teil (87—95 Proz.) aus Hämoglobin; das Stroma der Blutkörperchen beträgt also nur 13—5 Proz. Im gesamten Blute findet sich beim Mann etwa 13,8, bei der Frau etwa 12,6 Proz. Hämoglobin.

Wie die Zahl der Blutkörperchen zeigt auch der Hämoglobingehalt des Blutes unter verschiedenen Umständen große Variationen und verläuft in der Regel, wenn auch nicht immer, der ersteren parallel. Bei Neugeborenen ist die Hämoglobinmenge im Verhältnis zum Körpergewicht am größten und sinkt während der ersten Tage nach der Geburt schnell, z. B. beim Kaninchen in 22 Tagen von etwa 13 g auf 4 g pro kg

Körpergewicht. Während dieser Zeit nimmt indes die absolute Menge des Hämoglobins zu und das in anderer Form im Körper aufgespeicherte Eisen entsprechend ab (ABDERHALDEN).

Das Oxyhämoglobin krystallisiert aus seiner Lösung mehr oder weniger leicht. Die Krystalle (Fig. 44) sind blutrot, durchsichtig und gehören, welche spezielle Form sie auch haben mögen, zum rhombischen Systeme (LANG). Aus frischem Menschenblut erhält man drei Krystallformen, und zwar 1) große, treppenförmig gebildete Platten, 2) scharf begrenzte, tief dunkelrote, doppeltbrechende vierkantige Prismen und 3) scharf begrenzte, an den Enden reichlich aufgesplitterte Stäbe (FRIEBOES). Nur das Oxyhämoglobin des Eichhörnchenblutes (Fig. 44, c) krystallisiert in sechsseitigen Tafeln des hexagonalen Systemes.

Das Hämoglobin unterscheidet sich von dem Oxyhämoglobin hauptsächlich dadurch, daß es leichter löslich ist und schwieriger krystallisiert, obgleich alle beide in der Regel isomorph sind; die Krystalle ebenso wie die Wasserlösung des Hämoglobins sind dunkler, mehr violett oder purpurfarbig als die Krystalle bzw. die Lösung des Oxyhämoglobins. In dünner Schicht ist eine Hämoglobinlösung grünlich, in dickerer rot: die Oxyhämoglobinlösungen sind immer rot, welche Dicke sie auch haben mögen. Endlich zeigen die beiden Farbstoffe in ihren Absorptionsspektren sehr bemerkenswerte Unterschiede, wie aus den Figuren 45 und 46 ersichtlich ist. Wenn die Lösung nicht zu konzentriert ist, zeigt das Absorptionsspektrum des Oxyhämoglobins zwei Streifen α , β zwischen den Linien D und E . Bei schwächerer Lösung verschwindet zuerst der Streifen β ; je konzentrierter aber die Lösung ist, um so breiter werden die Streifen, bis sie endlich zusammenschmelzen, wobei gleichzeitig die blauen und violetten Teile des Spektrums immer mehr verdunkelt werden. Dem gegenüber zeigt das Absorptionsspektrum des Hämoglobins einen einzigen breiten Streifen zwischen D und E , jedoch näher an der Linie D .

Im Methämoglobin kommt der Sauerstoff in derselben Menge als im Oxyhämoglobin vor, ist aber dort fester gebunden.

Es findet sich auch eine Verbindung des Hämoglobins, die weniger Sauerstoff als das Oxyhämoglobin enthält, aber doch nicht wie das Hämoglobin vollständig reduziert ist. Diese Verbindung, das Pseudohämoglobin, hat dasselbe Absorptionsspektrum als das Hämoglobin (SIEGFRIED).

Das Hämoglobin verbindet sich noch mit anderen Substanzen, wie mit dem Kohlenoxyd (Kohlenoxydhämoglobin, eine dem Oxyhämoglobin entsprechende, aber beständigere Verbindung), der Kohlensäure (Kohlensäurehämoglobin, vgl. Kap. IX) und dem Stickoxyd (Stickoxydhämoglobin).

Aus den analytischen Daten hat HÜFNER für das Hämoglobin des Hundblutes folgende Formel berechnet: $C_{636}H_{1025}N_{164}FeS_3O_{151}$ (Molekulargewicht = 14 129).



Figur 45. Figur 46.

Figur 45. Absorptionsspektrum einer 0.09prozentigen Oxyhämoglobinlösung, nach Preyer.
Figur 46. Absorptionsspektrum einer etwa 0.2prozentigen Hämoglobinlösung, nach Preyer.

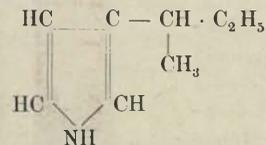
Bei verschiedenen Tieren hat das Hämoglobin eine etwas verschiedene Zusammensetzung; für das Hämoglobin vom Hund, Pferd, Schwein, Meerschweinchen und Eichhörnchen haben verschiedene Autoren folgende Zusammensetzung gefunden: C 51.2—54.9 Proz., H 6.8—7.4 Proz., N 16.1—17.9 Proz., S 0.39—0.86 Proz., Fe 0.34—0.59 Proz., O 19.5—23.4 Proz.

Im Oxyhämoglobin kommt auf je 1 Molekül Hämoglobin 1 Molekül Sauerstoff, d. h. auf 1 At. Eisen 2 Atome Sauerstoff. 1 g Hämoglobin kann also 1.34 cem Sauerstoff aufnehmen. Wie die Sauerstoffaufnahme des Hämoglobins vom Partiardruck abhängt, soll in Kap. IX näher erörtert werden.

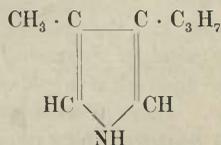
Das Hämoglobin ist ein Proteid, in welchem Eiweiß mit einem eisenhaltigen Farbstoff, dem Hämochromogen (HOPPE-SEYLER), gepaart ist. — In 100 Teilen Hämoglobin sind 94 Teile Eiweiß und 4 Teile des Farbstoffes enthalten. Jenes besteht zum allergrößten Teil aus einem histonähnlichen basischen Körper, dem Globin (SCHULZ), welches wie die übrigen einfachen Eiweißkörper linksdrehend, während das Hämoglobin selbst rechtsdrehend ist (GAMGEE und CROFT-HILL).

Das Hämochromogen wird bei der Spaltung des Hämoglobins gebildet und geht seinerseits durch Sauerstoffaufnahme in das Hämatin: $C_{34}H_{34}O_5N_4Fe$ (KÜSTER), $C_{34}H_{35}O_5N_5Fe$ (ZEYNEK) über. Durch Behandlung des Blutfarbstoffes mit Salzsäure erhält man das chlorhaltige Hämin (Fig. 47): $C_{32}H_{32}O_3N_4FeCl$ (NENCKI), $C_{35}H_{35}O_4N_4FeCl$ (MÖRNER), $C_{34}H_{34}O_4N_5FeCl$ (ZEYNEK), $C_{34}H_{33}O_4N_4FeCl$ (KÜSTER). Durch Einwirkung von Säuren auf das Hämatin wird dasselbe unter Abgabe von Eisen in Fe-freie Farbstoffe, das Mesoporphyrin, $C_{16}H_{18}O_2N_2$ (NENCKI) und das Hämatoporphyrin, $C_{16}H_{18}O_3N_2$ (NENCKI) umgewandelt. Bei energischer Reduktion des Hämatoporphyrins entsteht eine O-freie, ölartige Substanz, das Hämopyrrol, $C_8H_{13}N$ (NENCKI). Endlich wird durch Oxydation des Hämatins die zweibasische Hämatinsäure $C_8H_9NO_4$ erhalten; diese gibt durch Kochen mit Alkalien die N-freie dreibasische Hämatinsäure, $C_8H_8O_5$, aus welcher durch Reduktion mit Jodwasserstoff die Hämotrikarbonsäure (Äthyltrikarballylsäure), $C_8H_{12}O_6$, entsteht (KÜSTER).

Nach NENCKI und ZALESKI ist das Hämopyrrol entweder ein Isobutylpyrrol oder ein Methylpropylpyrrol:

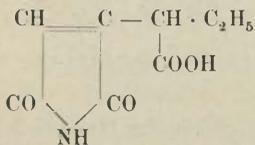


Isobutylpyrrol

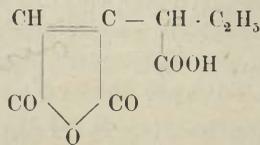


Methylpropylpyrrol

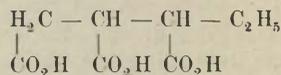
Die von KÜSTER entdeckten Hämatinsäuren hätten dann folgende Konstitution:



Zweibasische Hämatinsäure



Dreibasische Hämatinsäure



Äthyltrikarballylsäure.

Bei der Bildung des Meso- bzw. Hämatoporphyrins würden zwei Moleküle Hämapyrrol zusammenreten. Im Hämin würden wiederum zwei Moleküle Hämatoporphyrin durch ein Atom Eisen miteinander verbunden sein.

Das Hämatoporphyrin unterscheidet sich nur wenig von einem Chlorophyllderivat, dem von SCHUNK und MARCHLEWSKI dargestellten Phylloporphyrin, $C_{10}H_{18}ON_2$. Diese Tatsache, welche eine nahe Übereinstimmung zwischen den beiden wichtigsten Farbstoffen der Pflanzen und der Tiere andeutete, veranlaßte NENCKI und MARCHLEWSKI zu prüfen, ob nicht aus beiden genau identische Produkte erhalten werden könnten, und es gelang ihnen auch, aus dem Chlorophyll das Hämapyrrol darzustellen. Angesichts der Bedeutung des Pyrrols im Molekül der beiden Farbstoffe können wir also schließen, daß alle beide in der Tat sehr nahe verwandt sein müssen.

b. Die farblosen Blutkörperchen.

Diese sind farblose kernhaltige Zellen, welche, wie schon erwähnt, ganz wie die frei lebenden Amöben durch Entsenden von Scheinfüßen selbständig von einem Ort zum anderen wandeln können. Gerade wegen dieser Eigenschaft spielen sie aller Wahrscheinlichkeit nach bei vielerlei Prozessen im Körper eine sehr wichtige Rolle, die uns jedoch zur Zeit noch lange nicht in genügendem Maße bekannt ist. Ihre Tätigkeit ist vom Nervensystem ganz unabhängig und wird, zum großen Teil wenigstens, durch die chemotaktischen Einwirkungen geregelt (vgl. S. 63). Ihre Aufgabe ist, so wie die Erfahrung sie bis jetzt festgestellt hat, den Transport verschiedener Substanzen innerhalb des Körpers zu besorgen und fremde Körper zu zerstören oder auszutreiben.



Figur 47. Häminkristalle, nach Preyer.

Die Zahl der farblosen Blutkörperchen zeigt unter normalen Verhältnissen nicht unerhebliche Schwankungen, welche zum Teil wenigstens davon bedingt sind, daß sie in geringerer oder größerer Menge in die Blutbahn eintreten oder dieselbe verlassen. (Über die bei der Verdauung auftretende Vermehrung der farblosen Blutkörperchen vgl. Kap. VIII.)

Beim Erwachsenen beträgt ihre Zahl durchschnittlich 8000—9000 pro kmm, d. h. auf ein farbloses Blutkörperchen kommen 500—600 rote. Beim Neugeborenen sind die Leukocyten viel zahlreicher und betragen durchschnittlich etwa 18000 pro kmm.

Die farblosen Blutkörperchen werden im extrauterinen Leben hauptsächlich in der Milz und in den Lymphdrüsen gebildet; aus diesen treten mononukleäre Zellen aus (Lymphocyten), welche sich dann in der Blutbahn in mehrkernige Zellen verwandeln. Übrigens zeigen diese verschiedene Formen und werden nach ihrem Aussehen und ihrer Färbbarkeit in mehrere Gruppen geteilt (vgl. in dieser Hinsicht die histologischen Lehrbücher).

c. Die Blutplättchen.

Von HAYEM (1877) entdeckt und von BIZZOZERO und LAKER im strömenden Blute nachgewiesen, stellen die Blutplättchen kuglige bis ellipsoide Gestalten dar, welche Ausläufer von verschiedener Zahl und Länge nach allen Seiten entsenden, die aus derselben mattglänzenden Substanz wie der Leib bestehen. Nach Untersuchungen von DEETJEN, DEKHUYZEN und anderen besitzen sie den vollen Wert von Zellen, bestehen aus Kern und Protoplasma und sind amöboider Bewegung fähig. Ihre Größe variiert zwischen 0.0005 und 0.0055 mm. Ihre Zahl beträgt nach BRODIE und RUSSEL etwa 635 000 in 1 kmm Blut. Hinsichtlich ihrer chemischen Zusammensetzung ist besonders hervorzuheben, daß sie einen mit Eiweiß gepaarten Nucleinkörper enthalten. Betreffend ihre physiologische Aufgabe wird von einigen Autoren angenommen, daß sie bei der Gerinnung des Blutes eine wesentliche Rolle spielen. Über ihre Herkunft können wir vorläufig nur Vermutungen aussprechen.

§ 3. Das Blutplasma.

Wie schon erwähnt, gerinnt das Blut wenige Minuten, nachdem es den Körper verlassen hat, und bevor noch eine Trennung des Plasmas von den Blutkörperchen hat stattfinden können. Man kann jedoch den Eintritt der Gerinnung verzögern, wenn man das Blut bis gegen 0° C. abkühlt. Wegen ihrer Schwere senken sich dann die Blutkörperchen, und es gelingt besonders gut beim Pferdeblut, hierdurch ein von Blutkörperchen freies Plasma zur Untersuchung zu bekommen.

Die meisten Untersuchungen über die Blutflüssigkeit beziehen sich indessen auf das Serum, welches sich vom Plasma vor allem dadurch unterscheidet, daß es kein Fibrinogen und weniger Aschebestandteile enthält, weil das Fibrin bei seiner Gerinnung etwas von diesen mechanisch mitreißt oder chemisch bindet.

a. Die chemische Zusammensetzung des Plasmas.

Das Plasma bzw. Serum ist eine klare, schwach gelbe Flüssigkeit von etwa 1.028 spezifischem Gewicht. Die spezifische Wärme des Serums ist 0.9401, also größer als die des Gesamtblutes.

Das Plasma enthält nebst Wasser vor allem Eiweißstoffe verschiedener Art sowie mineralische Bestandteile. Die osmotische Spannung des Plasmas ist beim Menschenblut etwa derjenigen einer 0.9 prozentigen NaCl-Lösung gleich und wird vor allem durch dessen mineralische Bestandteile bedingt. Indes scheinen auch die Eiweißkörper in einem, wenn auch verhältnismäßig geringen Grade hierbei beteiligt zu sein.

Die mineralischen Bestandteile sind im Serum zu etwa 75 Proz. in ihren Ionen gespalten (BUGARSKY und TANGL); im Gesamtblut beträgt die elektrolytische Dissoziation nur etwa 40 Proz. (OKER-BLOM).

Die elektrische Leitfähigkeit des Gesamtblutes ist geringer als die des Serums, weil sie von der Gegenwart der Blutkörperchen beeinträchtigt ist, wie überhaupt die Leitfähigkeit einer Lösung durch nichtleitende suspendierte Körperchen herabgesetzt wird (BUGARSKY und TANGL, OKER-BLOM u. a.).

Die mineralischen Stoffe im Serum unterscheiden sich wesentlich von denjenigen in den Blutkörperchen, und zwar finden sich im Serum vorzugsweise Natriumsalze, in den Blutkörperchen dagegen Kaliumsalze. Unter den Natriumverbindungen kommt das Kochsalz in der größten Menge vor (etwa 0.6 Prozent).

Außerdem hat man im Serum verschiedene andere anorganische Substanzen gefunden. In Summa betragen die mineralischen Stoffe im Serum des Menschenblutes etwa 8.5 pro Mille (vgl. die Analysen S. 194).

Die organischen Substanzen im Serum betragen etwa 10 mal so viel, nämlich 77—90 pro Mille. Unter diesen sind die Eiweißkörper die wichtigsten und machen den bei weitem größten Teil derselben (etwa $\frac{9}{10}$) aus. Die Eiweißkörper des Blutplasmas sind vor allem das Fibrinogen, das Serunglobulin und das Serumalbumin. Die beiden letzteren dürften indes keine einheitlichen Substanzen darstellen, denn vielfache Untersuchungen aus der letzten Zeit haben ergeben, daß, nach dem Verhalten beim Ausfällen zu urteilen, wenigstens zwei, wahrscheinlich noch mehrere Globuline (Euglobulin, Pseudoglobulin) im Blute vorhanden sind (vgl. S. 87), sowie daß, nach den Ergebnissen der fraktionierten Wärmeoagulation, auch das Serumalbumin ein Gemenge verschiedener Eiweißstoffe ist.

Ferner scheint es, als ob das Serumalbumin in Serunglobulin verwandelt werden könnte, wenigstens erhielt MOLL durch Einwirkung von Alkali und Wärme auf das krystallisierte Serumalbumin in erster Linie Pseudoglobulin und aus diesem Euglobulin.

Das Verhältnis Globulin:Albumin variiert vielfach sowohl von der einen Tierart zur anderen, als auch von dem einen Individuum zum anderen sowie bei einem und demselben Individuum. Wenn die Menge des Serunglobulins gleich 1 gesetzt wird, so beträgt die Menge des Serumalbumins beim Kaninchen 2.50, beim Menschen 1.51, beim Hund 1.50, beim Schweine 1.49, beim Schaf 1.28, beim Rind 0.85 und beim Pferde 0.58 (LEWINSKI). Nach JOACHIM variiert die Verhältniszahl Globulin:Albumin beim Menschen zwischen 30:70 und 47:53. Nach BAUMANN nimmt nach einer Blutentziehung die Menge des Serumalbumins auf Kosten des Serunglobulins zu. In folgender Tabelle sind nach LEWINSKI einige Angaben über die Verteilung der verschiedenen Eiweißstoffe in 100 Teilen Plasma zusammengestellt.

	Albumin	Globulin	Fibrinogen	Gesamtalbumin
Mann	4.5	2.7	0.4	7.6
Mann	3.3	3.8	0.5	7.6
Frau	4.0	2.4	0.3	6.7

Im Blute finden sich außerdem Fette (und Fettsäurecholesterinester, in der Regel aber kein Cholesterin; HÜRTHLE), Glycerin und Kohlehydrate (Zucker, wahrscheinlich zum größten Teil in Verbindung mit dem Lecithin, Jecorin; JACOBSEN, HENRIQUES, BING), ferner Substanzen, welche bei der Tätigkeit der Gewebe gebildet werden und entweder vom Körper abzugebende Zersetzungsprodukte darstellen, wie Harnstoff, Harnsäure, Kreatin, Karbaminsäure, Paramilchsäure, Hippursäure usw., oder auch für die Leistungen verschiedener Organe von maßgebender Bedeutung sind

(innere Sekrete, vgl. Kap. XI), kurz alles, was die Gewebe für ihre Tätigkeit nötig haben und die meisten der bei dieser Tätigkeit entstandenen Produkte.

Diese Substanzen kommen (immer mit Ausnahme der Eiweißkörper) in sehr geringen Mengen im Blute vor. Beim nüchternen Tier findet sich im Serum 1—7 $\frac{0}{100}$ Fett, während der Verdauung steigt der Fettgehalt viel höher. Auch beim Hunger (nach 120 Stunden dauernder Nahrungsentziehung) ist der Fettgehalt des Blutes größer als im nüchternen Zustand (12 Stunden nach der letzten Mahlzeit), was wohl mit der zur Deckung des Nahrungsbedarfes stattfindenden Wanderung des Körperfettes zusammenhängt (SCHULZ). Der Zuckergehalt des Serums beträgt in gesundem Zustande etwa 1—1.5 $\frac{0}{100}$, kann aber bei sehr reichlicher Zugabe von Kohlehydraten auf 3 $\frac{0}{100}$ und höher ansteigen. Das Maximum des Harnstoffgehaltes ist etwa 1 $\frac{0}{100}$ usw. Diese geringen Mengen erscheinen beim ersten Anblick befremdend; sie werden aber begreiflich, wenn wir bedenken, daß sich das Blut in einer ununterbrochenen Bewegung befindet und seine Abgaben von Fett und Kohlehydraten an die Gewebe aus den großen Vorräten des Körpers immer wieder aufs neue ersetzt. In derselben Weise nimmt es die Zersetzungsprodukte von den Geweben auf und gibt sie in den Exkretionsorganen unaufhörlich ab, so daß es unter normalen Verhältnissen immer nur eine sehr geringe Menge von diesen enthält.

Auch hat man im Blute verschiedene Enzyme nachgewiesen. So findet sich dort nach MICHAËLIS und COHNSTEIN ein Enzym, welches in Gegenwart von roten Blutkörperchen und bei Sauerstoffzufuhr Fette zerstört (lipolytisches Enzym). ARTHUS hat ein Enzym gefunden, welches das Monobutyryn in Glycerin und Buttersäure spaltet; ein Enzym, welches das Neutralfett spalten würde, ist dagegen nicht sicher nachgewiesen worden. Ferner soll ein diastatisches Enzym, welches Stärke in Maltose, ein letztere in Dextrose verwandelndes Enzym sowie auch ein Enzym, durch welches Zucker zerstört wird (glykolytisches Enzym) dort vorhanden sein. HEDIN erwähnt ein schwach wirksames Enzym, welches Eiweißstoffe in alkalischem Medium verdaut.

Ebenso finden sich im Blute Substanzen, welche den körpereigenen Enzymen entgegenwirken, also Antienzyme darstellen und eine anti-peptische, antitryptische, antichymotische Wirkung entfalten.

Erst durch fortgesetzte Untersuchungen kann das normale Vorhandensein und der Ursprung dieser und anderer Enzyme und Antienzyme einwandfrei festgestellt und ihre physiologische Bedeutung richtig gewürdigt werden.

Das Serum besitzt ferner gewisse Substanzen, welche die Fähigkeit haben, Bakterien und überhaupt fremde Zellen zu töten. Das Blutserum einer Tierspezies zerstört die Blutkörperchen fremder Arten, wenn sie nicht sehr nahe verwandt sind, woraus sich die schädlichen Wirkungen bei Transfusion fremden Blutes, zum Teil wenigstens, erklären lassen. Diese globulicide sowie die baktericide Fähigkeit des Blutes ist bei verschiedenen Tiergattungen eine sehr verschiedene. So ist das Serum des Pferdeblutes nur sehr wenig giftig und wird in recht großen Dosen vertragen. Das Serum des Menschenblutes übt auf die Typhoid- und Cholerabakterien eine kräftige Wirkung aus, während es auf die eiter-

bildenden Staphylokokken schwächer und auf die Streptokokken, die Diphtherie- und Milzbrandbazillen gar nicht einwirkt. Auf der anderen Seite tötet das Serum des Kaninchenblutes sowohl die Bakterien des Milzbrandes als die der Typhoidfieber, ist aber für die eiterbildenden Staphylokokken unschädlich, usw.

Man weiß schon längst, daß viele Krankheiten, nachdem sie überstanden sind, dem Individuum als Nachwirkung Immunität, Unempfänglichkeit, gegen die betreffende Krankheit hinterlassen. Es hat sich nun gezeigt (BEHRING und KITASATO 1890), daß das Blut bezw. das Serum eines Individuums, das in dieser Weise gegen eine Infektionskrankheit immun ist, die Eigenschaft hat, die Immunität auf ein anderes für die betreffende Krankheit empfängliches Individuum zu übertragen, wenn es in genügender Menge an diesem injiziert wird. Das Blut bezw. Serum erhält also als Nachwirkung der überstandenen Krankheit neue Eigenschaften, die es vorher nicht besaß.

Diese Erfahrungen stellen den Ausgangspunkt zahlreicher Untersuchungen über die vielfachen Veränderungen dar, welche nach Einverleiben verschiedener Substanzen im Blute erscheinen. Im allgemeinen kann man sagen, daß, wenn eine körperfremde Substanz gewisser Art, wie die von den Bakterien gebildeten Toxine, fremdes Blut, verschiedene Eiweißkörper, fein zerriebene Organe, subkutan, intraperitoneal oder intravenös einem Tiere beigebracht werden, das Blut dieses Tieres in der Regel die Fähigkeit erlangt, die entsprechenden Substanzen in irgend einer Weise zu verändern und also ihre Wirkung aufzuheben. Je nach der Beschaffenheit der verwendeten Substanz sind die im Blute also auftretenden Veränderungen verschiedenartig, indem hierbei spezifische Antikörper jetzt im Blute zu finden sind.

Wenn ein Bakterientoxin in das Blut eingespritzt wird, so entsteht im letzteren ein gerade für dieses Toxin spezifisches Antitoxin, welches die Wirkung des ersteren wahrscheinlich durch eine Art von Neutralisation aufzuheben vermag. Verschiedene Toxine besitzen ein elektives Vermögen für verschiedene Körperzellen: gerade die Zellen, welche von einem bestimmten Toxin angegriffen werden, scheinen bei der Antitoxinbildung die allerwichtigsten zu sein. Durch eine Art von innerer Sekretion geben sie das Antitoxin an das Blut ab, und zwar in so reichlicher Menge, daß dieses, wie z. B. das Diphtherieheilserum als Heilmittel bei anderen Tieren benutzt werden kann.

Das Vermögen des Blutes, Blutkörperchen, Bakterien und überhaupt fremde Zellen zu zerstören, kann ganz wie seine antitoxischen Eigenschaften durch Zufuhr der betreffenden Substanzen in die Höhe getrieben werden, und auch hier haben wir uns vorzustellen, daß unter der Einwirkung der fremden Zellen die Körperzellen und wahrscheinlich in erster Linie gewisse Leukocyten die Bildungsstätten der Antikörper darstellen. Ganz wie das antitoxische Serum kann das cytolytische auch außerhalb des Körpers seine spezifischen Wirkungen ausüben, woraus folgt, daß dieselben nicht an die geformten Blutbestandteile und überhaupt nicht an die lebende Substanz gebunden sind.

Wenn Serum von einem vor Typhus immunisierten Tiere mit einer Kultur von Typhusbazillen gemischt wird, so werden letztere aneinander geklebt, agglutiniert. Im Blute des Tieres hat sich also eine Substanz gebildet, welche diese Wirkung entfaltet. Denselben Einfluß kann man auch an den Blutkörpern beobachten: wenn ein Tier mit fremdem Blut behandelt worden ist, so bewirkt sein eigenes Serum, dem betreffenden Blute zugesetzt, eine ganz ähnliche Agglutination von dessen Blutkörperchen.

Nach intraperitonealer Injektion von Kuhmilch erlangt das Serum des Versuchstieres das Vermögen, in Kuhmilch einen Niederschlag hervorzurufen; im Blute hat sich also ein Präcipitin gebildet. Durch Injektion verschiedener Blutarten oder Eiweißlösungen bekommt man verschiedene Präcipitine, welche im großen und ganzen spezifisch sind, indem sie vor allem in Lösungen der betreffenden Substanzen den charakteristischen Niederschlag bewirken. Doch ist diese Spezificität bei weitem keine absolute.

Wenn ich nur noch hinzufüge, daß man durch Injektion eines agglutinierenden Serums an einem Tiere eine antiagglutinierende Wirkung, nach Injektion eines präcipitierenden Serums ein Antipräcipitin, nach Injektion eines cytolytischen Serums eine antilytische Wirkung erhalten kann, so dürfte ohne weitere Erörterungen folgen, daß im Blute außerordentlich wichtige und mannigfache Veränderungen unter dem Einfluß verschiedener chemischer Einwirkungen stattfinden können.

Zum Teil sind diese Veränderungen von der durch den Eingriff hervorgerufenen Tätigkeit verschiedener Körperzellen, zum Teil und in vielen Fällen wohl hauptsächlich von gewissen Leukocyten hervorgerufen.

Es kann kein Zweifel darüber walten, daß alle diese Veränderungen Schutzmittel des Körpers gegen schädliche Einflüsse darstellen. Vor allem ist dies hinsichtlich der Antitoxine, der Bakteriolytine und der Agglutinine der Fall.

So klar liegt die Sache allerdings nicht bei den übrigen Lysinen und bei den Präcipitinen, es ist indes von vornherein äußerst wahrscheinlich, daß auch diese eine bestimmte Aufgabe haben. Man könnte sich zwar denken, daß die Präcipitinwirkung nur eine Teilerscheinung der Wirkung der anderen Stoffe darstellte und also nicht von einer besonderen Substanz bedingt wäre. Dem scheint aber nicht so zu sein, denn dann wäre ein bestimmter Parallelismus zwischen diesen Wirkungen zu erwarten, was jedoch nicht von der Erfahrung bestätigt wird.

Es ist noch niemand gelungen, die hier besprochenen Substanzen zu isolieren. Durch fraktionierte Fällung der Eiweißstoffe des Blutes hat man indes festgestellt, daß sich dieselben ebenso wie die Antienzyme (vgl. oben) in den Globulinniederschlägen vorfinden. Ob sie wirkliche Eiweißkörper sind oder an solchen nur anhaften, darüber können wir noch nichts Bestimmtes sagen, und die Ansichten der Autoren sind daher auch sehr verschieden.

Ich muß mich hier auf diese allgemeinen Betrachtungen beschränken. Da die betreffenden Tatsachen vor allem für die Pathologie eine außerordentlich große Bedeutung haben, werden sie in den Handbüchern der Pathologie und Bakteriologie im gebührenden Umfange behandelt. Auch muß ich auf eine Darstellung der theoretischen Anschauungen, welche zur Deutung der hierhergehörigen Erscheinungen aufgestellt wurden, verzichten, da eine Erörterung derselben einen viel zu großen Raum in Anspruch nehmen würde. Ich will es indes nicht unterlassen, auf die Seitenkettentheorie von EHRLICH aufmerksam zu machen, da dieselbe in einem sehr hohen Grade anregend gewirkt hat und die mannigfachen Erscheinungen, welche auf diesem Gebiete uns begegnen und hier nur ganz schwach angedeutet worden sind, mit großem Erfolg unter einem allgemeinen Gesichtspunkte zusammengefaßt hat.

Da die chemischen Vorgänge in den verschiedenen Organen des Körpers in vielen Beziehungen sehr verschieden sind, muß das in die Venen zurückströmende Blut eine mehr oder weniger verschiedene Beschaffenheit haben, je nachdem es aus dem einen oder anderen Organ stammt. Die Analyse dieser verschiedenen Blutarten wird also geeignet sein, einmal sehr wertvolle Aufschlüsse über die in den betreffenden Organen stattfindenden chemischen Umsetzungen zu geben. Bis jetzt sind aber unsere hierher gehörigen Kenntnisse äußerst dürftig; dieselben können hier nicht näher besprochen werden.

Das aus den verschiedenen Körperteilen stammende Blut sammelt sich endlich in den beiden Hohlvenen und wird von diesen in das rechte Herz entleert, wo die verschiedenen, in den Venen noch nicht vollständig gemischten Blutarten miteinander gemischt werden, so daß das aus der linken Kammer nach allen Teilen des Körpers hinströmende Blut in der Tat eine ganz homogene Mischung darstellt.

b. Die Gerinnung des Blutes.

Wenn Blut aus einer geöffneten Arterie in einer gesättigten Magnesiumsulphatlösung aufgefangen wird, so kann es tagelang aufbewahrt werden, ohne zu gerinnen. Man kann durch Filtrieren oder Centrifugieren oder Stehenlassen die Blutkörperchen aus diesem Blute entfernen und bekommt in dieser Weise eine Flüssigkeit, die als Salzplasma bezeichnet wird (ALEXANDER SCHMIDT).

Aus dem Salzplasma erhält man durch Ausfällung mit dem gleichen Volumen einer gesättigten NaCl-Lösung einen Eiweißkörper, das Fibrinogen, welches durch verschiedene Prozesse weiter gereinigt werden kann. Das Fibrinogen ist in verdünnter Kochsalzlösung löslich, und seine Lösung hält sich bei Zimmertemperatur bis zur beginnenden Fäulnis, ohne eine Spur von Gerinnung zu zeigen. Wird aber zu einer solchen Lösung etwas Blut oder Blutserum hinzugefügt, so tritt mehr oder weniger rasch eine Fibrinbildung ein. Dieselbe Wirkung übt auch ein mit Wasser ausgewaschenes und vom Blutfarbstoff gereinigtes Blutgerinnsel. Ein solches enthält Fibrin und Reste von farblosen Blutkörperchen, und man ist vielfach zu der Annahme geneigt, daß diejenige Substanz, welche einer Fibrinogenlösung zugesetzt werden muß, damit sie gerinnt, und die als Fibrinenzym oder Thrombin (A. SCHMIDT) bezeichnet wird, gerade aus den farblosen Blutkörperchen stammt.

Daß diese dabei nicht selber zugrunde gehen müssen, scheint nach mehreren Erfahrungen hervorzugehen, und ARTHUS hat daher die Anschauung ausgesprochen, daß die Leukocyten durch einen sekretorischen Prozeß das Fibrinenzym abgeben.

Ohne Anwesenheit eines löslichen Kalksalzes kann, wie ARTHUS zuerst nachgewiesen hat, keine Gerinnung stattfinden, was wahrscheinlich davon bedingt ist, daß das Fibrinenzym nicht als solches, sondern in Form eines Vorstadiums, Zymogens, im Blute vorkommt und nur bei Gegenwart von Ca-Salzen aktiviert wird (HAMMARSTEN, PEKELHARING). Für die Fällung des Fibrins scheint das Calcium dagegen nicht notwendig zu sein, denn bei Gegenwart von Thrombin gerinnt eine Fibrinogenlösung, auch wenn die Kalksalze durch ein Oxalat entfernt sind.

Die Gerinnung des Blutes wird durch Zufügung von Extrakten aus allen möglichen Organen und sogar durch die bloße Berührung mit der Wunde erheblich beschleunigt. Grund dessen hat man angenommen, daß die darin enthaltenen Nukleoproteide Vorstufen

des Thrombins darstellen würden. Dem gegenüber wird aber von ARTHUS, MORAWITZ und anderen bemerkt, daß sie nur die Bildung des Enzyms beschleunigen und daß sich eine Vorstufe des letzteren ausschließlich im Blute vorfindet.

Nach MORAWITZ würden die Organextrakte die Bildung des Proenzym aus einem Vorstadium, dem Thrombogen, bewirken, wonach unter Einwirkung der Ca-Ionen aus dem Proenzym das Thrombin entstehen würde.

Die Bildung des Thrombins wird durch Fluornatrium (0.3 Proz.) sogleich aufgehoben, und man kann daher durch Zusatz dieses Salzes zum gelassenen Blute den zeitlichen Verlauf der Thrombinbildung näher verfolgen. Dabei hat es sich herausgestellt, daß das Blut, im Augenblicke wo es aus dem Gefäß herausfließt, gar kein Thrombin enthält, daß die Thrombinmenge im Anfang nur ganz langsam zunimmt, um kurz vor der Gerinnung eine schnelle Zunahme zu erfahren. Auch nach stattgefundener Gerinnung wird noch eine Zeit lang Thrombin gebildet (ARTHUS).

Wenn Blutserum an der Luft steht, so nimmt sein Enzymgehalt allmählich ab und verschwindet nach etwa sechs Tagen gänzlich. In diesem Falle kann durch Zufuhr von Calciumsalzen keine Enzymbildung mehr erhalten werden. Dagegen vermag man durch Säuren, Alkalien, Alkohol usw. ein wirksames Fibrinenzym nachzuweisen; es findet sich also auch in diesem Falle im Serum ein Körper vor, aus welchem aktives Fibrinenzym entstehen kann. Dieser Körper wird im normalen Plasma vermißt und scheint erst während der Gerinnung zu entstehen. Nach FULD und MORAWITZ ist es wahrscheinlich, daß derselbe Thrombin ist, welches in einen inaktiven Zustand übergegangen ist.

Die durch Enzyme bewirkten Umsetzungen scheinen im allgemeinen derart zu verlaufen, daß die betreffende Substanz unter Wasseraufnahme in zwei neue Substanzen gespalten wird. Dasselbe ist auch wahrscheinlich bei der Fibrinbildung der Fall, und zwar spaltet sich das Fibrinogen in das unlösliche Fibrin, welches die Hauptmasse darstellt, und das Fibrinoglobulin, welches in der Lösung bleibt und nur in geringer Menge gebildet wird (HAMMARSTEN).

Die überaus zahlreichen Schwierigkeiten, welche uns die Fibringerinnung darbietet, und die wir nur ganz oberflächlich haben erörtern können, werden noch dadurch vermehrt, daß wir uns fragen müssen, warum das Blut in den Gefäßen nicht gerinnt.

Daß die stetige Bewegung dies nicht bewirkt, wird dadurch bewiesen, daß das Blut außerhalb des Körpers schneller als sonst gerinnt, wenn es geschlagen wird. Die Abkühlung des Blutes kann nicht herbeigezogen werden, denn gerade durch starke Abkühlung ist es möglich, die Gerinnung für eine längere Zeit aufzuheben. Auch die Berührung mit der Luft kann hier nicht in Betracht gezogen werden, denn die Gerinnung tritt ganz in der gewöhnlichen Weise auf, wenn das Blut unter Luftabschluß aufgefangen wird.

Dagegen bleibt die Gerinnung aus, wenn man das Blut durch eine gefettete Kanüle unter Öl oder in einem mit Fett überzogenen Gefäß auffängt; ja es kann nun, ohne zu gerinnen, mit einem gefetteten Stabe geschlagen werden. Die Gerinnung erfolgt aber sogleich,

wenn man es mit einem nicht gefetteten Glasstab schlägt, oder wenn man kleine feste Körperchen in dasselbe hineintut, usw. (FREUND).

Die Ursache, warum die Gerinnung in dem soeben besprochenen Falle ausbleibt, liegt ohne Zweifel darin, daß das Blut vor der Berührung mit der Wand des Gefäßes durch das Öl geschützt wird. In entsprechender Weise hat man das Ausbleiben der Gerinnung im Körper erklären wollen, indem man annimmt, daß die für die Gerinnung notwendige Adhäsion des Blutes an der Gefäßwand bei gesunden Gefäßen fehlt. Wenn die Gefäßintima aber in irgend einer Weise krankhaft verändert wird und dadurch eine innigere Adhäsion zustande kommt, so tritt die Gerinnung intravaskular ein. Gegen diese Auffassung läßt sich indes einwenden, daß immer eine vollkommene Benetzung zwischen Blut und Innenwand der Blutgefäße stattfindet (B. LEWY).

Sehr schöne Beispiele von der gerinnungshemmenden Eigenschaft der Gefäßwand finden wir darin, daß das Blut in einer an zwei Stellen gebundenen Vene lange Zeit flüssig bleibt (HEWSON), sowie darin, daß ein mit Blut gefülltes Schildkrötenherz bei niedriger Temperatur tagelang arbeitet, ohne daß das Blut gerinnt (BRÜCKE).

Welcher Art die durch eine raue Oberfläche und die Adhäsion des Blutes an derselben bewirkten Veränderungen eigentlich sind, darüber gehen die Ansichten beträchtlich auseinander, und wir können zur Zeit darüber keine bestimmte Anschauung entwickeln. Da man in dem Blute auch Substanzen gefunden hat, welche eine gerinnungshemmende Wirkung ausüben, ist es wenigstens denkbar, daß im Leben und bei unversehrter Gefäßwand die gerinnungserregenden und -hemmenden Körper einander neutralisieren, während im gelassenen Blute erstere überwiegen und also die Gerinnung hervorrufen.

Im lebenden Körper kann die Gerinnbarkeit des Blutes durch intravaskuläre Injektion von Albumosen (SCHMIDT-MÜHLHEIM, FANO), oder von Extrakt des Blutegels (HAYCRAFT) aufgehoben werden. — Wenn das Blut von der Leber und den Därmen abgesperrt wird und also nur durch die Extremitäten, den Kopf und die Lungen zirkuliert, so verliert es ebenfalls seine Gerinnungsfähigkeit.

Die Gerinnung des Blutes hat als Schutzmittel für den Körper eine außerordentlich große Bedeutung, indem dadurch die Blutung aus verletzten Gefäßen nicht allzu großen Kalibers schnell gestillt wird. Würde das Blut nicht gerinnen, so hätte jede kleine Verletzung große Blutverluste zur Folge. Bei Verletzung größerer Gefäße genügt die Gerinnung aber nicht, denn hier strömt das Blut in so großer Menge und mit so großer Geschwindigkeit hervor, daß das zuerst ausfließende Blut nicht Zeit hat zu gerinnen, bevor neues Blut nachströmt. Und wenn auch eine Gerinnung in der Wunde stattfinden sollte, so würde das Gerinnsel doch nicht fest genug sein, um dem mit großer Kraft ausströmenden Blut den notwendigen Widerstand zu leisten.

§ 4. Die quantitative Zusammensetzung des Blutes.

Folgende Tabelle enthält nach ABDERHALDEN eine Übersicht über die quantitative Zusammensetzung des Blutes bei einigen Säugetieren.

1000 Gewichtsteile des defibrinierten Blutes enthalten beim

	Schwein		Rind		Pferd	
	435.09 Körperchen	564.91 Serum	325.5 Körperchen	674.5 Serum	397.7 Körperchen	602.3 Serum
Wasser	272.20	518.36	192.65	616.25	243.87	551.14
Feste Stoffe	162.89	46.54	132.85	58.249	153.84	51.15
Hämoglobin	142.2	—	103.10	—	125.8	—
Eiweiß	8.35	38.26	20.89	48.901	20.05	42.65
Zucker	—	0.684	—	0.708	—	0.90
Cholesterin	0.213	0.231	1.100	0.835	0.26	0.31
Lecithin	1.504	0.805	1.220	1.129	1.93	1.05
Fett	—	1.104	—	0.625	—	0.50
Pettsäuren	0.027	0.448	—	—	0.02	0.36
Phosphorsäure als Nu- klein	0.0455	0.0123	0.0178	0.0089	0.05	0.01
Natron	—	2.401	0.7266	2.9084	—	2.62
Kali	2.157	0.152	0.2351	0.1719	1.32	0.15
Eisenoxyd	0.696	—	0.544	—	0.59	—
Kalk	—	0.0689	—	0.0805	—	0.07
Magnesia	0.0656	0.0233	0.0056	0.0300	0.04	0.03
Chlor	0.642	2.048	0.5901	2.4889	0.18	2.20
Phosphorsäure	0.8956	0.1114	0.2392	0.1646	0.98	0.15
Anorg. Phosphorsäure .	0.7191	0.0296	0.1140	0.0571	0.76	0.05

Literatur. L. ASCHOFF, Ehrlichs Seitenkettentheorie und ihre Anwendung auf die künstlichen Immunisierungsprozesse. Jena 1902. — R. v. LIMBECK, Klinische Pathologie des Blutes. Jena 1896. — A. SCHMIDT, Zur Blutlehre. Leipzig 1892. — Weitere Beiträge zur Blutlehre. Wiesbaden 1895. — Die Lehrbücher der physiologischen Chemie.

SECHSTES KAPITEL.

Der Kreislauf des Blutes.

Wenn das Blut in einem Gefäßgebiete stillstehen bliebe, so würde es teils an Nahrungsstoffen, vor allem an Sauerstoff arm, teils mit Produkten der Gewebstätigkeit überladen werden und also seine physiologische Aufgabe nicht erfüllen können. Dies wird aber dadurch vermieden, daß es sich in stetiger Bewegung befindet und während derselben in verschiedenen Körperteilen seinen Vorrat an Nahrungsstoffen ergänzt, sowie die für den Körper unnützen oder schädlichen Produkte abgibt.

Diese stetige Bewegung wird durch die Herztätigkeit unterhalten. Das Herz stellt den Motor dar, welcher das Blut durch die Blutgefäße

treibt. Diese verhalten sich aber hierbei nicht passiv, sondern sind durch verschiedene Einrichtungen bei der Verteilung des Blutes im Körper auch aktiv beteiligt.

Erster Abschnitt.

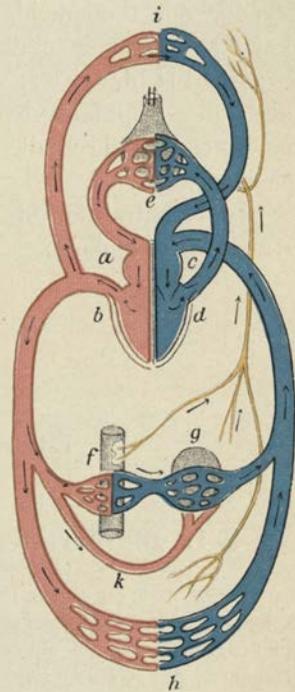
Allgemeine Übersicht der Blutbewegung.

Durch eine von oben nach unten gehende Scheidewand ist das Herz der warmblütigen Tiere in zwei voneinander völlig getrennte Abteilungen, eine rechte und eine linke geteilt (VESALIUS, 1542). Jede Abteilung besteht aus zwei untereinander kommunizierenden Höhlen, einer oberen, dem Vorhof, und einer unteren, der Kammer. Die Öffnung zwischen Vorhof und Kammer kann in den beiden Herzhälften durch Klappen geschlossen werden.

Sowohl von den Vorhöfen als von den Kammern gehen Blutgefäße aus. In den Blutgefäßen, welche von den Kammern austreten, strömt das Blut vom Herzen aus; sie heißen Arterien. Die mit den Vorhöfen kommunizierenden Gefäße führen das Blut zum Herzen und heißen Venen.

Die Arterien kommunizieren durch die Kapillaren mit den Venen, und solcherart bilden das Herz und die Gefäße ein einziges zusammenhängendes, nach außen abgeschlossenes Röhrensystem.

In diesem System bewegt sich das Blut, wie zuerst von W. HARVEY (1628) festgestellt wurde, in folgender Weise (Fig. 48). Das Blut, welches durch die zwei Hohlvenen in den rechten Vorhof einströmt, wird von diesem in die rechte Kammer getrieben. Durch die Zusammenziehung dieser Kammer wird das Blut in die aus derselben heraustretende Lungenarterie gepreßt und strömt nun durch die Lungengefäße und die Lungenvenen nach dem linken Vorhof. Dieser Teil des Kreislaufes heißt der kleine Kreislauf und wurde zuerst von SERVET (1553) und COLOMBO (1559) beschrieben. Vom linken Vorhof wird das Blut in die



Figur 48. Schema des Kreislaufes, von der Rückenseite betrachtet. *a*, linker Vorhof, *b*, linke Kammer; *c*, rechter Vorhof, *d*, rechte Kammer; *e*, Lungenkreislauf; *f*, Kapillaren des Darmes; *g*, Kapillaren der Leber; *h*, Kapillaren der unteren Extremitäten; *i*, Kapillaren des Kopfes und der oberen Extremitäten; *k*, Leberarterie. Rot: arterielles Blut führende Teile des Gefäßsystemes; blau: venöses Blut führende Teile des Gefäßsystemes; gelb: Lymphgefäße.

linke Kammer und von dieser weiter in die Aorta getrieben. Es strömt nun durch alle Verzweigungen der Aorta nach den Körperkapillaren, von diesen nach den Körpervenen und durch die Hohlvenen nach dem rechten Vorhof zurück. Dieser Teil des Kreislaufes, von der linken Herzkammer zum rechten Vorhof, heißt der große Kreislauf.

Bei den warmblütigen Tieren muß also die gesamte Blutmenge durch die Lungen strömen, um von der rechten Abteilung des Herzens zur linken zu gelangen. Während eines vollständigen Kreislaufes strömt daher das Blut durch zwei Kapillarsysteme, nämlich 1) durch die Kapillaren des großen Kreislaufes und 2) durch die Lungenkapillaren. Für das Blut, welches die Kapillaren des Magens, der Därme, des Pankreas und der Milz durchsetzt, kommt noch ein Kapillarsystem hinzu: dieses Blut strömt nämlich in der Pfortader nach der Leber hin; hier löst sich die Pfortader in ein neues Kapillarsystem auf, von welchem die Lebervenien entspringen, die das Blut zum Herzen leiten. Das nach den betreffenden Organen der Bauchhöhle strömende Blut hat also in dem großen Kreislaufe zwei Kapillarnetze zu durchlaufen. — Dasselbe ist übrigens auch mit dem Nierenblut der Fall, denn in der Niere selbst läuft das Blut erstens durch das Kapillarsystem, welches den malpighischen Gefäßknäuel bildet, und zweitens durch die Kapillarnetze, von welchen die Nierenkanäle umspinnen werden.

Die Kontraktion des Herzens wird als Systole, die Erschlaffung als Diastole bezeichnet.

Zweiter Abschnitt.

Die Bewegung des Herzens.

§ 1. Die Formveränderungen des Herzens bei der Systole.

Wenn man an einem lebendigen Säugetier die Herzbewegung näher studieren will, so hat man den Brustkasten weit zu öffnen, wobei die Blutungen durch Bindung der Gefäße gestillt werden müssen. Sobald die Brusthöhle geöffnet wird, fallen die Lungen zusammen, die Atmung hört auf, und das Tier stirbt an Erstickung. Um dies zu vermeiden, muß künstliche Atmung eingeleitet werden (vgl. S. 6).

Man sieht dann, nach Spaltung des Herzbeutels, wie die Herzkontraktion an den Mündungen der großen Venen, welche von zirkular verlaufenden Muskelfasern umgeben sind, anfängt und von hier aus auf die Vorhöfe fortschreitet. Beide Vorhöfe kontrahieren sich gleichzeitig, entleeren sich aber nicht vollständig. Nach beendigter Vorhofssystole beginnt die der Kammern, und zwar erfolgt auch bei diesen die Kontraktion gleichzeitig.

a. Bau der Kammerwand.

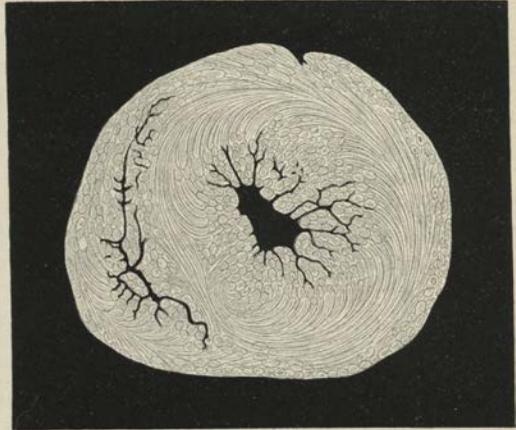
Die Anordnung der Muskelmassen, welche die Kammerwand bilden, ist eine sehr verwickelte. Jedes Stückchen Kammer, insofern es nur eine ganze Wanddicke darstellt, zeigt beim Zerklüften an der äußeren Fläche eine Faserung, welche mit der inneren Fläche in sich kreuzender Richtung geht; zwischen diesen beiden Faserungen liegen alle Übergänge einer Richtung in der anderen eingeschlossen, wobei jedoch zu bemerken ist, daß einzelne Übergangsstufen fehlen können, während die steile Kreuzung der Fasern der Grenzfläche vorhanden ist, sowie daß der Übergang von einer Richtung in die andere nicht immer bis zur Endstufe gelangt (LUDWIG).

Von den beiden Kammern besitzt die linke eine viel stärkere Muskulatur als die rechte, was mit der viel stärkeren von jener zu leistenden Arbeit zusammenhängt. Und in der Tat ist die Außenwand der rechten zum großen Teil aus Fasern gebildet, welche von der linken Kammer kommen. Die rechte Kammer stellt in der rechten Wand der linken Kammer gebildete Spalte dar.

Betreffend den Bau der Kammern sei noch folgendes bemerkt. Von den fibro-tendinösen Ringen an der Basis der linken Kammer und von der muskulösen Seite der Aortenwurzel gehen oberflächliche Muskelfasern ab, welche in schiefer Richtung nach der Spitze des Herzens laufen, hier zum größten Teil in den Wirbel der linken Kammer gehen und in das Innere der linken Kammer umbiegen, um sich entweder in den Papillarmuskeln und Sehnenfäden oder am Atrioventrikularring zu inserieren.

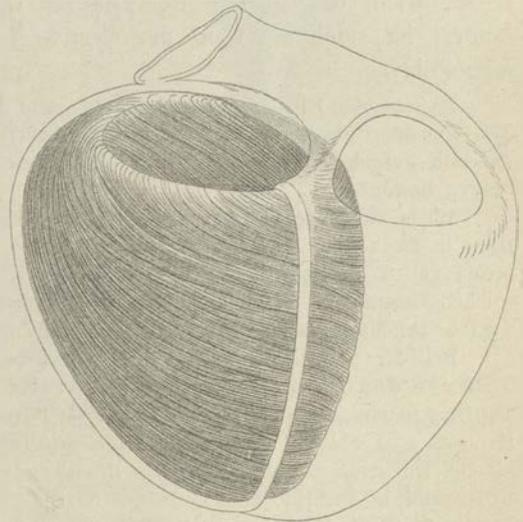
Diese beiden Lagen sind durch eine zwischenliegende Lage voneinander getrennt. Diese, die durch eine besondere Präpariermethode isoliert werden kann, hat die Gestalt eines Muskelkegels und hängt vielfach mit den Fasern der äußeren

und inneren Lage zusammen. Die Fasern dieses Mittelstückes stellen Schlingen dar, welche nach ihrem Ausgangspunkt zurückkehren, da sie nicht sehnig enden (Fig. 50).



Figur 49. Querschnitt durch ein vollkommen kontrahiertes menschliches Herz an der Grenze vom unteren und mittleren Drittel, nach Krehl.

Fasern gebildet, welche von der linken Kammer also, wie die Figur 49 zeigt, gewissermaßen eine



Figur 50. Die in sich zurückkehrende sehnlose Faserung der linken Herzkammer am menschlichen Herzen nach Entfernung der äußeren und inneren Muskellage. Die Form des Herzens ist schematisch angegeben. Nach Krehl.

Außer den jetzt besprochenen eigenen Fasern der linken Kammer kommen auch solche vor, welche beiden Kammern angehören.

An der rechten Kammer hat man einen Einströmungs- und einen Ausströmungsteil zu unterscheiden; ersterer hat die Form einer Tasche, an deren vorderes Ende der Ausströmungsteil sich ansetzt. Die Außenwand des taschenförmigen Teils besteht aus zwei Schichten, einer äußeren, kontinuierlichen, dünnen und einer inneren, netzförmig angeordneten, dickeren. Die innere Schicht der Außenwand wird fast ganz von kurzen Fasern gebildet, die ihrem Verlauf nach der Tasche allein angehören. Sie entspringen am oberen Rand der Scheidewand und wenden sich nach dem Lumen der rechten Kammer, durchziehen dieses in wechselnden Höhen und steigen in getrennten Balken teils als Trabekeln, teils als Papillarmuskeln an der Außenwand der Tasche in die Höhe, um sich entweder mittels Sehnenfäden am Segel oder mit mehr oder weniger kurzen Sehnen an den Atrioventrikularring anzusetzen.

Auch die Außenwand des Ausströmungsteils läßt zwei Schichten erkennen, eine innere längslaufende und eine äußere Ringschicht.

b. Die Formveränderungen des Herzens.

Während der Diastole ist die Form der Kammern beim ausgeschnittenen, blutleeren Herzen wesentlich von der Art bedingt, in welcher sie auf der Unterlage ruhen. Bei normaler Zirkulation wird ihre Form während der Diastole wesentlich vom Grade ihrer Anfüllung abhängig sein. Bei der Systole, wo das Herz, wie HARVEY sagte, alle seine Fasern spannt, haben die Kammern, gleichgültig ob leer oder gefüllt, eine vollständig bestimmte Form, die von der zufälligerweise vorhandenen diastolischen ganz unabhängig ist. Daraus folgt, daß das Herz, wenn es während der Diastole in einem seiner Durchmesser verlängert ist, sich während der Systole besonders in diesem verkürzt und umgekehrt.

Im lebenden Körper und bei uneröffnetem Brustkasten liegt das Herz, zum größten Teil von den Lungen bedeckt, in dem Herzbeutel eingeschlossen. Es ist an den großen Arterien aufgehängt und, soweit der Herzbeutel es erlaubt, nach verschiedenen Richtungen beweglich.

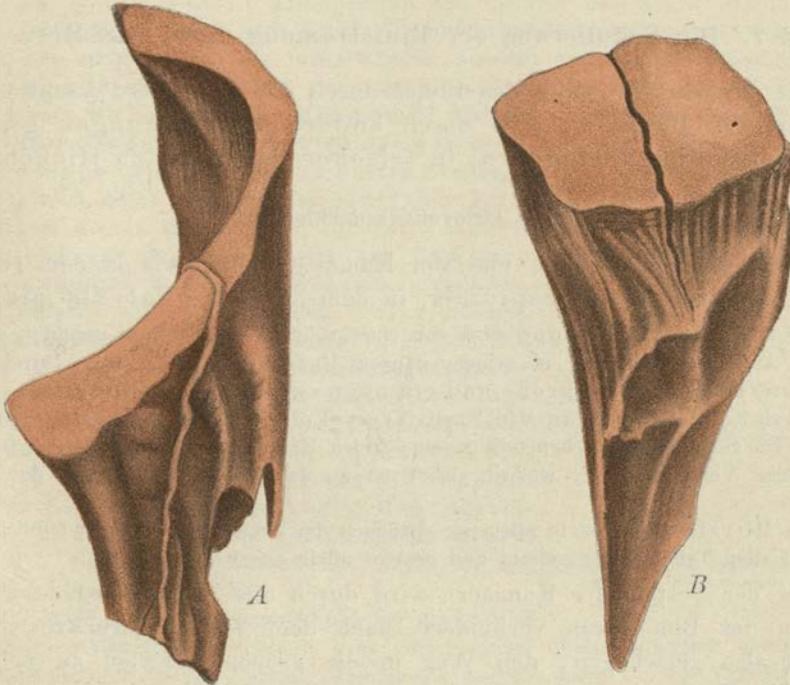
Wenn man, wie dies bei Versuchen an Säugetieren in der Regel der Fall ist, das Herz in Rückenlage des Tieres beobachtet, so muß sich das diastolische Herz dabei etwas von vorn nach hinten abplatten und sein Querdurchmesser zunehmen. Unter solchen Umständen findet man, daß die Längsachse und der Querdurchmesser bei der Systole abnehmen, während die sagittale Achse größer wird.

Bei der natürlichen Stellung des Körpers wird aber das Herz zum größten Teil von den Lungen getragen; diese sind als Luftkissen aufzufassen und werden also nur in einem unbedeutenden Grade die Form des diastolischen Herzens beeinflussen. Es muß also bei der natürlichen Lage des Tieres die Herzbasis mehr kreisrund sein als bei Rückenlage und geöffnetem Brustkasten. — Mittels Nadeln, welche durch die Brustwand in verschiedene Teile des Herzens eingestochen waren und deren äußere Enden durch ihre Bewegungen die Bewegungsrichtung dieser Herzteile angaben, hat HAYCRAFT in der Tat gefunden, daß sich das Herz in seiner natürlichen Lage in allen Durchmessern kontrahiert.

Die Verkürzung der Längsachse des ganzen Herzens während der Systole ist, nach BRAUN, einerseits auf Rechnung der Abnahme der Conuswölbung zu setzen; sie kommt andererseits dadurch zustande, daß die Längsachse der linken Kammer mit derjenigen der rechten in der Systole einen spitzeren Winkel einschließt als während

der Diastole, und daß die systolische linke Kammer demnach in die Längsachse des ganzen Herzens nicht so wie die diastolische mit seinem Längendurchmesser, sondern mehr mit seiner Schmalseite eingestellt erscheint.

Da die Spitze des Herzens dessen freier Teil ist, sollte man glauben, daß bei der Verkürzung der Längsachse bei der Kammerystole die Spitze sich der Basis nähern sollte. Dies ist jedoch nicht der Fall: im Gegenteil nähert sich bei der Systole die Basis der Spitze, und das Herz macht keinerlei Ortsveränderung in toto mit. Diese Erscheinung scheint teilweise wenigstens durch den Rückstoß des Blutes, wenn es durch die arteriellen Ostien herausströmt, erklärt werden zu können. Wenn nämlich die Kammern bei ihrer Systole das Blut in die großen Arterien heraufstreiben, so wird die Spitze wegen des Rückstoßes daran verhindert, sich gegen die Basis zu



Figur 51. Abguß der Kammerhöhlen eines totenstarrten Ochsenherzens, nach Worm-Müller und Sandborg. *A*, die Höhle der rechten Kammer; *B*, die Höhle der linken Kammer. $\frac{2}{3}$.

bewegen, und statt dessen stellt sie den verhältnismäßig festen Punkt dar, gegen den die Basis herabgezogen wird (CHAUVEAU und FAIVRE).

Die Formveränderung der Herzhöhlen hat man nur an wärmeoder totenstarrten Herzen studieren können, wobei die Kontraktion der Herzmuskulatur soweit gegangen ist, wie dies im Leben wohl niemals stattfindet. Aus den hierher gehörigen Beobachtungen geht aber hervor, daß auch in diesem Falle die Herzhöhlen nie vollständig verschwinden. In der linken Kammer bleibt über den Spitzen der Papillarmuskeln ein merklicher Hohlraum zurück; die rechte Kammer verwandelt sich in eine schmale Spalte, wodurch die beiden Wände im oberen Abschnitte unterhalb der Atrioventrikularöffnung noch durch einen gewissen Abstand voneinander getrennt sind (HESSE, WORM-MÜLLER und SANDBORG; vgl. Fig. 51).

Bei der Kontraktion der linken Kammer muß die mittlere Schicht, die vorwiegend aus querlaufenden Muskelfasern gebildet ist (Fig. 50), wegen ihrer starken Entwicklung eine ganz hervorragende Rolle spielen.

Wie die beiden Vorhöfe ziehen sich auch die beiden Kammern gleichzeitig zusammen. Dies hängt natürlich davon ab, daß die Muskelfasern den beiden Kammern zum Teil gemeinsam sind. Indessen lehren verschiedene Erfahrungen, daß der betreffende Synchronismus kein absoluter ist und daß also jede Kammer eine gewisse Selbständigkeit hinsichtlich ihrer Tätigkeit besitzt (KNOLL).

§ 2. Die Regulierung der Blutströmung durch das Herz.

Die normale Strömung des Blutes durch das Herz wird hauptsächlich durch dessen Klappen, teils durch andere Vorrichtungen geregelt, welche das Blut verhindern, in falscher Richtung zu fließen.

a. Die Atrioventrikularklappen.

Zwischen dem Vorhofe und der Kammer haben wir in dem rechten Herzen die *Valvula tricuspidalis*, in dem linken die *Valvula mitralis*.

Die *Tricuspidalisklappe* wird von einer röhrenförmigen Haut gebildet, welche an den Atrioventrikularring in seinem ganzen Umfange befestigt ist. Durch tiefe Einschnitte ist sie in drei große und ein oder zwei kleine Segel geteilt. Diese sind durch Sehnenfäden an die Papillarmuskeln oder an die Kammerwand befestigt. Die Sehnenfäden gehen teils zu den freien Rändern der Klappensegel, teils zu ihrer freien Ventrikelfläche, wo sie sich breit an das Bindegewebegerüst der Segel ansetzen.

Die *Mitralklappe* ist in allem wesentlichen der eben beschriebenen ähnlich, nur ist sie in allen Teilen fester gebaut und besteht allein aus zwei Segeln.

Bei der Systole der Kammern wird durch das Zusammenschlagen der Klappen das Blut daran verhindert, nach dem Vorhof zurückzuströmen, und ist also gezwungen, den Weg in die großen Arterien zu nehmen. Ohne die Klappen würde natürlich kein Tropfen Blut in die Arterien strömen, denn in diesen ist ja der Widerstand bedeutend größer als in den Vorhöfen und in den darein mündenden großen Venen.

Während der Kammerdiastole sind die Klappensegel der Atrioventrikularklappen einander mehr oder weniger genähert, und zwischen ihnen und der Kammerwand findet sich überall Blut. Wenn nun die Kammer systole einsetzt und der Druck in den Kammern sehr beträchtlich ansteigt, müssen natürlich die Klappen gegeneinander schlagen und dadurch den Zusammenhang der Kammer mit dem Vorhofe abschneiden.

Weil der Druck des Blutes im Vorhofe bei der Systole der Kammer im Verhältnis zu demjenigen in der Kammer selbst verschwindend klein ist, so müssen sich die Klappen so schnell schließen, daß jedenfalls nur eine sehr unbedeutende Blutmenge vor dem vollständigen Schluß nach dem Vorhofe zurückkommen kann. Es scheint sogar der Fall zu sein, daß die

Klappen so schnell wirken, daß gar keine Regurgitation von Blut in den Vorhof stattfindet. Bei der Vorhofkontraktion wird nämlich wegen der Nachgiebigkeit der schlaffen Kammerwände die Kammer etwas ausgedehnt und ihr Inhalt in eine gewisse Spannung versetzt. In dem Augenblick, wo die Bewegung des Vorhofes etwas an Stärke nachläßt oder gänzlich aufhört, wird der Druck in der Kammer größer als im Vorhofe sein, und hierdurch werden die Klappensegel, schon bevor die Kammerystole anfängt, aneinander gelegt (BAUMGARTEN).

Der starke Druck, der während der Kammerystole auf die Klappe ausgeübt wird, könnte sie in den Vorhof umschlagen und dadurch bedenkliche Störungen des Kreislaufs bedingen. Dies wird durch die Sehnenfäden verhindert. Da sich die Sehnenfäden nicht nur an die freien Ränder, sondern auch an die Seitenflächen ansetzen, so wird hierdurch nicht allein das Umschlagen der freien Ränder verhindert, sondern auch ein Aufblähen der Klappensegel nach dem Vorhofe hin vermieden.

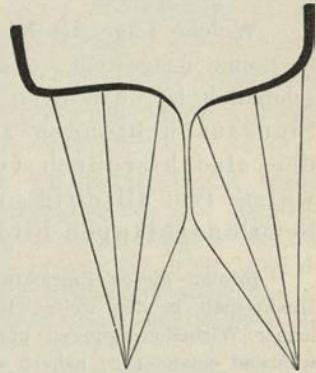
Durch die Sehnenfäden wird der geschlossenen Klappe immer eine ganz bestimmte Lage erteilt, und zwar werden die zentralen Teile derselben gegen das Niveau der Ostia hinaufgeschoben und legen sich mit um- und nach unten gebogenen Rändern zusammen (vgl. Fig. 52). Hierdurch wird der Verschuß in einer größeren Ausdehnung hergestellt und dadurch auch gesichert, daß die umgebogenen Randpartien zahnförmig ineinander greifen, so daß die Klappen den starken Druck aushalten können. — Als mitwirkender Mechanismus kommt noch hinzu, daß der Umfang der Herzbasis und zugleich der der Atrioventrikularöffnungen bei der Kammerystole in hohem Maße schmaler wird; den die letzteren umschließenden Muskeln muß also ein eigener, wesentlicher Anteil an der Schließung zuerkannt werden.

Die Rolle der Papillarmuskeln bei dem Schluß der Atrioventrikularklappen ist in sehr verschiedener Weise aufgefaßt worden. Am wahrscheinlichsten ist die Ansicht, daß sie die Aufgabe haben, unter Vermittlung der Sehnenfäden das Hineintreiben der Klappensegel in den Vorhof zu verhindern, indem sie die bei der Systole stattfindende Annäherung der Herzbasis zu der Herzspitze durch ihre Verkürzung kompensieren.

Bei der Kontraktion der Vorhöfe wird der Rückfluß des Blutes in die großen Venen dadurch verhindert, daß ihre Mündungen durch die Zusammenziehung der sie umgebenden Vorhofsmuskulatur verengt, bzw. geschlossen werden.

b. Die Semilunarklappen.

Da das Blut bei der Kammerystole nicht in die Vorhöfe zurückströmen kann, muß es seinen Weg in die großen Arterien nehmen. Deren Mündungen sind durch je eine aus drei taschenförmigen Segeln bestehende Klappe geschlossen.



Figur 52. Die Lage der geschlossenen Klappe. Schema nach Krehl.

Diese Segel sind halbkreisförmige Membranen, welche mit dem bogenförmigen Rand, die Konkavität nach oben, an der Wand des Gefäßes befestigt sind und mit dem geraden, zuweilen leicht eingebogenen Rand von der Gefäßwand abstehen. So werden Taschen gebildet, in welchen die zurückgestaute Flüssigkeit sich fängt, während sie zugleich die dem Gefäßlumen zugekehrte Wand der Tasche anspannt.

Sowohl die Aorta wie die Lungenarterie bauschen sich über die angewachsenen Ränder der Klappe nach außen und erzeugen derart drei Erweiterungen, die Sinus Valsalvae. An der Aorta liegt ein Sinus nach hinten, zwei nach vorn, rechts und links. Aus den beiden letzten entspringen die rechte und die linke Kranzarterie.

Wenn der Druck in der Kammer niedriger als in der entsprechenden Arterie ist, so sind die Semilunarklappen mit ihren Rändern dicht aneinander geschlossen. Wenn der Druck bei der Kammersystole so weit ansteigt, daß er den Druck in der Aorta, bezw. der Lungenarterie übertrifft, so werden die Klappen geöffnet, und das Blut strömt heraus. Wenn dann die Kammer aufs neue in die Diastole übergeht, wird die Klappe wieder geschlossen.

Welche Lage die Klappen bei der Systole einnehmen, ist noch nicht bestimmt festgestellt, obgleich es verschiedenen Erfahrungen nach wahrscheinlich ist, daß ihre freien Ränder dabei ziemlich weit von den Sinusausbuchtungen abstehen. Die arteriellen Mündungen werden also hierdurch verengt, und dazu kommt noch, daß Muskelwülste fast allseitig in dieselben vorspringen und Polster für die Semilunarklappen bilden (KREHL).

Infolge dieser Einrichtung wird das Blut bei der Systole durch einen engen Muskelspalt in den weiten Raum oberhalb der Klappen gepreßt. Hierdurch müssen immer Wirbelbewegungen und Kreisströme entstehen, welche die Klappensegel fortwährend einander zu nähern streben und nur deswegen nicht nähern können, weil das unter hohem Druck stehende, durchfließende Blut sie auseinander drängt. Hört der Blutstrom auf, so müssen die Klappen, wie durch Federkraft getrieben, sich aneinander legen, und zwar außerordentlich schnell und ohne alle Regurgitation. Der Verschuß wird dann durch die Differenz zwischen Aorten- und Kammerdruck aufrecht erhalten, und diese Differenz genügt, nachdem die Klappen einmal geschlossen sind, offenbar auch dann, wenn die Muskeln der Kammer erschlaffen und die oben erwähnten muskularen Unterstützungen der Klappen wegfallen.

§ 3. Die Herztöne.

Wenn man das Ohr an die Brustwand legt, hört man bei jedem Herzschlag einen dumpfen und gedehnten Ton und nach diesem einen kürzeren und hellen. Danach folgt eine Pause, und dann hört man wieder den langen Ton usw. Der lange Ton heißt erster Herzton, der darauf folgende zweiter Herzton.

Der erste Herzton wird während der ganzen Dauer der Kammersystole und nur dann gehört. Der zweite Herzton folgt unmittelbar nach dem ersten, d. h. sofort nach dem Ende der Kammersystole, und nach ihm tritt die Herzpause ein.

Die Ursache des ersten Herztones ist vor allem im sogenannten Muskelton zu suchen. Bei jeder Kontraktion eines Muskels kann nämlich ein Ton oder Geräusch gehört werden (vgl. Kap. XV). Der erste Herzton ist noch deutlich hörbar an einem Herzen, welches fast vollständig blut- und luftleer ist, und bei welchem demnach die Herzklappen nicht gespannt und also auch nicht in Schwingungen versetzt werden können (LUDWIG und DOGIEL).

Auch andere Umstände wirken beim Entstehen des ersten Herztones mit; vor allem die Schließung der Atrioventrikularklappen im Anfang der Systole und die dadurch hervorgerufenen Schwingungen in ihnen und im Blute. Endlich ist es nicht unmöglich, daß auch Schwingungen, welche von dem Öffnen der Semilunarklappen bedingt sind, beim Zustandekommen des ersten Herztones eine gewisse Rolle spielen. Jedenfalls ist er in erster Linie ein Muskelton, welchem noch andere Töne sich zugesellen.

Der zweite Herzton wird von der plötzlichen Spannung der Semilunarklappen und anderen gleichzeitig damit erfolgenden Schwingungen im Blute usw. hervorgebracht, wie am deutlichsten daraus hervorgeht, daß bei einer ausgeschnittenen Aorta eine plötzliche Spannung dieser Klappen einen Ton erzeugt, der seinem Charakter nach mit dem zweiten Herzton vollständig übereinstimmt (CARSWELL und ROUANET).

Aus dem schon Bemerkten geht hervor, daß wir eigentlich nicht zwei, sondern vier Herztöne haben, unter welchen jedoch je zwei gleichzeitig oder fast gleichzeitig tönen. Die linke Herzkammer hat ihren Muskelton, die rechte den ihrigen. Die linke Atrioventrikularklappe macht ihre Schwingungen für sich, ebenso die rechte. Und dasselbe gilt auch von den Semilunarklappen der beiden Herzhälften sowie von den Schwingungen der Blutmasse. Wir haben daher zwei erste und zwei zweite Herztöne.

Die Erfahrung lehrt jedoch, daß die beiden ersten und die beiden zweiten Herztöne in der Regel gleichzeitig tönen. Dies bezeugt, daß in der Regel die beiden Kammern gleichzeitig ihre Kontraktion anfangen, und daß in der Regel die Semilunarklappen an beiden Seiten gleichzeitig geschlossen werden.

§ 4. Die Druckveränderungen im Herzen während seiner Tätigkeit.

a. Technik.

Um den in den verschiedenen Herzabteilungen stattfindenden Druck und dessen Variationen zu messen, muß man die Herzhöhlen mit einem Manometer in Verbindung setzen. Dies kann bei geschlossenem Brustkasten in der Weise geschehen, daß von der Carotis aus eine Sonde durch die Aorta in die linke Kammer geführt wird, wobei man die Verletzung der Semilunarklappen tunlichst vermeiden muß (CHAUVEAU und MAREY). Durch die V. jugularis kann man in den rechten Vorhof und in die rechte Kammer ebenfalls Sonden einführen. Bei eröffnetem Brustkasten kann man die in diesem Falle als Troicart eingerichteten Sonden entweder direkt in die verschiedenen Herzzräume führen oder sie von den Vorhöfen aus durch die Atrioventrikularöffnungen in die Kammern einführen.

Zum Studium der Druckvariationen hat man viele verschiedene Instrumente konstruiert. Die an ein solches zu stellenden Anforderungen sind sehr groß: kommen ja

in den Herzkammern Druckvariationen von 130 mm Hg in 0.06 Sekunde, d. h. 2170 mm Hg in der Sekunde vor. Das zu benutzende Instrument muß sich daher sehr schnell einstellen können und zu gleicher Zeit in einem sehr hohen Grade aperiodisch sein, so daß es keine Eigenschwingungen macht.

Das zuerst zu diesem Zweck benutzte Instrument war die Schreibkapsel von MAREY. Dieselbe wurde mit einer in die Herzhöhlen eingeführten geschlossenen Sonde eigenartiger Konstruktion verbunden (kardiographische Sonde). Eine solche Sonde (Fig. 53) besteht aus einem Rohr, dessen Spitze, die in die Herzhöhlen eingeführt wird, eine Ampulle aus Kautschuk trägt. Diese wird durch ein stählernes Gerüst (*a, v*) unterstützt, so daß sie nicht vollständig komprimiert werden kann. Das freie Ende der Sonde wird mit der Schreibkapsel verbunden. Bei den Druckveränderungen in den Herzhöhlen wird der Luftdruck in der Ampulle verändert, und die Schreibkapsel zeichnet diese Druckschwankungen graphisch auf. Durch geeignete Methoden können die also erhaltenen Kurven in absolutem Maße (mm Hg-Druck) geeicht werden.



Figur 53. Herzsonde, nach Chauveau und Marey.

Bei Anwendung von offenen Sonden wirkt der in den Herzhöhlen stattfindende Druck direkt auf ein Manometer ein. Daß das Hg-Manometer wegen der Trägheit des Quecksilbers zu dem betreffenden Zwecke ganz untauglich ist, ist selbstverständlich. Für die Bestimmung der Druckvariationen im Herzen können nur Manometer mit sehr geringem Maße, d. h. Manometer, bei welchen der Widerstand durch einen elastischen Gegendruck geleistet wird, in Anwendung kommen. Als Beispiel eines solchen weise ich auf die Figur 7 (Seite 11) hin.

Auch kann man, wie dies PORTER und O. FRANK getan haben, die Kurve in aufeinander folgende Teile zerlegen, indem man allmählich fortschreitend die Aufschreibung von immer höher werdenden Drucken anfangen läßt, so daß der Registrierapparat an diesen Druckpunkten ohne lebendige Kraft in Tätigkeit tritt.

b. Die Druckschwankungen in den verschiedenen Herzabteilungen.

Wie schon erwähnt, kontrahieren sich bei der Herzaktion zuerst die Vorhöfe. Die Dauer ihrer Systole beträgt beim Pferde bis zum Druckmaximum etwa 0.1 Sekunde; die der Kammer bis zum Beginn des Druckabfalles ist beträchtlich länger, nämlich 0.4 Sekunde (auch beim Pferde).

Als Maximaldruck in dem rechten Vorhof wird beim Hunde 20—22 mm Hg angegeben (GOLTZ und GAULE).

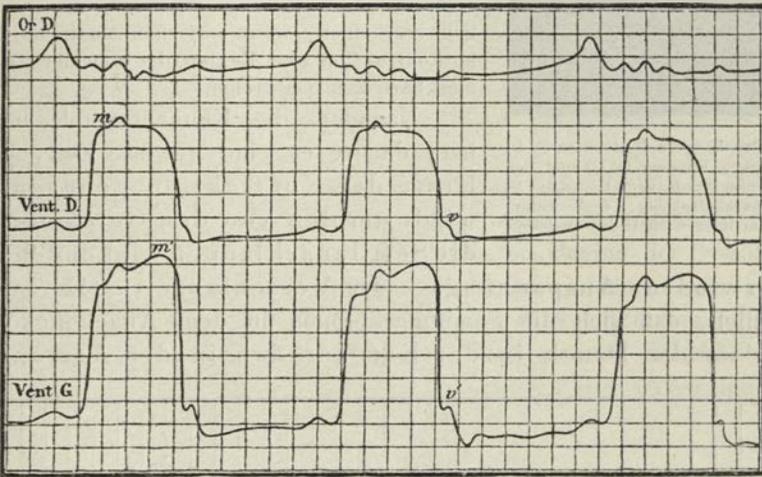
Die Form der Druckschwankungen in den Herzkammern gestaltet sich ziemlich verschieden, je nach den zur graphischen Registrierung benutzten Instrumenten. Diese Differenz ist natürlich davon abhängig, daß die verschiedenen Instrumente nicht alle mit genügender Genauigkeit die schnellen Druckschwankungen haben angeben können.

Die richtigste Form der intrakardialen Druckkurve scheint indes dem in der Figur 54 dargestellten Typus zu entsprechen (vgl. auch Fig. 8, S. 12). Wenn wir von Einzelheiten, welche nur eine verhältnismäßig untergeordnete

Bedeutung haben, absehen, verläuft also der intrakardiale Druck etwa folgendermaßen: 1) eine kleine Erhebung, 2) ein sehr steiler Anstieg, 3) eine darauf folgende, viel langsamere Steigung oder ein der Abscisse fast paralleles Plateau, 4) ein von diesem Maximum sehr schnell erfolgendes Herabsinken, 5) ein sehr allmählich erfolgender Anstieg.

Das Druckmaximum bei der Kammerystole hat man auch mit dem Hg-Manometer bestimmt, indem man zwischen dem Herzen und dem Quecksilber ein Maximumventil eingeschaltet hat, das sich bei jeder Drucksteigerung in der Kammer öffnete, bei der Drucksenkung aber die Zurückströmung verhiinderte.

Das Druckmaximum in der linken Kammer kann (beim Hund) über 200 mm Hg betragen. Der Druck in der rechten Kammer



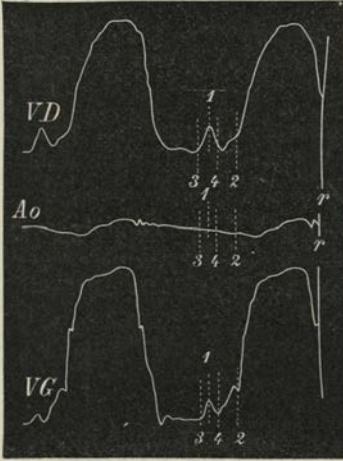
Figur 54. Intrakardiale Druckkurven vom Pferde, nach Chauveau und Marey. *Or. D.*, rechter Vorhof; *Vent. D.*, rechte Kammer, *Vent. G.*, linke Kammer.

ist beträchtlich niedriger: beim Hunde variiert der Druck in der Lungenarterie zwischen etwa 10—33 mm Hg, beim Kaninchen zwischen 6 und 35, bei der Katze zwischen 8 und 25 mm Hg. Eine bestimmte Verhältniszahl zwischen dem Druck im kleinen und großen Kreisläufe läßt sich nicht aufstellen, weil ersterer auch bei sehr starken Druckvariationen im großen Kreisläufe im allgemeinen nur verhältnismäßig geringe Schwankungen darbietet (näheres in Abschnitt III, § 8).

Wie aus den mitgeteilten Druckkurven hervorgeht, finden sich bei ihnen verschiedene singuläre Punkte, die bald mehr, bald weniger deutlich ausgeprägt sind. Einige unter diesen, wie z. B. verschiedene Zacken, welche sich in vielen Kurven auf der Höhe des Plateaus vorfinden, sind ohne Zweifel durch Eigenschwingungen erzeugte Kunstprodukte, während andere Ausdrücke bestimmter Vorgänge im Herzen darstellen. Wir müssen diese daher etwas näher besprechen.

Bei Beginn der Druckkurve, vor dem Anstieg, welcher der starken Drucksteigerung bei der Kammerystole entspricht, markiert sich zuweilen eine kleine Er-

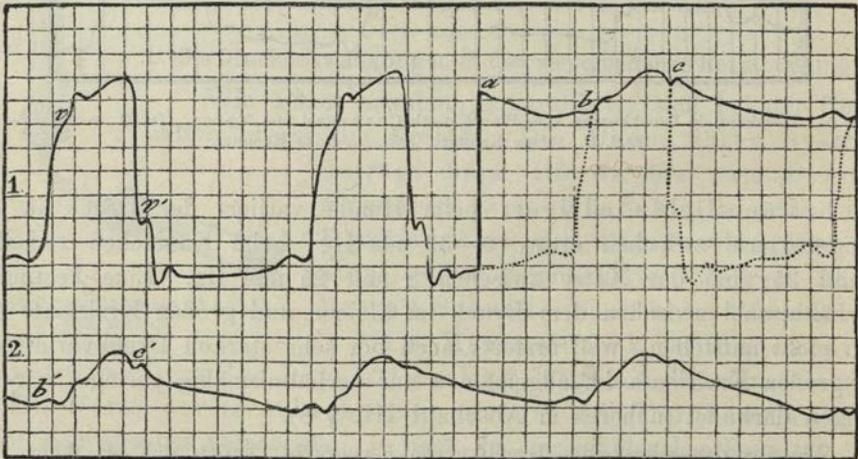
hebung sehr schön. Diese Erhebung ist, wie Figur 54 uns lehrt, von der Vorhofkontraktion und der dadurch hervorgerufenen Drucksteigerung in der Kammer bedingt.



Figur 55. Druckkurven der rechten (*VD*) und der linken Kammer (*VG*) und der Aorta (*Ao*) beim Pferde, nach Chauveau. 3-4, Vorhofkontraktion; 4-2, Intersystole. Von links nach rechts zu lesen.

Bei der intrakardialen Druckkurve vom Pferde hat CHAUVEAU zwischen der der Vorhofkontraktion entsprechenden Zacke und dem Anfang der eigentlichen Kammerstole eine mehr oder weniger ausgeprägte Erhebung, die Intersystole, nachgewiesen (Fig. 55). Eine ähnliche Erhebung kommt auch bei der Herzstoßkurve des Menschen ab und zu zum Vorschein und stellt unzweifelhaft eine in der Herzkammer stattfindende kurze Drucksteigerung dar. Mit großer Wahrscheinlichkeit ist dieselbe auf die oben erwähnte elastische Rückwirkung der Kammerwand nach beendigter Vorhofsystole bezogen worden. Selbstverständlich kann sie nur in dem Falle deutlich erscheinen, wenn zwischen Maximum der Vorhofkontraktion und Beginn der Kammerstole eine merkbare Zeit verstreicht.

Nachdem die Kammerstole begonnen hat, dauert es eine gewisse Zeit, bis die Kraft der Kontraktion genügend groß wird, um den von den Gefäßen aus auf die Semilunarklappen wirkenden Druck zu überwinden (Anspannungs- oder Verschlusszeit). Es ist selbstverständlich, daß sich die Semilunarklappen in dem Augenblicke öffnen müssen, wo der Druck in der Kammer den in der Aorta gerade



Figur 56. Druckkurven aus der linken Kammer (1) und der Aorta (2), Pferd, nach Chauveau und Marey.

übersteigt. Dieser Augenblick macht sich an der Druckkurve der Kammer nicht durch eine besondere Unstetigkeit bemerkbar.

Die Anspannungszeit kann an einem Tier dadurch bestimmt werden, daß man den Druck in der Aorta und der linken Kammer gleichzeitig

registriert. Man findet dann (vgl. Fig. 56), daß sich die Druckkurve der Kammer beim Pferd etwa 0.1 Sekunde und beim Hund etwa 0.03 Sekunde früher als die Druckkurve der Aorta von der Abscisse erhebt. Bei verschieden großem Blutdruck oder verschieden frequenter Schlagfolge des Herzens zeigt die Anspannungszeit nur geringe Variationen. Das Herz besitzt also in einem sehr hohen Grade die Fähigkeit, sehr verschiedenen Anforderungen an seine Leistung fast ohne Zeitverlust zu genügen.

Beim Menschen hat man die Anspannungszeit aus dem Vergleich der gleichzeitig geschriebenen Herzstoß- und Pulskurven ermittelt, und zwar beträgt sie nach verschiedenen Autoren 0.05—0.1 Sekunde.

Der Schluß der Semilunarklappen muß erfolgen, wenn der Druck in der Aorta den in der linken Kammer um ein Minimum übersteigt. Durch gleichzeitige Registrierung des Druckes in der Aorta und in der linken Kammer hat man gefunden, daß der Moment des gleichen Druckes kurz nach Beginn der steilen Drucksenkung in der Kammer erfolgt, ohne daß sich dieser Moment in einer besonderen Weise an der Druckkurve kennzeichnet.

Solange der Druck in der Kammer höher ist, als der in der Aorta bzw. Lungenarterie, wird Blut aus dem Herzen herausgetrieben. Die Austreibungszeit ist von dem in der Aorta bei Beginn der Systole stattfindenden Druck, sowie von der Pulsfrequenz nur in einem sehr geringen Grade abhängig und beträgt beim Hunde etwa 0.18—0.20 Sekunde.

Nach beendeter Systole füllen sich die Herzkammern allmählich immer mehr mit Blut, und infolgedessen steigt der intrakardiale Druck allmählich, wenn auch nicht viel in die Höhe.

§ 5. Der Herzstoß.

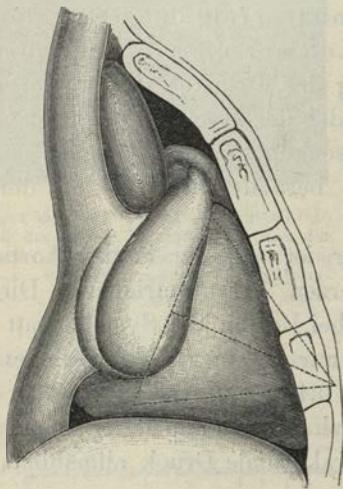
Bei dem unversehrten Tiere und beim Menschen besitzen wir im Herzstoß ein Mittel, verschiedene Fragen, die sich auf die Druckverhältnisse und die Formveränderungen des Herzens beziehen, studieren zu können.

An der Stelle der Brustwand, wo das Herz von den Lungen unbedeckt ist, d. h. in dem 4. oder 5. linken Interkostalraum, kann man bei jeder Kammersystole mit der aufgelegten Hand einen stärkeren oder schwächeren Stoß, den Herzstoß, fühlen. Bei mageren Menschen kann man sogar daselbst eine Erhebung des Zwischenrippenraumes mit dem bloßen Auge beobachten. Diese Tatsache ist an und für sich genügend, um darzutun, daß beim Herzstoß die Kammer tatsächlich gegen die Brustwand schlägt, beweist aber andererseits nicht, daß die Kammer sich bei der Diastole von derselben zurückzieht.

Bei der Diastole ist das Herz schlaff und weich; drückt man mit dem Finger auf das bloßgelegte Herz, so erfährt man dabei nur einen geringen Widerstand, wenn auch der Fingerdruck keine dauernde Spur zurückläßt.

Sobald aber die Kammersystole anfängt, wird das Herz plötzlich hart und übt nun einen starken Druck auf den tastenden Finger aus: überall fühlt man, als ob es bei der Systole gegen den Finger drücke. Diese plötzlich eintretende Härte stellt die wesentlichste Ursache des Herzstoßes dar (HARVEY, KIWISCH, MAREY).

Hierzu kommt aber noch das Bestreben der Kammern, bei ihrer Kontraktion eine derartige Form anzunehmen, daß die Spitze etwa senkrecht gegen die Basis zu stehen kommt (CARLILE, LUDWIG). Infolge davon wird nämlich das Herz bei seiner Systole im Verhältnis zu der Brustwand etwa die von den unterbrochenen Linien (Fig. 57) bezeichnete Lage annehmen. Die Herzspitze wird also gegen die Brustwand schlagen und in einem geringen Grade dieselbe vorschieben.



Figur 57. Schema zur Theorie des Herzstoßes, nach Ludwig. Die unterbrochenen Linien bezeichnen die Lage des Herzens bei der Systole.

Dem gegenüber bemerkt SCHREIBER, daß die Herzkammern schon nach stattgefundener Vorhofskontraktion und vor dem Beginn der Systole dieselbe Form mit der Spitze senkrecht zur Basis annehmen müssen. Dies ist indes nur in dem Falle unbedingt notwendig, wenn die Kammern mit Blut ganz prall angefüllt sind, was wohl nur sehr selten zutrifft. Bei weniger starker Anfüllung der Kammern kann ihre diastolische Form sehr verschieden sein, wie eine Kautschukblase nur dann ganz rund ist, wenn sie in genügendem Grade aufgeblasen ist.

Zur theoretischen Deutung des Herzstoßes hat man auch andere Momente herbeigezogen. Man hat angenommen, der Herzstoß sei hauptsächlich von dem Rückstoß beim Ausströmen des Blutes aus der Kammer bedingt, oder habe seine Ursache in der Streckung und Verlängerung der großen Arterien bei der Blutausströmung, wodurch das Herz herabrücken sollte usw. Es ist

möglich, daß diese Momente in der Tat beim Herzstoß zu einem gewissen Grade mitwirken. Daß sie aber nicht die einzigen sind, auch nicht die wichtigsten Mechanismen darstellen, geht daraus hervor, daß man an dem aus dem Körper herausgeschnittenen blutleeren Herzen, wie auch an solchem mit unterbundenen Arterien den Herzstoß beobachten kann, sowie daraus, daß der Herzstoß unmittelbar im Anfang der Kammer-systole erscheint, während die Öffnung der Semilunarklappen und das Heraustreiben des Blutes in die großen Arterien merkbar später erfolgt (vgl. S. 207).

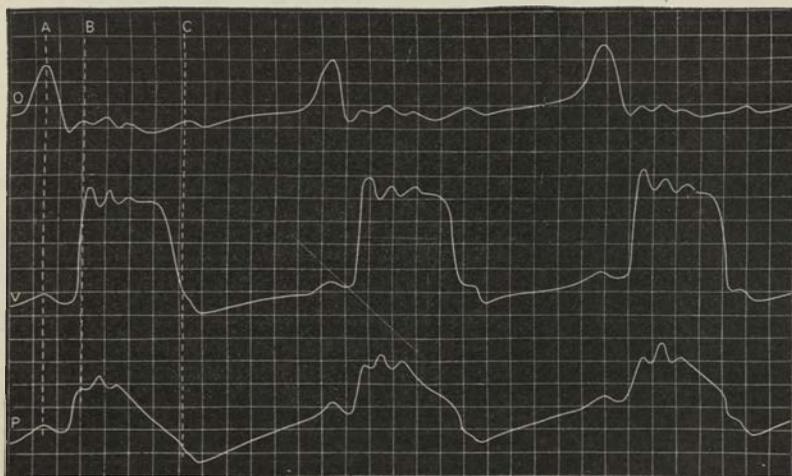
Da beim Menschen die Spitze den einzigen Teil des Herzens darstellt, von welchem aus der Stoß bei der Systole beobachtet werden kann, wird der Herzstoß oft auch als Spitzenstoß bezeichnet.

Der Herzstoß bietet die einzige Möglichkeit dar, die Herzbewegung am lebenden Menschen zu studieren, und man hat sich daher mit großer Sorgfalt dem Studium der graphischen Aufzeichnung des Herzstoßes, des Kardiogrammes, gewidmet.

An Tieren kann man natürlich die intrakardiale Druckkurve und das Kardiogramm gleichzeitig aufschreiben, letzteres indem man zwischen der Brustwand und dem Herzen

einen kleinen Ballon einschiebt, der mit der Schreibkapsel kommuniziert. In den beiden Kurven finden sich, wie aus der Figur 58 hervorgeht, verschiedene Ähnlichkeiten und Differenzen. An beiden bemerken wir bei *A* die durch die Vorhofskontraktion bedingte Erhebung, ebenso wie den steilen Anstieg bei Anfang der Systole. Am Kardiogramm erreicht dieser aber sein Maximum früher als der aufsteigende Ast der Druckkurve (*B*). Nach einmal erreichtem Maximum verläuft die Druckkurve mit der Abscisse ungefähr parallel oder steigt allmählich an, bis sie gegen das Ende der Kammersystole plötzlich sinkt. Das Kardiogramm fängt dagegen viel früher, jedoch langsamer an zu sinken, bis es zuletzt ein steiles Abfallen aufweist.

Bei der Linie *C* finden wir etwa am Fußpunkt des absteigenden Astes an den beiden Kurven eine kleine Erhebung, welche wir sogleich näher erörtern werden. Nach beendeter Systole wird die Kammer mit Blut gefüllt, und der Druck steigt bis zu der folgenden Systole langsam in die Höhe. Gleichzeitig erhebt sich auch das Kardiogramm langsam von der Abscisse.



Figur 58. Kurven des Druckes in dem rechten Vorhof (*O*), in der rechten Kammer (*V*) und des Herzstoßes (*P*), Pferd, nach Chauveau und Marey.

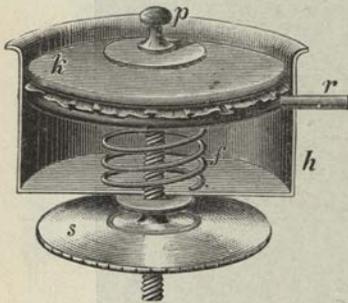
Wenn man die Kontraktionskurve eines blutleeren Herzens schreibt, so hat diese eine ganz andere Form als das Kardiogramm. Hieraus ist ersichtlich, daß letzteres keine einfache Kontraktionskurve ist, und das Kardiogramm muß in der Tat als eine kombinierte Druck- und Volumenkurve der Herzkammern aufgefaßt werden. Es ist eine Druckkurve, denn die an der Brustwand angebrachte Pelote übt einen Druck aus, gegen welchen das Herz Arbeit leistet. Es ist aber gleichzeitig eine Volumenkurve, insofern als es auch von den Volumenveränderungen des Herzens beeinflusst wird. Bei der Füllung des Herzens während der Diastole erhebt sich die Kurve allmählich von der Abscisse; bei der plötzlichen Entleerung der Kammern, wenn die Semilunarklappen geöffnet werden, wird der Druck auf die Brustwand etwas geringer, und die Schreibkapsel kann also der fortschreitenden Zunahme des Herzdruckes nicht mehr folgen.

Für die graphische Aufzeichnung des Herzstoßes am Menschen wird allgemein die Methode mittels Luftübertragung benutzt, wie z. B. in dem Figur 59 abgebildeten Apparat (Kardiograph, MAREY). Eine Metallkapsel trägt eine Pelote, *p*, die in zwei kleinen metallenen Scheiben, zwischen welchen die Kautschukmembran der Kapsel sich befindet, festgesetzt ist. Eine Spiralfeder, zwischen der inneren dieser

Scheiben und dem Boden der Kapsel, gibt der Membran eine zweckentsprechende Spannung. Der Kardiograph wird an die Brustwand angelegt, und zwar in der Weise, daß die Pelote an die Stelle des Herzstoßes drückt. Das in der Kapsel sich öffnende Leitungsröhr r setzt dieselbe mit der Schreibkapsel in Verbindung.

Es ist selbstverständlich, daß eine an der Außenwand des Brustkastens in dieser Weise angebrachte Vorrichtung eine Kurve ergeben muß, die wesentlich mit derjenigen übereinstimmt, die wir durch einen zwischen das Herz und die Brustwand gelegten Ballon erhalten, denn es besteht nur der Unterschied, daß sich in jenem Falle zwischen dem Herzen und der aufnehmenden Kapsel die Brustwand befindet, deren Bewegungen hier von denen des Herzens bestimmt werden.

Die in der Literatur veröffentlichten menschlichen Kardiogramme zeigen hinsichtlich ihrer Form beträchtliche Differenzen, was vor allem von der Beschaffenheit der zur Registrierung benutzten Apparate bedingt ist. Nach dem, was wir über die Leistungsfähigkeit dieser Apparate wissen (HÜRTHLE), können wir indessen sagen, daß die normale Form des Kardiogrammes beim Menschen etwa derjenigen in Figur 60 entspricht — wir haben also hier wie bei den Tieren einen aufsteigenden Ast, ein Plateau, das sich gegen die Abscisse neigt oder ihr parallel verläuft, und einen absteigenden Ast. Dazu kommen noch einige kleinere Erhebungen, welche zum Teil wenigstens keine Kunstprodukte sind.



Figur 59. Aufnahme des Marenth'schen Kardiographen. $\frac{3}{4}$.

Oft, wenn auch nicht immer, beginnt das Kardiogramm mit einer kleinen Erhebung, die von der Vorhofskontraktion stammt (vgl. S. 206). Nach dieser folgt der steile, von der Kammerkontraktion bedingte Anstieg. In diesem Falle ist der Beginn der Kammerkontraktion am Kardiogramm deutlich zu erkennen. Es kann aber eintreffen, daß die Vorhofskontraktion sich nicht besonders markiert, sondern ununterbrochen

in die von der Kammerkontraktion erzeugte Steigung übergeht. Hier würde man sich also sehr irren, wenn man den Beginn der letzteren vom Fußpunkt des aufsteigenden Schenkels rechnen wollte. Diese Form der Kurve entsteht, in vielen Fällen wenigstens, durch eine zu schwache Spannung des Kardiographen.

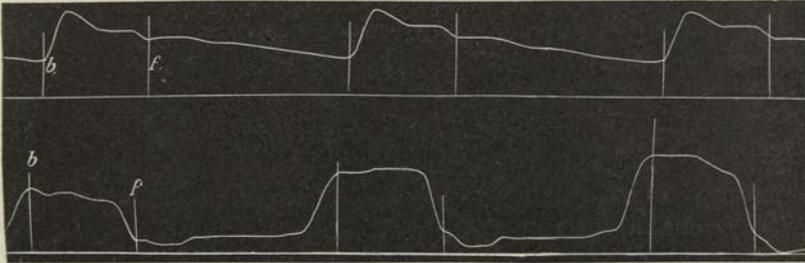
Am Kardiogramm findet man nach Ende der Vorhoffssystole zuweilen die oben (S. 206) erwähnte, von CHAUVEAU als Intersystole bezeichnete Erhebung, die also etwa den Augenblick des Schlusses der Atrioventrikularklappen angibt — in der Regel scheint aber diese Erhebung beim menschlichen Kardiogramm nicht vorzukommen. Dagegen tritt in einigen Fällen der Zeitpunkt der Eröffnung der Semilunarklappen deutlich hervor, indem nämlich diese am ersten Wendepunkt des Kardiogramms, da wo der aufsteigende Schenkel in das Plateau übergeht, erfolgt (Fig. 60, *b*). Das Zeitintervall zwischen dem Fußpunkt und dem ersten Wendepunkt des Kardiogramms stellt also in diesen Fällen die Anspannungszeit der Kammer dar. Diese Erscheinung ist aber lange nicht konstant und dürfte daher nur einen geringen praktischen Wert haben.

Um den Moment des Schlusses der Semilunarklappen am menschlichen Kardiogramm zu bestimmen, hat man die Herztöne auskultiert und dieselben am Kardiogramm mittels eines elektrischen Signals markiert. Die Genauigkeit dieser Methode ist indessen nicht groß, und nach den hierher gehörigen Beobachtungen kann man nur soviel mit Sicherheit sagen, daß der zweite Herzton irgendwo im

Verlauf des absteigenden Astes des Kardiogrammes erscheint. Man hat daher durch andere Methoden versucht, diesen Moment zu bestimmen.

Am Menschen haben HÜRTLE und EINTHOVEN in verschiedener Weise die Herztöne durch geeignete Einrichtungen automatisch registriert und dabei gefunden, daß der zweite Herzton etwa 0.02 Sekunde nach dem Beginn des steilen Abfalles erscheint.

Endlich hat man durch gleichzeitige Aufzeichnung des Herzstoßes und des Pulses das vorliegende Problem zu lösen versucht (EDGREN). Da die Pulswelle eine gewisse Zeit braucht, um sich von der Aortenwurzel bis zum untersuchten Arterienpunkt fortzupflanzen, muß man diese Zeit abziehen und findet dann, daß die in unseren Herzstoßkurven mit f bezeichnete Erhebung, welche einer ganz ähnlichen Erhebung an den intrakardialen Druckkurven entspricht (s. Fig. 56, v'), ganz genau mit einer an der Pulskurve längst als Dikrotie bekannten Erhebung zusammenfällt. Diese Erhebung steht aber, wie wir später sehen werden, mit der Spannung der Semilunarklappen in einer sehr nahen Beziehung. Auf Grund dessen scheint es berechtigt zu behaupten, daß die betreffende Erhebung f am Kardiogramm in der Tat von der Spannung der Semilunarklappen herrührt.



Figur 60. Synchronisch geschriebene Kurven des Herzstoßes (die untere Linie) und des Carotispulses (die obere Linie), nach Edgren.

Damit habe ich nicht behaupten wollen, daß die Klappen erst dann geschlossen werden; denn daß dies viel früher stattfindet, ist durch den Vergleich der Druckkurven der Kammer und der Aorta erwiesen. Dagegen ist es nicht unwahrscheinlich, daß eine Weile nach dem geräuschlos erfolgten Klappenschluß die Klappen von dem jetzt mit starkem Überdruck wirkenden Aortenblute gespannt werden und also den zweiten Herzton erzeugen. So viel ist jedenfalls sicher, daß der zweite Herzton nicht früher als der Schluß der Semilunarklappen (kurz nach dem Anfang des absteigenden Schenkels der Herzstoßkurve) und nicht später als die Erhebung f anfangen kann.

An einem typischen Kardiogramm können wir also den folgenden Punkten eine bestimmte Deutung erteilen: Vorhofssystole, Anfang der Kammersystole, b Öffnung der Semilunarklappen, Anfang der Erschlaffung, f Spannung der Semilunarklappen. Ich bemerke jedoch, daß die Form des Kardiogrammes nicht immer zu schließen erlaubt, ob dasselbe ein typisches ist oder nicht. In vielen Fällen wird man sich wohl durch eine gleichzeitige Registrierung des Carotispulses helfen können. Auch diese Kombination genügt aber lange nicht immer, um eindeutige Resultate zu geben, und man ist dann nur noch auf die automatische Registrierung der Herztöne angewiesen. Sogar diese Methode ist indes nicht völlig sicher, denn bei derselben kann sich unter Umständen auch der Muskelton bei der Vorhofssystole geltend machen, wodurch der Moment der Kammersystole nicht mit völliger Sicherheit angegeben werden kann.

§ 6. Die zeitlichen Verhältnisse der Herzbewegung.

Wie schon bemerkt, ist die Dauer der Vorhofssystole nur ganz kurz; sie dürfte beim Menschen wie beim Pferde und Hunde nur etwa 0.1 Sekunde betragen.

Die Dauer der Kammersystole wird in verschiedener Weise abgegrenzt. Der Beginn wird immer von dem steilen Anstieg des Kardiogrammes oder der Druckkurve, bezw. vom Anfang des ersten Herztones gezählt. Das Ende wird aber in verschiedener Weise bestimmt, entweder bei Beginn der steilen Druckabnahme oder am Punkte, wo die Kurve ihren tiefsten Stand erreicht, oder wenn der zweite Herzton gehört wird. Die hierdurch entstandenen Differenzen sind aber nur geringfügig und haben im großen und ganzen keine weitere Bedeutung.

Trotz recht bedeutender Schwankungen der Pulsfrequenz zeigt jedoch die Dauer der Kammersystole nur sehr geringe Variationen. Bei Schwankungen der Pulzfrequenz zwischen 32 und 124 Schlägen pro Minute variiert die Dauer der Systole nur zwischen 0.382 und 0.190 Sekunde (Mensch). Auch bei Tieren, an welchen die Pulsfrequenz durch Reizung der hemmenden oder der beschleunigenden Herznerven (vgl. § 11) innerhalb weiter Grenzen verändert wird, wird die Dauer der Systole nur wenig verändert, während die der Diastole erhebliche Schwankungen darbietet. Wir können also sagen, daß die Variationen der Pulsfrequenz bei einem und demselben Individuum sowie bei verschiedenen Individuen derselben Gattung der Hauptsache nach durch Variationen in der Dauer der Diastole stattfinden. Im Mittel kann die Dauer der Kammerdiastole beim Menschen auf etwa 0.4 Sekunde geschätzt werden.

§ 7. Die Füllung des Herzens während der Diastole.

Die wichtigste Ursache zur Füllung des Herzens bei der Diastole liegt ohne Zweifel in der Beschleunigung, die das Herz bei seiner Systole dem Blut gegeben hat. Da aber das Blut während seiner Strömung durch die Gefäße sehr großen Hindernissen begegnet, ist die zurückbleibende Triebkraft verhältnismäßig gering, und accessorische Mechanismen spielen daher eine bemerkenswerte Rolle.

Ein wichtiger derartiger Mechanismus ist die in der Brusthöhle stattfindende Saugung (vgl. Kap. IX). Auf die großen Venen außerhalb der Brusthöhle wirkt fast der gesamte Luftdruck ein. Freilich wird ein kleiner Teil derselben von der Haut usw. getragen. Indes kann als sicher angenommen werden, daß der Luftdruck auf die extrathorakalen Venen größer ist als der Druck, welcher auf die Organe der Brusthöhle durch die Lungen hindurch ausgeübt wird. Infolgedessen werden bei statischer Stellung des Brustkastens die intrathorakalen Venen und das Herz selbst in einem gewissen Grade ausgedehnt.

Bei der Expiration nimmt der negative Druck in der Brusthöhle ab, und die intrathorakalen Venen und die Vorhöfe werden weniger ausgedehnt; die Rückströmung des Blutes in die Brusthöhle wird erschwert.

Ganz anders bei der Inspiration. Hier nimmt der negative Thoraxdruck zu, und zwar in einem bestimmten Verhältnis zu der Tiefe der Inspiration und dem Umfang der Lungenerweiterung. Diese Zunahme des negativen Druckes findet während der ganzen Inspiration kontinuierlich statt; bei der Inspirationsbewegung muß eine kontinuierliche Erweiterung der intrathorakalen Venen und der Vorhöfe und also eine direkte Ansaugung des Blutes von den Venen zu dem Herzen erscheinen. Diese Ansaugung erstreckt sich unter Umständen auch auf die entferntesten Venen.

Bei einer statischen Inspirationsstellung ist zwar die Rückströmung des Blutes zum Herzen begünstigt, eine direkte Ansaugung kann aber hier nicht erfolgen, weil eine solche voraussetzt, daß die Vorhöfe kontinuierlich durch äußere Kräfte erweitert werden, was bei einer statischen Stellung der Brustwand nicht der Fall ist.

Wenn der Luftdruck innerhalb der Brusthöhle in einem genügenden Grade gesteigert wird, so wird hierdurch die Rückströmung des Blutes nach dem Herzen gehemmt, der Kreislauf hört auf und der Tod kann erfolgen, wenn die abnorme Drucksteigerung im Thorax zu lange dauert.

Ferner übt das Herz selbst bei seiner Systole einen begünstigenden Einfluß auf die Rückströmung des Blutes aus. Während derselben wird nämlich das Volumen der Kammern genau so viel kleiner, als das Volumen der ausgetriebenen Blutmenge beträgt. Dieses Blut wird teilweise von den intrathorakalen Arterien und den Lungengefäßen aufgenommen, teilweise verläßt es aber die Brusthöhle. Die Folge davon ist, daß der Inhalt derselben geringer wird. Dies ruft seinerseits eine Ansaugung in der Brusthöhle hervor, welche teils bewirkt, daß bei offener Stimmritze Luft in die Lungen hineingezogen wird (kardiopneumatische Bewegung), teils auch eine Einsenkung der Brustwand hervorruft, teils endlich seinen Einfluß auf die intrathorakalen Venen erstreckt, wodurch Blut in dieselben angesaugt wird.

Endlich hat man nachgewiesen, daß das Herz bei seinem Übergang in die Diastole eine Ansaugung auf das Blut ausübt. Unter Anwendung eines Minimumventils haben GOLTZ und GAULE und andere bei geöffnetem Brustkasten in der linken Kammer beim Hund einen negativen Druck von 100 bis auf 320 mm Wasser und in der rechten Kammer einen solchen von 10—25 mm Wasser beobachtet. Auch in den Vorhöfen kann unter denselben Umständen (geöffnetem Brustkasten) ein negativer Druck nachgewiesen werden (DE JAGER u. a.).

Es gelingt aber nur bei kräftig arbeitenden Herzen, eine solche Ansaugung zu demonstrieren. Wenn die Herzbewegung schwach ist und das Herz sich bei der Zusammenziehung nicht mehr gut entleert, nimmt die Saugwirkung beträchtlich ab. Welche Kräfte es sind, die diese Ansaugung zustande bringen, ist noch nicht völlig aufgeklärt; mehrere Bedingungen, welche alle selbstverständlich im Herzen selbst liegen, können hier mitwirken, und es ist bei dem Stande unseres heutigen Wissens nicht möglich, ihre relative Bedeutung mit irgend welcher Bestimmtheit festzustellen. Wir werden sie daher nicht näher erörtern.

Eine übermäßige Füllung der linken Herzkammer wird durch die Dicke ihrer Wand wesentlich verhindert. Bei der rechten Kammer ist die Wand zu dünn, um einer sehr verstärkten Blutzufuhr den genügenden Widerstand zu leisten; dadurch aber, daß die Höhle der rechten Kammer in verschiedenen Höhen von Muskelbalken durchzogen ist, wird der Gefahr einer zu starken Erweiterung, zum Teil wenigstens, vorgebeugt.

Übrigens spielt auch der Herzbeutel hierbei eine bedeutende Rolle, wie dies unter anderem aus folgender Beobachtung hervorgeht. Ein Katzenherz faßte bei unversehrtem Herzbeutel 12 cem; wenn der Herzbeutel durchschnitten wurde, konnten bei demselben Druck noch 11 cem in das Herz (hauptsächlich den rechten Vorhof und die rechte Kammer) hineingetrieben werden. Auch bei normalem Kreislauf dringt das Herz während der Diastole durch einen in den Herzbeutel gemachten Schlitz hervor.

Endlich ist zu bemerken, daß bei der rechten Atrioventrikularklappe eine relative Insufficienz nach Eröffnung des Herzbeutels eintritt. Durch die Stütze, welche dieser dem Herzen erteilt, wird also der Schluß dieser Klappe gesichert (BARNARD).

§ 8. Die Kraft und Arbeit des Herzens.

a. Die Kraft des Herzens.

Wir haben bereits gesehen, daß die linke Kammer bei ihrer Systole auf das Blut einen Druck von 200 mm Hg und mehr auszuüben vermag. Auf der inneren Wand der Kammer lastet also ein Druck von dieser Größe. Da die Kammer sich dessenungeachtet zusammenziehen kann, muß ihre Kraft überall genügen, um dem betreffenden Maximaldruck das Gleichgewicht zu halten. Mit anderen Worten, die Kraft jedes Quadratcentimeters der inneren Oberfläche der linken Kammer ist der Schwere einer Quecksilbersäule von 1 qcm Basis und einer dem in Hg gemessenen Maximaldruck entsprechenden Höhe gleich. Nehmen wir an, daß der Maximaldruck etwa 200 mm Hg beträgt, so ist die Kraft der linken Herzkammer für jeden Quadratcentimeter ihrer inneren Oberfläche

$$200 \text{ mm} \times 100 \text{ qmm} \times 13.6 = 272 \text{ g.}$$

Es ist kaum von Nutzen, die gesamte Kraft der linken Kammer zu berechnen, da es nicht möglich ist, mit genügender Genauigkeit die Größe ihrer inneren Oberfläche bei maximalem systolischem Druck zu bestimmen. — Bei fortschreitender Kontraktion wird die zurückbleibende Kraft eines kontrahierten Muskels immer geringer. Beim Herzen wird dies dadurch kompensiert, daß zu derselben Zeit auch die innere Oberfläche der Kammer abnimmt.

Da der maximale Druck in der rechten Kammer etwa 30 mm Hg beträgt, würde die Kraft der rechten Kammer pro Quadratcentimeter innere Oberfläche = 40.8 g sein.

b. Die Arbeit der Herzkammern.

Nach TORRICELLIS Theorem ist die Geschwindigkeit v einer durch einen gewissen Flüssigkeitsdruck (H) in Bewegung versetzten Flüssigkeit, die durch ein Loch im Boden des Gefäßes ausströmt,

$$v = \sqrt{2gH}, \quad 1)$$

wo g die Acceleration der Schwerkraft bezeichnet.

Die lebendige Kraft LK dieser Flüssigkeit ist

$$LK = \frac{1}{2}mv^2$$

oder, wenn wir den Wert für v^2 aus (1) einsetzen = mgH , wo m die Masse der Flüssigkeit bezeichnet. Die Masse aber bedeutet das Gewicht eines Körpers durch die Acceleration der Schwerkraft g . Wir erhalten also, da $p = mg$ das Gewicht des Körpers ist,

$$\frac{1}{2}mv^2 = mgH = pH.$$

Wenn wir annehmen, daß die Kammer keinen äußeren Widerstand zu überwinden hätte, sondern daß das Blut frei ausströme, so würde ihre Arbeit A demnach

$$A = \frac{mV^2}{2} = \frac{pV^2}{2g} = pH,$$

wo V die Geschwindigkeit bezeichnet, welche das Blut unter dem Einfluß einer der Kraft des Herzens entsprechenden Druckhöhe H erhalten sollte.

Nun muß aber die Herzkammer das Blut unter einem großen Widerstand hinaus-treiben, so daß nur ein Teil der Herzkraft dazu verwendet wird, dem Blut eine gewisse Geschwindigkeit zu erteilen. Dieser Teil der Herzarbeit ist, den oben dargestellten Betrachtungen gemäß,

$$\frac{1}{2}mv^2 = \frac{\rho v^2}{2g} = \rho h,$$

wo v die Geschwindigkeit bedeutet, mit welcher die während der Systole ausgetriebene Blutmenge in die Aorta, bezw. in die Lungenarterie strömt, und h die Druckhöhe, welche einer ohne Widerstand ausströmenden Flüssigkeit die Geschwindigkeit v gibt.

Der Teil der Herzarbeit, welcher zur Überwindung des Widerstandes verbraucht wird, ist also die Differenz zwischen der ganzen Arbeit und der soeben bestimmten, nämlich

$$\rho H - \rho h = \rho (H - h) = \rho R.$$

Dieser Widerstand R ist dem mittleren arteriellen Druck gleich. Die Arbeit jeder Herzkammer wird also durch folgende Formel ausgedrückt:

$$A = \rho R + \frac{\rho v^2}{2g}.$$

Um die Arbeit der linken Kammer zu berechnen, müssen wir also den Druck und die Geschwindigkeit des Blutes in der Aorta, sowie die bei jeder Systole herausgetriebene Blutmenge bestimmen.

Über die Größe des Blutdruckes und die Geschwindigkeit des Blutes in der Aorta werde ich im folgenden Abschnitt näher berichten und schicke nur voraus, um die Rechnung ausführen zu können, daß der mittlere Druck auf etwa 150 mm Hg und die Geschwindigkeit auf etwa 0.5 m pro 1 Sekunde geschätzt werden können.

Zur Zeit ist es nicht möglich, mit irgend welcher Bestimmtheit anzugeben, wie groß die bei jeder Systole aus dem Herzen ausgetriebene Blutmenge beim Menschen ist. Man hat versucht, diese Quantität aus der vom Säugetierherzen ausgetriebenen Blutmenge zu berechnen. Die an diesem gemachten Bestimmungen sind aber zum großen Teil entschieden unrichtig, da sie nach prinzipiell fehlerhaften Methoden ausgeführt sind. Es liegen jedoch einige Bestimmungen vor, welche Werte ergeben haben, die annähernd richtig sein dürften.

Da aber diese Bestimmungen nur wenig zahlreich sind, ist es zur Zeit nicht möglich, aus denselben eine für den Menschen gültige Berechnung auszuführen. Auch weichen die Resultate, welche verschiedene Autoren bei einer derartigen Berechnung erhalten haben, sehr beträchtlich voneinander ab, von einem Minimum von 45 g bis auf ein Maximum von 188 g. Jedenfalls erscheint es am wahrscheinlichsten, daß das Pulsvolumen des Menschen etwa 50–100 g beträgt.

Wenn wir diese Werte in die oben angeführte Formel einsetzen, so erhalten wir als Grenzwerte für die Arbeit, welche notwendig ist, um die Blutmenge gegen den Aortadruck auszutreiben

$$50 \times 0.150 \times 13.6^1) = 102.0 \text{ g-m}$$

$$\text{oder } 100 \times 0.150 \times 13.6 = 204.0 \text{ g-m.}$$

¹⁾ Spezifisches Gewicht des Quecksilbers.

Die Arbeit, die der ausgetriebenen Blutmasse eine Geschwindigkeit von 0.5 m erteilt, beträgt bezw. $\frac{50 \times 0.5^2}{2 \times 9.8} = 0.64$ oder $\frac{100 \times 0.5^2}{2 \times 9.8} = 1.28$ g-m. Die Gesamtarbeit der linken Kammer bei ihrer Systole wäre also 102.64 bis 205.28 g-m.

Wir sehen, daß die Arbeit der Kammer zum weit größten Teil dazu benutzt wird, den Widerstand im Gefäßsystem zu überwinden, und daß nur ein ganz kleiner Teil dazu gebraucht wird, der Blutmasse die stattfindende Geschwindigkeit zu erteilen. Und dies Ergebnis ist vollständig sicher, trotz der sehr willkürlichen Zahlen, die wir unserer Berechnung zugrunde gelegt haben, denn auf das gegenseitige Verhältnis der beiden Faktoren übt die systolisch herausgetriebene Blutmenge keinen Einfluß, und auch dann, wenn wir die Blutgeschwindigkeit in der Aorta viel größer und den Blutdruck daselbst viel geringer schätzen, so wird dennoch der Faktor ρR vielmal größer als der Faktor $\frac{\rho v^2}{2g}$.

Für die rechte Kammer besitzen wir gar keine Bestimmungen über die bei der Systole herausgetriebene Blutmenge. Indessen können wir voraussetzen, daß das Pulsvolumen derselben dem der linken Kammer gleich kommt. Denn die linke Kammer treibt ja das Blut durch die Gefäße des großen Kreislaufs nach dem rechten Vorhof, und die rechte Kammer treibt es durch die Lungen nach dem linken. Würden die beiden Kammern im allgemeinen — wir sehen hier von zufälligen Störungen ganz ab — nicht ebensoviel Blut bei der Systole oder in der Zeiteinheit hinaustreiben, so wäre die natürliche Folge davon die, daß das Blut sich irgendwo im Gefäßsystem stauen würde, was ja bekanntlich nicht der Fall ist. Unter der Annahme, daß der mittlere Druck in der Lungenarterie beim Menschen wie beim Hunde gleich 20 mm Hg ist, erhalten wir für die Arbeit der rechten Kammer 14.24 bis 28.48 g-m.

Wie die Arbeit des Herzens von Vorgängen in den Gefäßen und von der Blutfüllung der Gefäßhöhle abhängig ist, werden wir im Zusammenhang mit der Darstellung der Blutbewegung in den Arterien näher erörtern.

§ 9. Die Eigenschaften des Herzmuskels.

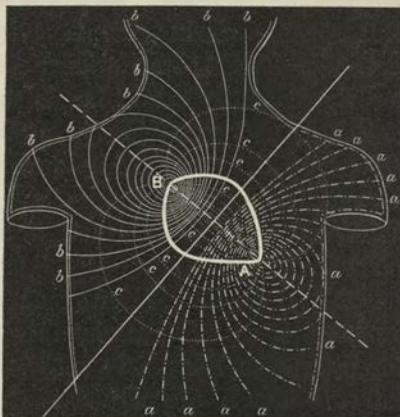
a. Die Natur der Herzkontraktion.

Wenn man die Kontraktionskurve eines blutleeren Herzens graphisch registriert, so bemerkt man eine unverkennbare Ähnlichkeit mit einer gewöhnlichen von einem einzelnen Reiz hervorgerufenen Muskelzuckung. Im Aktionsstrom des Herzens (vgl. S. 56) haben wir ein Mittel, diese Folgerung näher zu prüfen. Man kann diese Untersuchung auch am Menschen ausführen, wenn man symmetrische Punkte seiner Körperoberfläche mit einem Galvanometer verbindet. Die bei der Herztätigkeit stattfindenden elektrischen Ströme verbreiten sich nämlich nach den gewöhnlichen Gesetzen durch den ganzen Körper (vgl. Fig. 61). Figur 62 stellt die Aktionsströme des Menschenherzens dar; sie ist aus den Ausschlägen des Kapillarelektrometers konstruiert: ein Ausschlag nach oben bedeutet, daß die Herzbasis negativ im Verhältnis zur Herzspitze ist. Mit der starken Erhebung (*R*) beginnt die Kammerkontraktion; ihr folgt ein negativer Ausschlag (*S*), Spitze negativ gegen die Basis, und endlich nach einer Weile ein zweiter positiver Ausschlag (*T*), Basis negativ gegen die Spitze.

Aus der Kurve der elektrischen Schwankungen können wir schließen, daß die Kontraktion an der Kammerbasis beginnt, sich von dort nach der Spitze fortpflanzt; eine Zeit lang (ein Teil des Abschnittes zwischen *S* und *T*) ist die Kammer in allen ihren Teilen gleichmäßig kontrahiert, und Basis und Spitze zeigen fast keine Potentialdifferenz. Die Kontraktion hört aber früher an der Spitze als an der Basis auf — was aller Wahrscheinlichkeit nach mit dem in sich zurückkehrenden Verlauf der Muskelfasern zusammenhängt — und die Basis wird wiederum negativ gegen die Spitze. Das Zeitintervall zwischen Beginn von *R* und Ende von *T* ist etwa 0.32 Sekunde, was der Dauer einer Kammerstoyole ziemlich gut entspricht.

Aus diesem allen geht in der Tat hervor, daß die Kammerstoyole einer einfachen Muskelzuckung gleichzustellen ist und nicht als eine summierte Zuckung aufgefaßt werden kann (näheres vgl. Kap. XV).

Vor diesen, der Kammerkontraktion entsprechenden elektrischen Schwankungen hat man auch einen kleinen zweiphasischen Aktionsstrom beobachtet (Fig. 62, *PQ*), der aller Wahrscheinlichkeit nach von der Vorhofskontraktion bedingt ist. Derselbe dauert nur etwa 0.13 Sekunde (EINTHOVEN). — Bei bloßgelegten Säugetierherzen hat es sich nicht selten herausgestellt, daß die Spitze früher als die Basis tätig wird. Eine völlig befriedigende Erklärung dieser Tatsache steht noch aus.



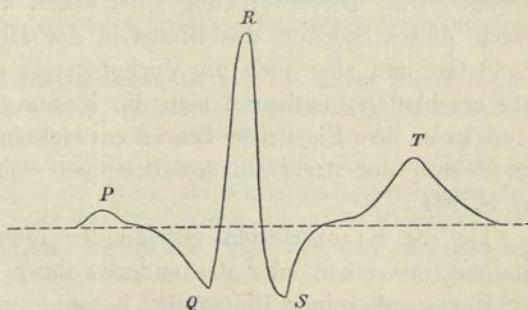
Figur 61. Schematische Darstellung der durch die Aktionsströme des menschlichen Herzens bedingten Spannungsverteilung, nach Waller.

b. Die Ernährung des Herzens.

Seine Blutzufuhr bekommt das Herz durch seine Kranzarterien, über deren Verlauf die anatomischen Lehrbücher nachzusehen sind. Hier sei nur daran erinnert, daß sie nicht miteinander anastomosieren und also sogen. Endarterien darstellen.

Außerdem bekommt die Herzwand von den Herzhöhlen aus Blut durch die Vasa Thebesii, welche durch Kapillaren mit den Kranzgefäßen (Arterien und Venen), sowie durch etwas weitere Gefäße mit den Venen in Verbindung stehen.

Die Kapillarnetze des Herzens sind sehr dicht und außerdem gehen kleinste Gefäße (Kapillaren) aus relativ großen Stämmen direkt hervor. Namentlich dort, wo mehrere Muskelfasern zusammenstoßen, finden sich spiralig gewundene Gefäße, welche geeignet scheinen, die Blutversorgung auch bei Verschiebungen und Gestaltveränderungen zu sichern (HEYNEMANN).



Figur 62. Schematische Darstellung der Aktionsströme des menschlichen Herzens, nach Einthoven.

Betreffend die Art und Weise, wie sich die Blutströmung durch die Kranzgefäße bei den verschiedenen Phasen der Herztätig-

keit verhält, ist folgendes zu bemerken. Bei der Kammerdiastole sind die Gefäße der Herzwand offen und bereiten der Blutströmung kein Hindernis. Wenn sich aber die Kammern zusammenziehen, müssen sie auf die Kapillaren der Herzwand früher oder später einen solchen Druck ausüben, daß die Blutströmung darin eine Zeit lang unterbrochen wird und erst bei beginnender Erschlaffung wieder in Gang kommt. Bei dieser Kompression der Kranzgefäße wird das Blut nach dem rechten Vorhof hin herausgetrieben, und man findet in der Tat, daß die aus den Kranzvenen strömende Blutmenge bei der Systole zunimmt. Die also stattfindende Entleerung der Kranzvenen bewirkt ihrerseits, daß sie bei eintretender Erschlaffung der Herzwand dem Blute einen geringeren Widerstand bieten und sich also leichter wieder füllen.

Diese, durch die Bewegungen des Herzens veranlaßten Variationen der Gefäßweite, zu welchen eine im Beginn der Systole stattfindende Erweiterung der arteriellen Blutgefäße möglicherweise noch hinzuzufügen ist, bewirken, daß die durch die Kranzgefäße strömende Blutmenge beim schlagenden Herzen größer ist als beim stillstehenden, und zwar in einem um so höheren Grade, je stärker oder frequenter die Herzschläge sind (PORTER, LANGENDORFF). Dagegen kann die Durchblutung des (s. unten S. 222) bei aufgehobener Koordination der Herzmuskelfasern flimmernden Herzens sogar stärker sein als beim normal schlagenden, was vielleicht dadurch bedingt ist, daß jetzt keine Kompression der Kranzgefäße stattfindet, während die wogenden Bewegungen der Herzmuskelfasern in Art einer leichten Massage die Blutdurchströmung erleichtern (LANGENDORFF). Durch einen stärkeren inneren Druck und dadurch hervorgerufene Dehnung des Herzens wird, auch beim schlagenden Herzen, die durchströmende Blutmenge herabgesetzt (HYDE).

Die Entleerung der Kranzvenen wird durch die Kontraktion des rechten Vorhofes verhindert, indem dadurch die Mündung des gemeinsamen Sinus verengt wird. Diese Wirkung wird durch die Valvula Thebesii unterstützt. Durch dieses Stocken des Blutes in der Herzwand wird ihre Erweiterung begünstigt und also auch die Vorhofsystole erleichtert. Wenn nun die Vorhöfe erschlaffen, entleeren sich die Kranzvenen wieder, und die Kammerwand kann ihre Elastizität besser entwickeln, was für den schnell erfolgenden Schluß der Atrioventrikularklappen von Bedeutung ist (v. VINTSCHGAU; vgl. S. 201).

Da die Kranzarterien miteinander nicht anastomosieren, wird durch Bindung des einen oder des anderen ihrer Äste der entsprechende Bezirk der Herzwand seiner Blutzufuhr beraubt, und in demselben tritt alsdann eine Koagulationsnekrose ein. Bei einem solchen Bezirk bleibt indes das Kontraktionsvermögen noch wenigstens 11 Stunden erhalten, und bei Tieren, welche die Bindung eines größeren Arterienastes gut vertragen, waren die Frequenz und der Rhythmus der Herzschläge, ebenso wie die Herztöne noch nach 36—54 Stunden durchaus normal (BAUMGARTEN). Kleinere, begrenzte Anämieen werden überhaupt gut vertragen.

Daß der Herzmuskel, wenn ein größerer Ast der Kranzarterien undurchlässig wird, endlich sterben muß, ist selbstverständlich. Was aber schwer zu deuten ist, ist der Umstand, daß die Koordination der Herzmuskelfasern bei der Ligatur eines großen Arterienastes außerordentlich schnell, schon innerhalb 100—120 Sekunden aufhört, und das Herz in fibrilläre Zuckungen verfällt, und zwar auch in dem Falle, wenn die Ligatur vor dem Eintritt dieser Störung aufgehoben wird (COHNHEIM und v. SCHULTHESS-RECHBERG). Da man indes sehr oft Fällen begegnet, wo eine solche plötzliche Störung der Herztätigkeit nach Aufhebung der Blutzufuhr nicht eintritt, hat man vielfach angenommen, daß dieselbe auf irgend welche Nebenverletzungen der Kammerwand zurückzuführen sei. Dem gegenüber hat aber PORTER darauf hingewiesen, daß fibrilläre Kontraktionen auch in dem Falle erscheinen, wenn die Blutströmung in eine Kranzarterie ohne jegliche Verletzung der Kammerwand aufgehoben wird, und tritt also entschieden dafür ein, daß die betreffende Störung durch mangelhafte Ernährung des Herzmuskels bedingt sei. Daß solche Kontraktionen nicht bei allen Todesarten auftreten, erklärt er dadurch, daß das Herz von fibrillären Kontraktionen nur dann angegriffen wird, wenn die Ernährungsstörung ein Herz trifft, das gegen einen großen Widerstand arbeitet. Wenn dagegen der Widerstand kein großer ist (und allmählich abnimmt), würde auch die Kontraktilität des Herzmuskels stetig, obwohl allmählich abnehmen, und wenn endlich das Herz still steht, würde die zurückgebliebene Kontraktilität nicht mehr genügen, um deutlich ausgesprochene fibrilläre Kontraktionen bewirken zu können.

Ob diese Erklärung in allen Punkten das Richtige getroffen hat, dürfte zur Zeit noch nicht bestimmt entschieden werden können.

Nicht allein durch die Kranzarterien, sondern auch durch die Vasa Thebesii kann der Herzmuskel seine Nahrung bekommen. Daß die durch letztere zu erzielende Speisung unter Umständen wenigstens genügt, um rhythmische Kontraktionen eine ziemlich lange Zeit hindurch zu unterhalten, geht aus Versuchen an ausgeschnittenen Herzen hervor. Dasselbe gilt auch von der künstlichen Blutzufuhr durch die Kranzvenen (PRATT).

Am vom Körper isolierten Kaltblüterherzen ist es, wie schon längst bekannt, möglich, eine andauernde Tätigkeit durch künstliche Blutströmung zu unterhalten (LUDWIG). Später haben NEWELL MARTIN und LANGENDORFF dasselbe auch am isolierten Herzen warmblütiger Tiere erzielt. Zu diesem Zwecke leitet man durch eine herzwärts eingebundene Kanüle Blut in die Aorta, die Semilunarklappen werden durch den Druck des Blutes geschlossen, und das Blut strömt durch die Kranzgefäße zum rechten Vorhof, von welchem es abfließt. An solchen Präparaten sind zahlreiche wichtige Beobachtungen über die Art und Weise, wie das vom zentralen Nervensystem und den Gefäßen getrennte Herz unter verschiedenen Verhältnissen arbeitet, sowie über die Einwirkung, welche verschiedene Agentien auf die Leistungen des Herzens ausüben, gemacht worden.

Indes ist es, um ein isoliertes Herz stundenlang pulsierend zu erhalten, nicht nötig, Blut als Spülflüssigkeit zu benutzen, denn zu diesem Zwecke genügt sowohl bei Kaltblütern (RINGER) als bei Warmblütern (LOCKE) auch eine Lösung von gewissen anorganischen Bestandteilen (etwa $0.1 \frac{0}{100} \text{NaHCO}_3$,

0.1⁰/₁₀₀ CaCl₂, 0.075⁰/₁₀₀ KCl, 8⁰/₁₀₀ NaCl), nur muß bei Warmblütern die Flüssigkeit mit Sauerstoff gesättigt sein. Durch Zusatz von einer geringen Menge Dextrose entfaltet dieses künstliche Serum eine noch kräftigere Tätigkeit.

Die Bedeutung dieser Substanzen ist schon oben (S. 30) kurz besprochen. Hier sei nur hinzugefügt, daß die günstige Einwirkung des NaHCO₃ zum Teil von seiner CO₂ bedingt sein dürfte, denn die Kohlensäure steigert, bei genügender Zufuhr von Sauerstoff, tatsächlich die Energie des isolierten Froschherzens (GÜTHLIN).

Endlich hat man beim Leiten von Gasen (Sauerstoff, Wasserstoff) durch das ausgeschnittene Säugetierherz bis zu etwa einer Stunde ganz normale Kontraktionen beobachtet (MAGNUS). Vielleicht spielt hier die Fortführung der überschüssigen Kohlensäure die wesentliche Rolle.

In hohem Grade merkwürdig ist die große Lebensfähigkeit des ausgeschnittenen Herzens. Bei künstlicher Durchströmung mit der obengenannten Lösung (und Dextrose) bekam KULIABKO noch fünf Tage nach dem Tode des Tieres deutliche Kontraktionen des ganzen Kaninchenherzens. Auch gelang es ihm, das Herz eines vierjährigen an Pneumonia duplex und Catarrhus intestinalis gestorbenen Knaben nach 20 Stunden vollständig zu beleben.

Übrigens ist die Lebensfähigkeit der verschiedenen Herzabteilungen sehr verschieden. Beim Absterben des Herzens stellt zuerst die linke Kammer, dann die rechte ihre Bewegung ein. Noch lange nach eingetretenem Stillstand der Kammern fahren die Vorhöfe fort zu schlagen, endlich hören die Pulsationen des linken Vorhofes und zuletzt die des rechten auf. Immer bleiben aber noch eine Zeit lang die Kontraktionen der zentralen Venen bestehen. Erst wenn diese auch aufhören, ist das ganze Herz gestorben.

Wenn dem Herzen die Sauerstoffzufuhr abgeschnitten wird, so werden die Herzschläge, je nachdem die Erstickung fortschreitet, seltener, und es treten verschiedene andere Veränderungen der Herztätigkeit ein, welche jedoch hier nicht besprochen werden können. Indes ist zu bemerken, daß das Herz, besonders bei den Kaltblütern, eine merkwürdige Widerstandskraft gegen den Sauerstoffmangel besitzt (vgl. S. 33).

c. Das Verhalten des Herzmuskels bei direkter Reizung.

Wenn man den Herzmuskel mit Induktionsströmen verschiedener Stärke reizt, so findet man, daß er entweder gar nicht oder auch maximal zuckt (BOWDITCH). Der Herzmuskel gibt also entweder alles oder nichts, während die Kontraktion der Skelettmuskeln je nach der Stärke der Reizung größer oder kleiner ist.

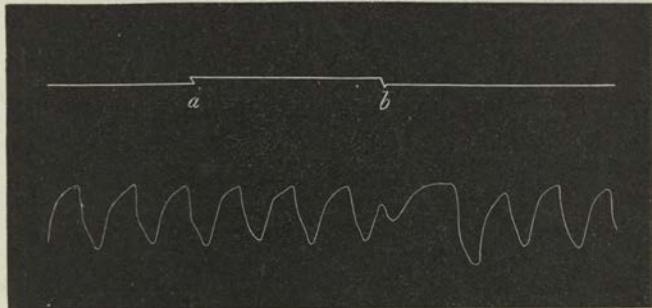
Eine Ausnahme von dieser Regel bildet das Herz von *Homarus americanus*, welches sich bei verschiedener Reizstärke ganz wie die Skelettmuskeln verhält.

Als eine weitere Eigentümlichkeit des Herzmuskels muß hervorgehoben werden, daß derselbe sowohl bei Kaltblütern als bei Säugetieren während seiner Kontraktion bis zum Maximum der Verkürzung

unerregbar ist, d. h. alle Reize, welche ihn während dieser Periode treffen, bleiben ohne Wirkung (MAREY). Erst nach erreichtem Kontraktionsmaximum wird der Herzmuskel wieder erregbar, und eine dann zugeführte Reizung ruft nun eine Extrakontraktion hervor, welche um so größer ist, je später in der Diastole die Reizung stattfindet. Nach dieser Extrakontraktion erscheint eine längere („kompensatorische“) Pause als gewöhnlich, und die erste nach der Pause folgende Zusammenziehung ist beträchtlich verstärkt. Je kleiner die Extrakontraktion, um so größer ist die nach der Pause folgende und umgekehrt. Nach der interkurrenten Pause und der davon hervorgerufenen Extrakontraktion tritt also eine Kompensation ein, wodurch sowohl die Frequenz der Herzschläge als auch die Größe der Herzarbeit konserviert wird (vgl. Fig. 63).

Die kompensatorische Pause tritt nur bei denjenigen Herzabteilungen auf, welche infolge einer von anderen Herzteilen ihnen zugeführten Reizung pulsieren, und erscheint also nicht z. B. beim

Venensinus des Froschherzens. Zur Erklärung dieses Unterschiedes stellt man sich vor, daß die Reizung des Venensinus an sich kontinuierlich ist, aber diskontinuierliche Reizungen den übrigen Herzabteilungen entsendet. Wenn nun die Kammer im Verlaufe einer hervorgerufenen Extrakontraktion von einer solchen ihr zugeführten Reizung getroffen wird, so ist sie nach dem



Figur 63. Direkte Reizung des isolierten Katzenherzens, nach Langendorff. Von links nach rechts zu lesen; Systole nach abwärts. Die Reizung bei *a* im Anfang der Systole bleibt unwirksam. Die Reizung bei *b*, mitten in der Diastole, hat eine Extrazuckung zur Folge. Man erkennt weiter die kompensatorische Pause und ferner auch die beträchtliche Verstärkung, welche die dieser Pause zunächst folgende Systole zeigt.

schon Ausgeführten nicht erregbar und wird sich nur bei der folgenden Reizung kontrahieren. Beim Sinus ist das Verhalten ein ganz anderes: sobald die Extrazuckung ihr Maximum erreicht hat, wird er durch die stetige Reizung wieder erregt und führt ohne eine Extrapause wieder die systolische Kontraktion aus.

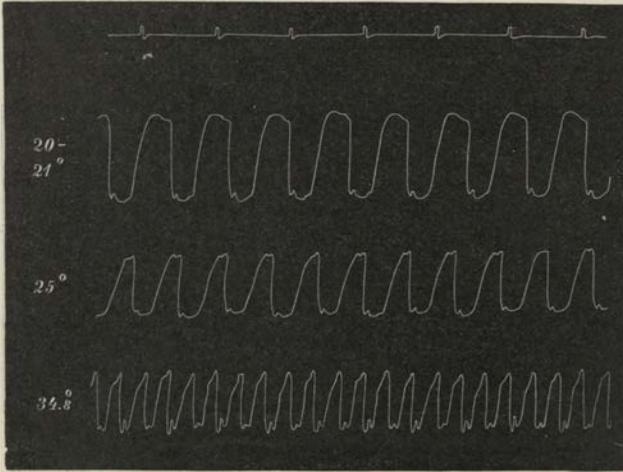
Die Unempfindlichkeit des Herzmuskels für Reize, welche ihn während der Systole treffen, stellt den Grund dar, weshalb er bei schnell nacheinander folgenden Reizungen nicht, wie der Skelettmuskel, zu einem wirklichen Tetanus gebracht werden kann: da alle während der Systole ihn treffenden Reize vollkommen unwirksam sind, kann ja keine Superposition und Summation von Reizwirkungen entstehen.

Diese Regel ist indes nicht ausnahmslos richtig. Durch gleichseitige Reizung des Vagus und des Venensinus konnte O. FRANK beim Froschherzen einen wirklichen Tetanus nachweisen; dasselbe hat WALTHER bei Reizung des Muskarin-vergifteten Froschherzens beobachtet. Im letzteren Falle war aber infolge des Giftes das refraktäre Stadium des Herzens verkürzt und dadurch ein Hindernis für das Zustandekommen eines Tetanus tatsächlich ausgeschaltet.

Bei elektrischer Reizung gerät das Säugetierherz, wenn die Reizung nicht sehr schwach ist, in einen eigentümlichen Zustand: die Kontraktionen sind nicht mehr

koordiniert, es entstehen keine ordentlichen Systolen, sondern statt dessen treten in den beiden Kammern wogende und wühlende Bewegungen auf, die Herzmuskeln spannen sich nicht wie sonst gegenseitig; wegen dieser Inkoordination der Bewegung ist die Kammerwand ganz schlaff, und es wird kein Blut aus der Kammer herausgetrieben. Selbst die von Ganglienzellen freie Spitze des Herzens kann durch elektrische Reizung in diesen Zustand fibrillärer Zuckungen (Flimmern) gebracht werden.

Wenn die Reizung nicht zu stark oder zu lange andauernd gewesen ist, erholt sich das Herz nach Ende derselben in der Regel wieder und fängt nach einem kurzdauernden diastolischen Stillstand wieder an, normal zu schlagen. Nur das Hundeherz bietet eine Ausnahme dar: wenn es einmal in diese fibrillären Zuckungen verfallen ist, stellen sich im allgemeinen keine regelmäßigen Schläge wieder ein. Indessen ist auch bei diesem Herzen eine Restitution möglich, z. B. durch Erwärmen auf 45° C., bei tiefer Chloralvergiftung, und vor allem durch künstliche Zirkulation durch die Kranzgefäße des Herzens (vgl. auch oben S. 72).



Figur 64. Isoliertes Katzenherz, nach Langendorff. Einfluß der Temperatur des strömenden Blutes. Von links nach rechts zu lesen.

Über die sonstigen Eigenschaften des Herzmuskels hat man am ausgeschnittenen Herzen noch vielerlei Erfahrungen gemacht, welche indes hier nicht näher besprochen werden können. Ich will nur auf folgende Eigentümlichkeiten aufmerksam machen.

Die Frequenz der Herzschläge verändert sich bei verschiedener Temperatur in der Weise, daß sie bei höherer Temperatur

größer, bei niedriger geringer wird, so ist z. B. die Frequenz bei 40° C. viermal größer als bei 15° C. Mit der Abnahme der Frequenz steigt bis zu einer gewissen Grenze der Umfang der Kontraktionen, und zu gleicher Zeit wird ihr Zuckungsverlauf träger und ausgedehnter (s. Fig. 64).

Die Blutmenge, welche die linke Kammer bei jeder Systole hinaus treibt, ist vom venösen Zufluß bedingt: je größer dieser ist, um so mehr Blut wird vom Herzen herausgetrieben, jedoch wächst die herausgetriebene Blutmenge nicht dem venösen Zufluß proportional, sondern langsamer.

Die Menge des durch die Kranzgefäße strömenden Blutes übt auf die Pulsfrequenz nur einen geringen Einfluß, hat dagegen für die Stärke der Herzschläge eine große Bedeutung. Wenn das Herz keine Arbeit zu leisten hat, hat es nur eine sehr geringe Blutmenge nötig.

§ 10. Die Ursache der rhythmischen Tätigkeit des Herzens.

Bei den warmblütigen Tieren entwickeln sich von den beiden Abteilungen des aus den Herzästen des Vagus und des Sympathicus gebildeten Plexus cardiacus unter anderem direkte Zweige nach der Wand der Vorhöfe sowie die Plexus coron. dext. und

sin. Die Nervenfasern dieser Geflechte sind mit zahlreichen Ganglien versehen, und auch die aus denselben auf die Vorhöfe und Kammern ausstrahlenden Zweige sind von kleinen Ganglien durchsetzt.

Am Herzen selbst sind Ganglienzellen in folgenden Lokalitäten gefunden worden: in den Vorhöfen teils um die Öffnungen der großen Venen herum, teils in der Peripherie der Scheidewand, teils auch, obgleich in geringerer Zahl, in der äußeren Wand; an der Atrioventrikulargrenze, insbesondere an der Umrandung der Aorta und der Pulmonalis im Niveau ihrer Semilunarklappen; im obersten Teil der Kammern.

Feine Nervenetze umspinnen sehr reichlich die Muskelfasern aller Herzabschnitte.

Wie aus dem schon Ausgeführten hervorgeht, besitzt das Herz die Eigenschaft, ganz unabhängig vom zentralen Nervensysteme Arbeit zu leisten.

Um die Ursachen dieser Eigentümlichkeit festzustellen, haben wir in erster Linie das Verhalten der einzelnen Herzabschnitte, wenn sie vom ganzen Herzen isoliert werden, zu untersuchen. Hierbei werde ich hauptsächlich die am Säugetierherzen hervortretenden Erscheinungen berücksichtigen, weil eine nähere Erörterung der am Kaltblüterherzen beobachteten gar zu viel Raum beanspruchen würde.

Man kann durch einen kleinen, in die Vorhöfe eingeführten durchlöcherten Stab, an welchem von außen auf beiden Seiten entsprechend gekrümmte Schienen angebracht werden, ohne daß eine Blutung entsteht, jede nervöse und muskulare Verbindung zwischen Vorhöfen und Kammern aufheben. Trotzdem fahren die Kammern ohne Unterbrechung fort zu pulsieren.

Bei diesem Versuche ist die Abklemmung ganz nahe der Vorhofsgrenze angebracht gewesen. Da nun alle die Nerven, welche längs der großen Arterien zum Herzen laufen, centripetalleitend sind (WOOLDRIDGE), und außerdem die erwähnte Erscheinung auch in dem Falle hervortritt, daß die großen Arterien dicht über dem oberen Rande der Semilunarklappen abgequetscht wurden, so folgt, daß der abgetrennte Teil des Herzens, d. h. die Kammern und ein ganz kleiner Teil der Vorhöfe in sich selbst alle Bedingungen einer rhythmischen Tätigkeit besitzt.

Man kann aber noch weiter gehen. PORTER ist es gelungen, durch künstliche Zirkulation durch die Kranzarterien isolierte Stückchen der Kammerwand, die nur durch den Arterienast mit dem übrigen Herzen zusammenhängen, in regelmäßiger Schlagfolge zu unterhalten. Wir können also den soeben ausgesprochenen Satz dahin erweitern, daß jedes Stück der Kammerwand alle Bedingungen einer rhythmischen Tätigkeit besitzt.

Bei diesen Versuchen begegnet man aber der Erscheinung, daß die Schlagfolge der abgetrennten Herzabschnitte wesentlich geringer ist als die des ganzen Herzens, bzw. der nach der Abtrennung der Kammern zurückgebliebenen Abschnitte.

Unter normalen Verhältnissen wird also die Schlagfolge der Kammern vom Rhythmus derjenigen Herzabschnitte bestimmt, welche die Herzsystole einleiten (die venösen Ostien der Vorhöfe; vgl. S. 196).

Daß hier irgend eine Art von chemischer Reizung vorliegt, ist im höchsten Grade wahrscheinlich, und wir haben wohl dieselbe vor allem in den bei der Tätigkeit dieser Abschnitte gebildeten Stoffwechselprodukten zu suchen. Wenn dem so ist, so folgt, daß die anorganischen Bestandteile, welche wie oben bemerkt in einer künstlichen Nährflüssigkeit zum Unterhalt der Herztätigkeit notwendig sind und ja auch im Blute vorkommen, nicht als wirkliche Erreger des Herzschlages betrachtet werden dürfen.

Da der Bau des Herzmuskels mit dem der Skelettmuskeln wesentlich übereinstimmt, diese aber normal nur unter dem Einfluß einer vom zentralen Nervensystem ihnen zugeführten Reizung in Tätigkeit treten, stellte man sich lange allgemein vor, daß die Kontraktionen des Herzens nicht von einer spezifischen Eigentümlichkeit seiner Muskelfasern bedingt wären, sondern von den intrakardialen Ganglienzellen ausgelöst würden. Eine besonders wichtige Stütze fand diese Auffassung darin, daß diese Zellen vor allem in denjenigen Herzabschnitten nachgewiesen wurden, von welchen aus die Herzsystole beginnt.

Demgegenüber ist in neuerer Zeit in erster Linie von GASKELL und ENGELMANN die Ansicht vertreten worden, daß die spontanen Kontraktionen des Herzens myogenen Ursprunges sind und ihr Entstehen einer besonderen Eigenschaft des Herzmuskels verdanken.

Als Beweisgründe dieser Auffassung wurden unter anderem folgende Tatsachen herbeigezogen. Der Venensinus beim Frosch enthält einen großen Ganglienhaufen, das REMAKSche Ganglion, welches der ganglionären Hypothese nach vielfach als Führer des Herzschlages angenommen worden ist. Nun findet man aber, daß von jeder beliebigen Stelle des Sinusgebietes aus normale Herzpulsationen ausgelöst werden können — das Sinusganglion wäre demnach hierzu nicht unbedingt notwendig. Beim Frosche gehen in der Norm die Kontraktionswellen wahrscheinlich nicht vom eigentlichen Sinus, sondern von den großen Venen aus. Diese pulsieren, wenn sie von dem übrigen Herzen isoliert sind, spontan weiter, und zwar auch wenn die abgetrennten Partien ganz ganglienfrei sind. Dasselbe gilt übrigens auch von dem Bulbus arteriosus des Froschherzens, an welchem keine Ganglienzellen vorhanden sind. — Ferner hat man in dem Herzen höherer Wirbelloser wie in den spontan pulsierenden Venen der Flughaut der Fledermäuse trotz eifriger Nachforschung nie Ganglienzellen gefunden. — Zur Zeit, wo noch keine Nerven- und Muskelzellen im Herzen des Säugetierembryos differenziert sind, klopft dasselbe schon in charakteristischer Weise.

Alle diese und noch andere Umstände zeigen, daß eine rhythmische automatische Tätigkeit kontraktile Gewebe auch ohne die Beteiligung von Ganglienzellen zustande gebracht werden kann, und es ist daher an und für sich nicht unmöglich, daß die Automatie des vollständig entwickelten

Wirbeltierherzens myogenen Ursprunges wäre. Dafür spricht auch die große Lebensfähigkeit des Herzens sehr kräftig, denn nach allem, was wir über die Ganglienzellen sonst wissen, gehen sie in viel kürzerer Zeit zugrunde, als das ausgeschnittene Herz seine Fähigkeit rhythmischer Kontraktionen eingebüßt hat.

Die Tatsache, daß diese Fähigkeit bei den verschiedenen Herzabschnitten in einem verschiedenen Grade entwickelt ist, daß einzelne Teile, wie die abgeklemmte Spitze der Herzkammer des Frosches, unter Einwirkung der normalen Reize nie spontan pulsiert, wird der myogenen Hypothese nach unter Hinweis darauf erklärt, daß das allen Herzmuskelzellen ursprünglich eigene Vermögen der Automatie ihnen im Verlauf der späteren Entwicklung im Sinusgebiete erhalten bleibt, während es an anderen Stellen, vor allem an der Herzspitze, zurückgeht.

Die Zahl der Autoren, welche dieser Hypothese beigetreten sind, ist immer größer geworden, was auch angesichts der großen logischen Schärfe, mit welcher sie entwickelt wurde, leicht verständlich ist. Indessen hat auch sie, wie es scheint, noch gewisse Schwierigkeiten zu überwinden, so vor allem die Frage, woher es kommt, daß die örtlich so getrennten Hohl- und Lungenvenen zu einer gleichzeitigen Tätigkeit angeregt werden, und wie die normale Koordination des Herzmuskels und deren Störungen, z. B. bei elektrischer Reizung, Anämie und mechanische Insulte (vgl. S. 221), zustande kommen.

Die letztere Erscheinung hat, meines Wissens, noch keine befriedigende theoretische Deutung gefunden. KRONECKER hat sie allerdings zu einer durch Kontraktion der Kranzgefäße bewirkten Anämie der Herzwand in Bezug bringen wollen; demgegenüber läßt sich aber einwenden, daß ein durch elektrische Reizung zum Flimmern gebrachtes Herz nach Herausnahme und Zerstückelung trotz der fortdauernden Anämie wieder anfängt, rhythmisch zu schlagen; daß das Flimmern durch Injektion von Kaliumchlorid sofort beseitigt wird; daß es gelingt, bei blutleerem, ausgeschnittenem Herzen durch elektrische Reizung fibrilläre Zuckungen zu erzeugen. Die Anämie kann daher nicht die alleinige Ursache des Flimmerns darstellen.

Für die Frage nach der Art und Weise, wie sich die Erregung durch das Herz fortpflanzt, ob dies durch die Muskulatur selbst oder durch die Nervenetze stattfindet, ist die Anschauung über den Ursprung der Herzkontraktionen von maßgebender Bedeutung, denn wenn einmal die myogene Hypothese des Herzschlages richtig ist, so folgt daraus fast notwendig, daß auch die Erregungsleitung muskular sein muß, und umgekehrt.

Wenn man die Herzkammer von den Kranzarterien aus künstlich speist und dieselbe in verschiedene, mit den Arterienästen zusammenhängende Partien zerteilt, welche durch ganz dünne Muskelbrücken miteinander verbunden sind, so kontrahieren sich alle diese Abschnitte synchronisch, gleichviel in welcher Richtung die Schnitte gelegt sind. Nach Durchtrennung der Muskelbrücken hört der Synchronismus auf, und jeder Teil der Kammerwand kontrahiert sich jetzt in seinem eigenen Rhythmus, zeigt aber kein Zeichen von Flimmern (PORTER).

Diese Erscheinung ebenso wie entsprechende Beobachtungen am Froschherzen sind indes nicht als eindeutige Beweise für die muskulare Fortpflanzung der Erregung durch die Herzkammern aufzufassen, da ja die Herzmuskelfasern von Nerven umspinnen sind, welche den betreffenden Synchronismus bedingen und erst bei Durchtrennung der letzten Muskelbrücke ganz ausgeschaltet werden könnten.

Der Übergang der Erregung von den Vorhöfen auf die Kammern machte seiner Zeit der myogenen Auffassung eine große Schwierigkeit. Man stellte sich nämlich vor, daß die Muskulatur dieser beiden Abschnitte vollständig getrennt war. Es zeigte sich aber, daß doch direkte muskulare Verbindungen zwischen beiden vorhanden waren (KENT, HIS jr.) und es konnte also die Erregung ohne Beteiligung von Nerven von den Vorhöfen auf die Kammern übergehen.

Wie oben erwähnt, findet dabei eine gewisse Verzögerung statt, dank deren die Kammersystole erst nach beendigter Vorhofssystole einsetzt. Von dem Standpunkte der ganglionären Hypothese würde diese Verzögerung unschwer erklärt werden können, da man nämlich aus anderen Erfahrungen weiß, daß die Ganglien im allgemeinen die Fortpflanzung einer Erregung verzögern. Aber auch die myogene Hypothese hat sich damit zurecht gefunden, indem sie sich vorstellt, daß die Leitung des motorischen Reizes innerhalb jeder einzelnen Herzabteilung durch die Muskelzellen sehr rasch stattfindet, während die Zellen, welche die Verbindungswege zwischen den einzelnen Abteilungen bilden, nur langsam, in der Weise der glatten oder embryonalen Muskeln leiten.

Ein, wie es scheint, entscheidender Beweis gegen die nervöse Fortpflanzung der Erregung durch das Herz und also eine sehr wichtige Stütze für die myogene Hypothese liegt in folgendem. Wenn man das Froschherz durch leichtes Quetschen am Vorhofe etwas schädigt, so pflanzt sich die Erregung dennoch wie früher durch das ganze Herz fort. Reizt man aber nun den Vagus (s. § 11), so geht die Erregung während der Dauer der Hemmungswirkung nur noch vom Sinus bis zu der gequetschten Stelle und über diese nicht mehr hinaus. Wenn die Erregungsleitung durch ein Nervenetz erfolgte, so müßte, wie dies F. B. HOFMANN ausgeführt hat, die Leitfähigkeit just an den geschädigten Stellen temporär vernichtet werden, was aber nur durch eine Einwirkung der Hemmungsfasern auf die motorischen stattfinden könnte. Derartige Wirkungen sind aber sonst ganz unbekannt und äußerst wenig wahrscheinlich. Dagegen bietet die betreffende Erscheinung gar keine Schwierigkeiten dar, wenn man sich vorstellt, daß die Erregungsleitung rein muskular ist und durch die Einwirkung der hemmenden Nerven auf die beschädigte Muskelstelle unmöglich gemacht worden ist.

Der Synchronismus der beiden Kammern wird nicht durch gleichzeitige Impulse von den Vorhöfen aus, sondern durch deren (muskuläre oder nervöse) Verbindung miteinander zustande gebracht. Wenn sie nämlich voneinander isoliert werden, aber mit den Vorhöfen noch in ununterbrochenem Zusammenhang stehen, so hört der Synchronismus auf, und jede Kammer schlägt in ihrem eigenen Rhythmus (PORTER).

§ 11. Die zentrifugalen Herznerven.

In mannigfacher Weise wird die Tätigkeit des Herzens durch Impulse geregelt, welche dem Herzen von den nervösen Zentralorganen durch den Vagus und den Sympathicus zugeführt werden. Vom Herzen gehen auch zentripetale Nerven aus, welche sowohl das Herz selbst, als auch die Gefäße reflektorisch beeinflussen. Die zahlreichen

Nervenfasern, welche die Muskelnetze des Herzens umspinnen, sind gerade die letzten Verzweigungen dieser Nerven.

Die Bedeutung dieser regulatorischen Einflüsse muß sehr hoch geschätzt werden, wie aus folgenden Erfahrungen von FRIEDENTHAL an einem Hunde, dem sämtliche extrakardialen Nerven bei einseitiger Erhaltung der zentripetalen Lungennerven und der Fasern zum Ösophagus und Magen entfernt wurden, hervorgeht. Das Tier, welches über acht Monate die letzte Operation überlebt hatte und dann einer akuten Strophantusvergiftung erlag, zeigte bei flüchtiger Untersuchung kaum eine Abweichung von dem Verhalten eines normalen Hundes, die Zahl der Herzschläge war nicht merklich gestört usw. Wenn aber dem Tiere eine gewisse Arbeitsleistung zugemutet wurde, traten erhebliche Störungen auf: das Tier war nicht mehr imstande, auch nur einen Kilometer anhaltend im Laufe zurückzulegen, trotzdem es zwei Monate nach der Operation sein Anfangsgewicht wieder erreicht hatte. Die Möglichkeit sogar nur mäßiger Arbeitsleistungen war also fortgefallen.

a. Die hemmenden Herznerven.

Wenn man den Vagus am Halse durchschneidet und dessen peripheren Stumpf mit tetanisierenden Induktionsströmen reizt, so kommt je nach der Stärke der Reizung eine Verlangsamung der Schlagfolge oder ein diastolischer Herzstillstand zum Vorschein. Der Vagus hemmt also die Herzbewegungen. Diese wichtige Entdeckung verdanken wir den Gebrüdern E. H. und E. F. WEBER (1845).

Wenn an einem Tiere die beiden Vagi durchschnitten werden, so stellt sich sogleich eine mehr oder weniger beträchtliche Zunahme der Pulsfrequenz ein. Unter normalen Verhältnissen wird also vom zentralen Nervensystem aus durch den Vagus eine stetige Hemmung auf das Herz ausgeübt, und infolgedessen schlägt das Herz langsamer, als es sonst tun würde.

Der Vagus beeinflusst aber nicht allein die Frequenz der Herzschläge, auch die Stärke derselben wird bei der Vagusreizung verändert, ja unter Umständen kann es sich ereignen, daß die Pulsfrequenz bei der Vagusreizung ganz unverändert bleibt, während die Kontraktionen immer kleiner werden (HEIDENHAIN, GASKELL). Nach MUSKENS findet dies beim Frosch und bei der Schildkröte indes nur am ausgeschnittenen Herzen oder nach Blutverlust statt. Auch erschlafft das Herz bei Vagusreizung während der Diastole mehr als sonst, was jedoch von der längeren Pause und der dadurch ermöglichten weitergehenden Erschlaffung bedingt sein dürfte (O. FRANK, F. B. HOFMANN).

Betreffend die Art und Weise, in welcher der Vagus auf die verschiedenen Abteilungen des Säugetierherzens einwirkt, liegen folgende Erfahrungen vor. Der Einfluß des Vagus erstreckt sich nicht allein auf das Herz an sich, sondern auch auf die zentralen Venen, deren Kontraktionen bei Vagusreizung vollständig aufhören können (KNOLL). In Bezug auf die Vorhöfe wird einstimmig angegeben, daß bei der Vagusreizung vor allem die Stärke ihrer Kontraktionen abnimmt, und es kann sogar eintreffen, daß trotz einer mehr oder weniger beträchtlichen Abnahme der Kontraktionsgröße der Rhythmus der Vorhofkontraktionen ganz unverändert bleibt. Da-

gegen ruft die Vagusreizung nie eine Frequenzabnahme ohne gleichzeitige Abnahme der Kontraktionsgröße hervor.

Wie sich die Kammerkontraktionen verhalten, darüber gehen die vorliegenden Angaben ziemlich weit auseinander. Es scheint jedoch ziemlich sicher zu sein, daß bei schwacher Reizung, wo die Herzschläge in keinem sehr bedeutenden Grade verzögert sind, die Kontraktionen der Kammern stärker als sonst sind, sowie daß bei stärkerer Reizung gleichzeitig mit der bedeutenderen Verzögerung auch die Kontraktionen schwächer werden. Die im ersten Falle auftretende Zunahme braucht nicht eine direkte Wirkung der Vagusreizung zu sein, denn sie kann auch davon hergeleitet werden, daß bei der langsamen Schlagfolge eine größere Blutmenge dem Herzen zur Verfügung steht, wozu noch zu bemerken ist, daß zu gleicher Zeit bei der langen Dauer der Diastole (vgl. S. 212) der Blutdruck in den Arterien tiefer als sonst herabsinken muß, und daß also der vom Herzen zu überwindende Widerstand geringer ist.

Die Ursache der durch den Vagus bewirkten Frequenzabnahme, bezw. des Stillstandes der Kammern muß in erster Linie in einer auf diese direkt ausgeübten Einwirkung gesucht werden. Man könnte allerdings auch daran denken, daß die Vorhöfe zum Stillstand gebracht werden und nun auch keine Kammerkontraktion auslösen. Diese Möglichkeit ist aber, was speziell das Säugetierherz betrifft, nicht sehr wahrscheinlich, denn es kann unter Umständen eintreffen, daß die Kammern bei stillstehenden Vorhöfen schlagen, und zwar in demselben Rhythmus als die Hohlvenen (KNOLL). Übrigens besitzen die von den Vorhöfen isolierten Kammern eine so große rhythmische Fähigkeit, daß erstere sehr wohl stillstehen könnten, ohne daß die Kammern dadurch ihre Arbeit einzustellen brauchten.

Es kann aber die Vagusverlangsamung noch dadurch zustande gebracht werden, daß die Fortpflanzung der Erregung von den Vorhöfen nach den Kammern aufgehoben wird. Es finden sich nämlich Fälle, wo bei Vagusreizung die Vorhöfe in schnellerem Rhythmus als die Kammern schlagen und dennoch die Erregbarkeit der letzteren gar nicht herabgesetzt ist.

Endlich zeigt es sich, daß der Herzmuskel, wenn das Herz durch eine genügend starke Vagusreizung zum Stillstand gebracht worden ist, bei direkter elektrischer Reizung weniger erregbar ist und nicht zu so umfangreichen Kontraktionen als ohne Vagusreizung erregt werden kann.

ENGELMANN bezeichnet diese Wirkungen der Herzhemmungsnerven als negativ chronotrope (verzögernde), negativ inotrope (abschwächende), negativ dromotrope (leitungshemmende) und negativ bathmotrope (erregbarkeitsmindernde) und ist zu der Annahme geneigt, daß dieselben von vier Arten besonderer Nervenfasern bedingt sind. Eine Stütze findet diese Auffassung, welche aus Versuchen am Froschherzen hervorgegangen ist, in den Erfahrungen PAWLOWS über den Erfolg der Reizung einzelner Fasern des Herzgeflechtes beim Hunde. Hier wurde nämlich, je nach der gereizten Faser, entweder die Stärke oder die Frequenz der Herzschläge, und zwar sowohl in positiver als in negativer Richtung beeinflußt.

Demgegenüber bemerken aber andere Autoren, daß die Hemmungsnerven doch von einer einzigen Art sein könnten und daß ihre verschiedenen Wirkungen auf das Herz nur von dem jeweiligen Zustande desselben bedingt wären. Eine ganz bestimmte Entscheidung dürfte zur Zeit noch nicht möglich sein.

Betreffend die Natur der Einwirkung des Vagus auf das Herz ist vielfach die Ansicht vertreten worden, daß der Vagus einen trophischen, nutritiven Herznerven darstellt. Als Stütze einer solchen Auffassung könnten die Tatsachen herbeigezogen werden, daß die Kraft und Leistungsfähigkeit des Herzens sowie die Fähigkeit des Herzmuskels, eine Erregung fortzupflanzen, nach der Vagusreizung zunehmen; daß die Herzstätigkeit, wenn sie schwach ist, durch die Vagusreizung wesentlich erhöht wird; daß bei dem erstickenden Tiere das Herz länger schlägt, wenn die

Vagi unversehrt sind, als wenn sie vorher durchschnitten waren, usw. Diese Erscheinungen lassen sich indes auch durch die längere Ruhezeit des Herzens nach jeder Systole erklären.

Ein entscheidender Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung würde geliefert werden, wenn man am Herzen vagotomierter Tiere degenerative Veränderungen nachweisen könnte. Solche sind in der Tat mehrfach erwähnt, und man hat sogar angegeben, daß sich diese auf verschiedene Teile der Herzkammern beschränken, je nachdem der rechte oder linke Vagus durchschnitten war. Dem gegenüber liegen aber Versuche von PAWLOW und FRIEDENTHAL vor, laut welchen das Herz von Hunden, welche mehrere Monate lang die doppelseitige Vagotomie überstanden hatten, keinerlei anatomische Veränderungen darbot. Auch die lange Zeit, während welcher die Tiere sowohl in diesen Versuchen als in denen von NIKOLAIDES und OCAÑA am Leben blieben, lehrt an und für sich, daß der Vagus wenigstens nicht den alleinigen trophischen Nerven des Herzens darstellen kann.

Daß der Hemmungsvorgang nichtsdestoweniger von nachweisbaren molekularen Veränderungen im Herzmuskel begleitet ist und der Vagusstillstand also nicht als eine Art von Lähmung aufgefaßt werden darf, geht aus den elektrischen Erscheinungen im Herzmuskel, welche die Vagusreizung begleiten, unzweifelhaft hervor. Am Schildkrötenherzen kann man den Vorhof vom Venensinus isolieren, ohne die zu jenem gehenden Nervenfasern zu beschädigen. Der isolierte Vorhof steht eine kürzere oder längere Zeit nach der Trennung still. Leitet man ihn nun von seiner Basis und Spitze, nachdem diese durch Eintauchen in heißes Wasser getötet worden ist, nach einem Galvanometer ab, so beobachtet man den gewöhnlichen Demarkationsstrom mit der beschädigten Stelle, der Spitze, negativ gegen die Basis. Wird jetzt der Vagus gereizt, so bleibt der Vorhof in Ruhe: im Galvanometer tritt aber eine positive Stromschwankung auf (GASKELL), d. h. die Stärke des Demarkationsstromes nimmt zu. Wie ersichtlich ist diese Stromschwankung ihrem Zeichen nach derjenigen, welche bei der Arbeit des Herzmuskels stattfindet, entgegengesetzt (vgl. S. 216).

Ganz entsprechende Resultate erzielte FAXO, als er am schlagenden Schildkrötenherzen den Vagus so schwach reizte, daß kein Stillstand, sondern nur eine Verlangsamung der Herzschläge entstand: die positive Phase der Stromschwankung wurde verstärkt, die negative aber geschwächt oder aufgehoben.

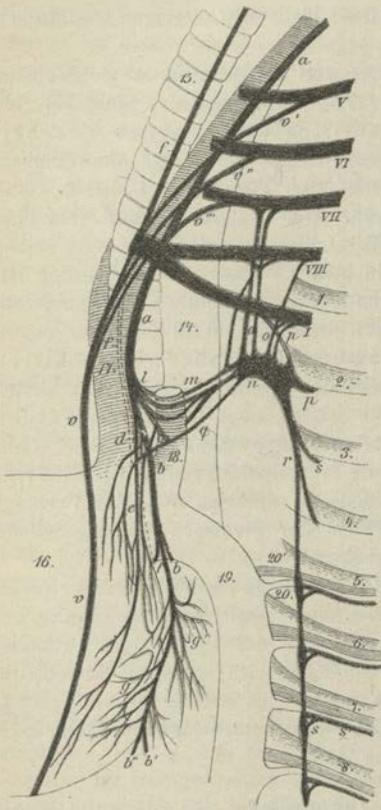
Da nun die negative Schwankung ganz sicher den Ausdruck eines dissimilatorischen Vorganges darstellt, würde man aus dem Auftreten einer positiven Schwankung bei der Vagusreizung zu der Folgerung gebracht werden, daß der Vagus doch Prozesse assimilatorischer Art hervorruft. Wenn dem so ist, so ergibt sich indes aus den soeben mitgeteilten Erfahrungen über den Einfluß der Vagusdurchschneidung auf das Herz, daß diese assimilatorischen Vorgänge jedenfalls nicht von entscheidender Bedeutung für das Erhalten der normalen Struktur des Herzens sind.

Bei der Darstellung der intrakardialen Innervation des Herzens blieb die Frage nach der Bedeutung der Herzganglien noch offen. Einige Erfahrungen über den Vagus dürften indes eine Antwort auf dieselbe geben können. Wie LANGLEY nachgewiesen hat, hebt Nikotin die Fortpflanzung der Erregung durch diejenigen sympathischen Ganglienzellen auf, mit welchen eine vom zentralen Nervensysteme aus kommende Nervenfasern sich verbindet, während die aus den betreffenden Zellen selbst stammenden Nervenfasern noch erregbar bleiben (vgl. Kap. XXV). Diese Methode ist auch zum Studium der ganglionären Verbindungen der Vagusfasern verwendet worden. An einem nikotinvergifteten Frosch ruft die Reizung des Vagusstammes keine Hemmung der Herzbewegungen mehr hervor; bei

Reizung der in der Vorhofsscheidewand verlaufenden Nerven kann man dagegen eine unter Umständen sehr erhebliche Abschwächung der Herzschläge erzielen. Die Ganglienzellen im Venensinus müssen daher als eine Station der herzhemmenden Fasern aufgefaßt werden (F. B. HOFMANN).

b. Die beschleunigenden Herznerven.

Diese entstammen dem Sympathicus (Fig. 65). Sie treten aus dem Rückenmark in den obersten 4 oder 5 (am zahlreichsten in den 2.—3.) Brustwurzeln heraus und verlaufen im Stamme des Sympathicus zum ersten Brustganglion (*n*). Dieses ent-



Figur 65. Die Herznerven des Hundes, nach Ellenberger und Baum. *a*, vereinigt Vagus und Sympathicus; *b*, Vagus; *c*, Verbindungsfäden zwischen Vagus und dem Gangl. cerv. inf. des Sympathicus; *d*, Rami cardiaci N. vagi; *e*, Plexus cardiacus; *f*, N. recurrens; *g*, *g'*, Plexus pulmonalis; *l*, Gangl. cerv. inf.; *m*, Ansa Vieussenii; *n*, Gangl. thor. prim. (stellatum); *o*, dessen Rami communicantes zu den letzten Halsnerven; *p*, dessen Rami communicantes zu den 1. und 2. Brustnerven; *q*, Ramus cardiacus des Gangl. stellatum; *r*, Grenzstrang des Brustsympathicus; *s*, Rami communicantes zu den Spinalnerven; *s'*, Interkostalnerven; *v*, N. phrenicus; 16, Herz; 17, A. anonyma; 18, A. subclavia sin.; 19, Aorta.

sendet meist zwei Verbindungszweige zum untersten Halsknoten (*l*) oder zum Vagus (*a*), welche die A. subclavia (18) umfassen (Ansa Vieussenii). Entweder vom unteren Halsganglion selbst, oder aus der Ansa Vieussenii, oder auch gleich unterhalb des letzten Halsknotens aus dem Stamme des Vagus treten die beschleunigenden Herznerven heraus (*q*), um sich nach dem Pl. cardiacus zu begeben. Außerdem finden sich im Vagus am Halse beschleunigende Herzfasern, wie daraus hervorgeht, daß die Vagusreizung eine Beschleunigung der Herzschläge erzeugt, wenn seine hemmenden Fasern durch Atropinvergiftung gelähmt sind. Die im Sympathicus verlaufenden beschleunigenden Nerven sind von den Physiologen als die NN. accelerantes bezeichnet worden.

Bei Reizung des Accelerans nimmt die Pulsfrequenz mehr oder weniger zu (v. BEZOLD, die Gebrüder CROX), je nachdem die Frequenz vor der Reizung eine kleinere oder größere gewesen ist. Das absolute Maximum der durch Acceleransreizung erreichbaren Frequenz ist dagegen von der Zahl der Herzschläge vor derselben unabhängig (BAXT). Die Frequenzzunahme wird wesentlich durch Verkürzung der Diastole zustande gebracht.

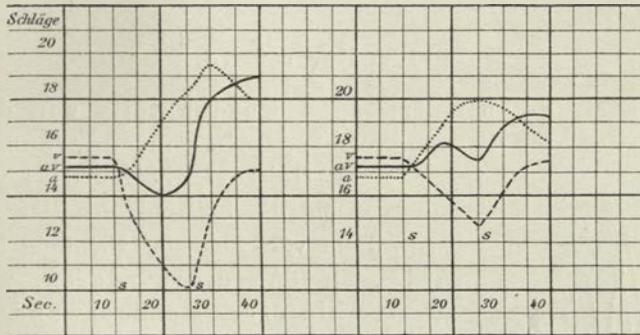
Nachdem die Reizung aufgehört hat, hinterbleibt eine Nachwirkung, welche ziemlich lange, in günstigen Fällen zwei Minuten und länger andauert.

Wie die hemmenden Nerven scheinen auch die beschleunigenden tonisch erregt zu sein. Dafür spricht die Tat-

sache, daß eine doppelseitige Ausrottung der untersten Hals- und obersten Brustganglien, bei vorher durchschnittenen Vagi, die Pulsfrequenz ganz unzweideutig herabsetzt. Die normale Schlagfolge des Herzens wird also sowohl durch die hemmenden als durch die beschleunigenden Nerven bestimmt. Daß letztere ebensowenig als die hemmenden Nerven für die Herz-tätigkeit unbedingt notwendig sind, geht aus den schon oben mitgeteilten Erfahrungen von FRIEDENTHAL hervor.

Durch die Acceleransreizung nimmt beim Hunde der Umfang der Vorhofs- und der Kammerkontraktionen in den meisten Fällen zu. Es kann aber auch geschehen, daß die Kontraktionsgröße zunimmt, obgleich die Herzfrequenz fast gar nicht beeinflußt wird, und umgekehrt kann eine Beschleunigung ohne Zunahme der Kontraktionsgröße stattfinden.

Jedenfalls steigern diese Nerven die Leistung des Herzens und treiben die in ihm stattfindenden dissimilatorischen Vorgänge in die Höhe, weshalb



Figur 66. Graphische Darstellung der Pulsfrequenz bei Reizung des Vagus (*v*), des Accelerans (*a*) und aller beiden Nerven (*av*), nach Hunt. Die Reizung dauert in jedem Falle 15 Sekunden (*s-s*).

die von HOFMANN vorgeschlagene Bezeichnung derselben als Förderungs-nerven, im Gegensatz zu den Hemmungsnerven, ihre Eigenschaften sehr treffend charakterisiert.

In Analogie mit seiner Auffassung von den hemmenden Nerven des Herzens stellt sich ENGELMANN vor, daß auch die Förderungs-nerven mehrerer verschiedener Art seien, positiv chronotrope (Beschleunigungsnerven), positiv inotrope (Verstärkungsnerven), positiv dromotrope (leitungsfördernde) und positiv bathmotrope (erregbarkeitssteigernde) Nerven. Betreffend diese Auffassung gilt dasselbe, was oben in Bezug auf die Hemmungsnerven ausgeführt wurde.

Über das Verhalten der Förderungs-nerven zu den intrakardialen Ganglienzellen ist man, wesentlich unter Anwendung der Nikotinmethode, zu dem Resultat gekommen, daß sie sich nicht mit diesen verbinden.

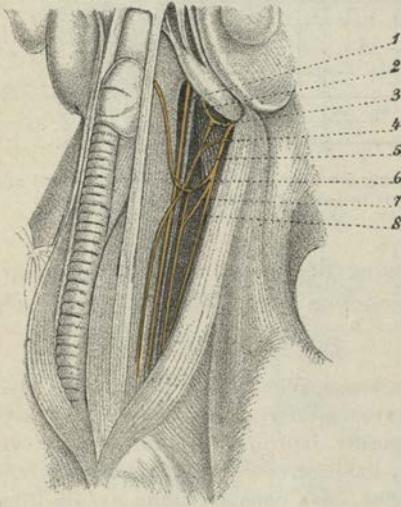
Betreffend die gegenseitigen Beziehungen des Vagus und des Accelerans zeigt die Erfahrung, daß, je nach der gegenseitigen Stärke der Reizung, der eine dieser Nerven den anderen überwindet und daß bei geeigneter Stärke der Reizung die Frequenz der Herz-

schläge sowie die Dauer ihrer verschiedenen Phasen fast unverändert bleiben kann (BAYLISS und STARLING, O. FRANK, HUNT u. a.).

Jedoch dürfen wir uns nicht vorstellen, daß die Wirkungen der beiden Nerven sich einfach algebraisch summieren. Denn es tritt bei Reizung der beiden Nerven die sehr wichtige Erscheinung auf, daß, auch wenn die Vaguswirkung während der Reizung zum Vorschein kommt, dennoch nach Aufhören der Reizung die dem Accelerans charakteristische Nachwirkung hervortritt (Fig. 66). Die beiden Nerven können also nicht als reine Antagonisten aufgefaßt werden, denn in diesem Falle dürfte bei der gleichzeitigen Reizung derselben die Sache sich so gestalten, als ob der Accelerans gar nicht gereizt worden wäre, und dann dürfte die dem Accelerans eigentümliche Nachwirkung nicht erscheinen (БАХТ). Durch diesen Umstand wird auch die Tatsache der gleichzeitigen tonischen Erregung der hemmenden und fördernden Nerven dem Verständnis viel näher gerückt.

§ 12. Herzreflexe.

Die zentrifugalen Herznerven werden teils von den zentripetalen Nerven des Herzens selbst, teils von anderen Nerven aus reflektorisch in Tätigkeit versetzt und die Leistung des Herzens dadurch in verschiedener Richtung beeinflusst.



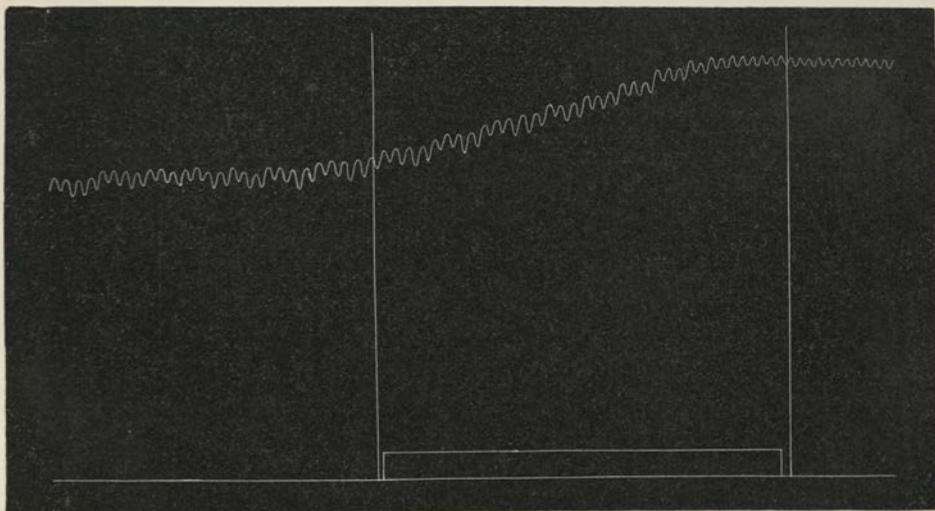
Figur 67. Die Halsnerven des Kaninchens, nach Ludwig und Cyon. 1, N. sympathicus; 2, N. hypoglossus; 3, R. descendens hypoglossi; 4, R. e. plexo cervicali; 5, N. vagus; 6, N. laryngeus sup.; 7, Radix prima und 8, Radix secunda N. depressoris.

An der vorderen, wie an der hinteren Kammerwand verlaufen zahlreiche Nerven, welche bei Reizung ihrer zentralen Stümpfe reflektorisch den Blutdruck erhöhen oder senken und die Schlagfolge des Herzens beschleunigen oder verlangsamen (WOOLRIDGE). Das Herz selbst kann also durch seine eigenen zentripetalen Nerven Mechanismen in Tätigkeit versetzen, durch welche, je nach dem augenblicklichen Bedürfnis, der Zustand des Kreislaufapparates in der einen oder anderen Hinsicht verändert wird.

Unter den Nervenstämmen, welche Fasern aus dem Plexus cardiacus enthalten, ist vor allem der beim Kaninchen isoliert verlaufende, von LUDWIG und CYON entdeckte N. depressor zu nennen (Fig. 67). Dieser Nerv verläuft nach dem Plexus cardiacus und entsteht in der Regel mit zwei Wurzeln, die eine aus dem Halsvagus, die

andere aus dem N. laryngeus superior. Nach KOSTER und TSCHERMAK geht der Depressor nicht vom Herzen selbst, sondern von der Aorta aus. Wegen seiner großen Bedeutung für das Herz werde ich ihn dennoch in diesem Zusammenhang besprechen.

Reizung seines peripheren Endes hat gar keine Wirkung. Dagegen ruft die Reizung des zentralen Endes dieses Nerven eine Drucksenkung und Verlangsamung der Schlagfolge des Herzens hervor (Fig. 68). Wenn die Vagi durchschnitten sind, bleibt letztere aus, die Drucksenkung erscheint aber dessenungeachtet wie vorher. Die Verlangsamung ist also von einer reflektorischen Erregung des Herzvagus, die Druckabnahme noch von einer reflektorischen Erweiterung der Blutgefäße bedingt.



Figur 68. Blutdruck bei elektrischer Reizung des N. depressor. Von rechts nach links zu lesen. Die Zeit der Reizung ist durch die beiden vertikalen Linien angegeben. — = 10 Sekunden.

Betreffend die physiologische Bedeutung des Depressors liegt es nahe anzunehmen, daß er durch starke Erweiterung der Aorta gereizt wird, z. B. wenn der Druck daselbst ein sehr hoher ist und die Kammer sich nur schwierig entleert. Wenn die Gefäße infolge der Depressorreizung erweitert werden, so stößt das Herz bei seiner Systole auf einen geringeren Widerstand und entleert sich leichter. Da ferner das Herz durch Reflex auf den Vagus langsamer schlägt, findet es bessere Gelegenheit, sich nach der vorangegangenen Überanstrengung auszuruhen. Diese Folgerungen sind durch direkte Beobachtungen bestätigt worden: bei künstlich erhöhtem Druck im vom Herzen isolierten Aortabogen erscheint im Depressorstamme ein Aktionsstrom (TSCHERMAK), und wenn die beiden Depressores bei hohem Blutdruck durchschnitten werden, so steigt der Blutdruck noch weiter (PAWLOW).

Nach CYOX soll der Depressor noch eine dritte Wurzel besitzen, deren zentrale Reizung eine Beschleunigung der Herzschläge hervorruft; diese Wurzel steht mit dem obersten Halsganglion in Verbindung.

Das Herz scheint keine Nerven zu besitzen, welche taktile Empfindungen vermitteln; dagegen können von den zentripetalen Herznerven aus Reflexe auf die Skelettmuskeln ausgelöst werden.

Auch von einer großen Zahl anderer Nerven kann das Herz reflektorisch beeinflußt werden. Wenn der eine Vagus unversehrt ist, bewirkt die zentrale Reizung des anderen, durchschnittenen Vagus eine Pulsverlangsamung, die verschwindet, wenn der übriggebliebene Vagus durchgeschnitten wird. Unter den verschiedenen zentripetalen Fasern des Vagus sind die aus den Lungen kommenden am kräftigsten wirksam, die vom Herzen stammenden üben eine viel schwächere Wirkung aus, und die unterhalb der Lungenfasern austretenden Nerven sind noch weniger wirksam (BRODIE und RUSSELL). Ferner werden die Hemmungsnerven des Herzens durch zentrale Reizung des N. laryngeus superior, des Splanchnicus und des Trigemini reflektorisch erregt.

Eine Beschleunigung der Herzschläge wird durch Aufblasung der Lunge erhalten; auch beim Menschen hat man gefunden, daß jede intrabronchiale Drucksteigerung, wie laute Rede, Gesang, beschleunigte und forcierte Atmung usw. die Herzschläge beschleunigt.

Die Wirkung einer zentralen Reizung von sensiblen Nerven sensu strictiori sowie der höheren Sinnesnerven auf das Herz ist zweierlei: entweder erscheint eine Beschleunigung oder eine Verlangsamung (nur der Trigemini gibt immer eine Verlangsamung; bei Reizung der Nasenschleimhaut steht das Herz sogleich still). Es ist möglich, daß das Ergebnis der Reizung von der Stärke derselben bedingt ist, und zwar so, daß bei starker Reizung eine Hemmung, bei schwacher eine Beschleunigung hervortritt. Man kann sich aber auch vorstellen, daß die betreffenden zentripetalen Nerven zweierlei Fasern enthalten, von welchen die einen den Herzschlag beschleunigen, die anderen ihn verlangsamen, was doch wenig wahrscheinlich ist. Die zentripetalen Muskelnerven scheinen auf die Schlagfolge des Herzens nur eine geringe Wirkung auszuüben.

Ogleich die Herzreflexe noch lange nicht genügend studiert sind, können wir also ziemlich bestimmt behaupten, daß sowohl Beschleunigung als Verlangsamung der Schlagfolge von außerordentlich vielen zentripetalen Nerven reflektorisch hervorgebracht werden kann.

Die Verlangsamung ist ohne Zweifel als ein auf den Vagus übertragener Reflex aufzufassen: dies geht unzweideutig daraus hervor, daß sie nach Durchschneidung dieses Nerven verschwindet. Betreffend die Beschleunigung stellt man sich ziemlich allgemein vor, daß sie durch Reizung des Accelerans vermittelt wird. Indes hat HUNT Versuche mitgeteilt, aus welchen er schließt, daß die reflektorische Beschleunigung durch Abnahme des Vagustonus bedingt ist, und er hat mit großem Geschick nachzuweisen versucht, daß in den meisten Fällen von beschleunigter Herzstätigkeit die Ursache derselben gerade darin und nicht in einer Reizung des Accelerans liege; jedoch gibt auch er zu, daß bei unversehrten Accelerantes die Beschleunigung stärker ist, als wenn diese ausgeschaltet sind, was davon bedingt sei, daß sie bei vermindertem Vagustonus kräftiger auf das Herz einwirken können.

§ 13. Die Zentren der Herznerven.

Als Zentrum eines Nerven bezeichnet man diejenige Stelle im zentralen Nervensystem, von welcher aus die Tätigkeit der betreffenden Nerven automatisch oder durch reflektorische Einwirkungen beeinflußt wird.

Über die Lage des Zentrums der fördernden Herznerven wissen wir noch nichts Bestimmtes. Da aber eine im oberen Teile des Hals-

markes angebrachte Reizung Beschleunigung der Herzschläge hervorruft, so liegt es nahe, dies Zentrum wie die übrigen Zentren der vegetativen Verrichtungen des Körpers ins Kopfmark zu verlegen.

Im Kopfmark liegt ganz sicher das Zentrum der hemmenden Herznerven; ein Stich in die Mitte des Kopfmarkes, ziemlich weit nach der Seite hin, ruft Verlangsamung und Stillstand der Herzschläge hervor.

Die Herznerven werden auch von den vor dem Kopfmark liegenden Hirnteilen, ja sogar von der Großhirnrinde aus beeinflusst, wie aus der alltäglichen Erfahrung hervorgeht, daß psychische Zustände, wie Freude, Furcht, Hoffnung usw., die Frequenz der Herzschläge entweder erhöhen oder vermindern können. Dessenungeachtet ist es den meisten Menschen nicht möglich, diese Zentren der Herznerven durch den Willen direkt zu beeinflussen.

Die Teile des Gehirns, von welchen die Herzschläge ihrer Frequenz nach in der einen oder anderen Richtung verändert werden können, sind die sogen. motorische Zone der Großhirnrinde, sowie verschiedene Teile des Hirnstammes.

Es ist jedoch wohl nicht richtig, diese Hirnteile als den Sitz wirklicher Zentren für die Herznerven aufzufassen. Es scheint mir richtiger, die Großhirnrinde usw. in Bezug auf ihren Einfluß auf die Herzzentren im Kopfmark letzteren gegenüber als periphere Organe aufzufassen, von welchen aus die Zentren des Kopfmarkes reflektorisch erregt werden, und zwar in derselben Weise, wie sie durch zentripetale, aus den übrigen Teilen des Körpers kommende Fasern in Tätigkeit versetzt werden (FRANCK). Nach dieser Auffassung würde das wirkliche Zentrum der hemmenden Herznerven nur im Kopfmark liegen. Es kann von einer Menge in Bezug auf dieses Zentrum zentripetaler Nerven, von der Haut, vom Herzen selbst, von den Baueingeweiden, den Lungen, den Sinnesorganen und von verschiedenen Teilen des Gehirns beeinflusst werden.

Endlich übt auch der Blutdruck einen Einfluß auf die Frequenz der Herzschläge aus. Allerdings beobachtet man beim Herzen, das vom Körper völlig isoliert ist, innerhalb der vitalen Druckgrenzen keinen Einfluß auf die Pulsfrequenz von Schwankungen des arteriellen Blutdruckes, und auch die bei großen Variationen des venösen Druckes hervortretenden Schwankungen in der Pulsfrequenz sind nicht sonderlich groß.

Bei normal stattfindender Zirkulation stellen sich dagegen infolge von Druckschwankungen nicht selten deutliche Variationen der Pulsfrequenz dar, und zwar auch dann, wenn das Herz von jeglichem nervösen Zusammenhang mit dem zentralen Nervensystem abgetrennt ist. In solchem Falle findet man nämlich bei zunehmendem Blutdruck, wenn diese Zunahme durch eine ausgiebige Gefäßkontraktion bedingt ist, oft eine Beschleunigung der Herzschläge, deren Hauptursache wahrscheinlich in der plötzlich vermehrten Blutzufuhr zum Herzen zu suchen ist. Dadurch werden die Abteilungen des Herzens, welche den ganzen Herzschlag einleiten, zu einer schnelleren Tätigkeit gebracht.

Beim völlig entnervten Herzen kann aber eine Drucksteigerung auch eine Verlangsamung hervorrufen. Neben den motorisch tätigen Mechanismen können also auch hemmende bei Drucksteigerung erregt werden. Das Resultat ist dann von der gegenseitigen Erregbarkeit der beiden Mechanismen abhängig.

Wenn sämtliche Herznerven beibehalten sind, so sinkt die Herzfrequenz bei Drucksteigerung und steigt bei Drucksenkung, gleichviel in welcher Weise die Druckschwankungen auch erfolgen. Da Verlangsamung der Herzschläge infolge einer Steigerung des Blutdruckes bei durchschnittlichen Vagi durchaus nicht Regel ist, so ist

es deutlich, daß sie im vorliegenden Falle unter Mitwirkung des Vaguszentrums stattfinden muß.

Diese Erregung des Vaguszentrums wird wohl zum Teil vom Depressor hervorgerufen; zum Teil aber hängt sie wahrscheinlich mit der bei der Drucksteigerung stattfindenden Veränderung der Blutzirkulation im Gehirn zusammen, wie ja auch durch eine Zunahme des intrakraniellen Druckes das Zentrum der hemmenden Herznerve erregt wird.

Wie sich das Zentrum der beschleunigenden Herznerve bei Drucksteigerungen verhält, darüber weiß man nichts Sicheres. Die bei Gehirnämie beobachtete Zunahme der Pulsfrequenz könnte möglicherweise auf eine Erregung dieses Zentrums bezogen werden, kann aber auch durch eine Abnahme der tonischen Erregung des Vaguszentrums erklärt werden.

Aus den zuletzt besprochenen Tatsachen geht ferner hervor, daß es nicht als völlig sichergestellt angesehen werden darf, daß die Einwirkungen auf die zentrifugalen Herznerve, die bei Reizung zentripetaler Nerven erhalten werden können, ausschließlich von einem Reflex auf die Zentren der Herznerve bedingt gewesen sind, denn es ist nicht unmöglich, daß die durch eine reflektorische Einwirkung auf das Gefäßsystem bewirkte Veränderung der Blutzufuhr zum Gehirn hierbei in einem größeren oder geringeren Grade mitbeteiligt gewesen ist.

§ 14. Die Zahl der Herzschläge.

Nachdem wir nun den nervösen Einfluß auf die Schlagfolge des Herzens studiert haben, erübrigt uns noch zu untersuchen, wie sich dieselbe unter normalen Verhältnissen beim Menschen verhält.

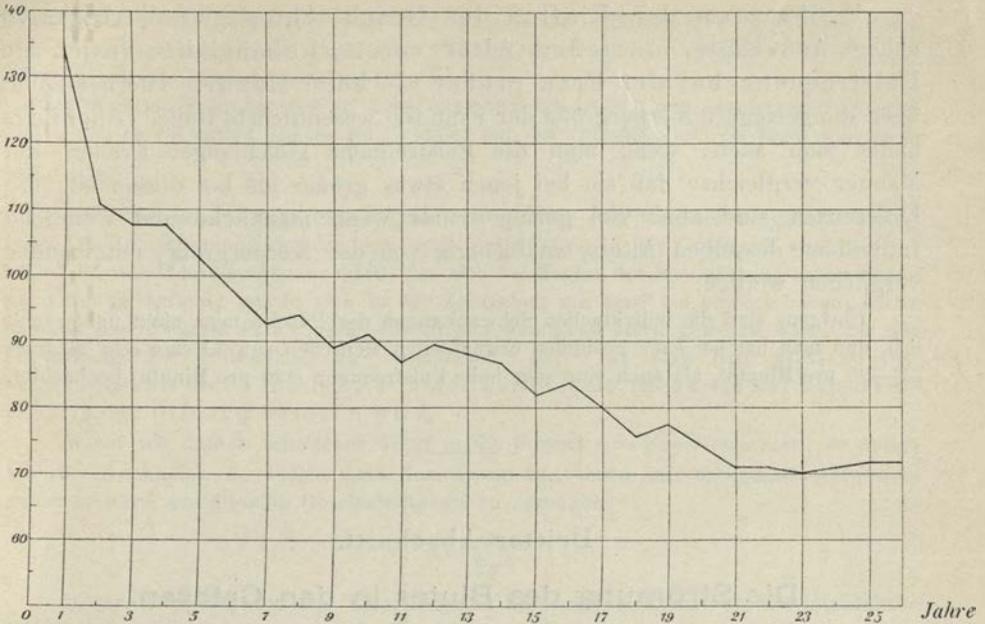
Wenn alle störenden Einflüsse soweit als möglich beseitigt werden und also das Versuchsindividuum nüchtern und in ruhiger Bettlage sich befindet, so erscheinen im Laufe des Tages nur sehr unbedeutende Schwankungen der Pulsfrequenz. Durch die verschiedensten Einwirkungen wird aber die Frequenz schnell verändert.

Starke Bedeckung erhöht unter Vermehrung des Wärmegefühls die Pulsfrequenz beträchtlich; exponiert man den nackten Körper einer niederen Lufttemperatur, so wird die Pulsfrequenz herabgesetzt. Wenn dagegen die Lufttemperatur eine sehr hohe ist, so steigt die Pulsfrequenz in einem sehr erheblichen Grade. In derselben Richtung wie die äußere Temperatur wirken auch warme oder kalte Getränke; das Trinken von heißem Wasser beschleunigt den Puls, das von kaltem Wasser verlangsamt ihn. Jedes Gefühl von Brennen, Druck usw. im Magen und Darm beschleunigt den Puls.

Unter solchen Umständen ist es selbstverständlich, daß die Mahlzeiten einen bedeutenden Einfluß auf die Pulsfrequenz ausüben können, was in der Tat durch die Erfahrung bestätigt wird. Durch die Mahlzeiten wird die Pulsfrequenz in der Regel größer, was wesentlich von der Zufuhr von Wärme abhängt.

Den wesentlichsten Einfluß auf die Pulsfrequenz üben Körperbewegungen aus, und wir können fast sagen, daß erstere direkt in Proportion zu dem Umfang, der anstrengenden Beschaffenheit und der Stärke der Bewegung zunimmt.

Über die Ursache dieser Steigerung liegen nähere Untersuchungen vor, aus welchen hervorgeht, daß dieselbe zum geringen Teil auf einer direkten Einwirkung der bei der Muskeltätigkeit gebildeten Stoffwechselprodukte auf das Herz beruht, zum weitaus

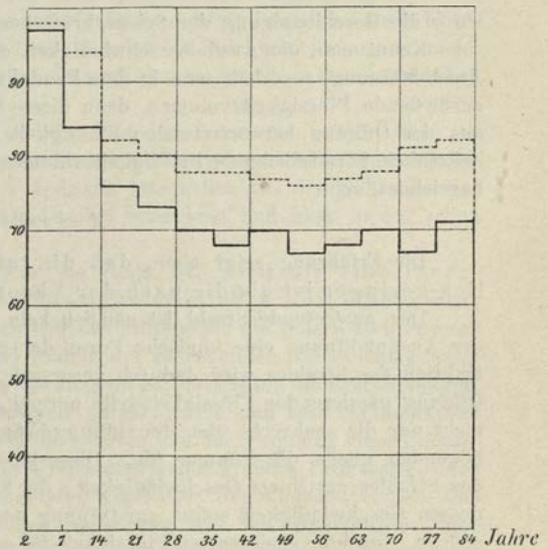


Figur 69. Die Pulsfrequenz des Menschen in verschiedenem Lebensalter, nach Volkmann.

größten Teil aber davon abhängt, daß von den höheren Teilen des Gehirns gleichzeitig mit dem Willensimpuls zur Muskelbewegung auch unwillkürliche Impulse nach den Herznervenzentren gehen, wodurch der Tonus des Hemmungszentrums herabgesetzt, bzw. das Zentrum der beschleunigenden Nerven erregt wird (JOHANSSON; vgl. S. 235).

Wie die Pulsfrequenz im verschiedenen Lebensalter variiert, ergibt sich aus der Figur 69. Sie ist im ersten Lebensjahre am größten (Mittel 134), sinkt dann allmählich herab, erreicht etwa im 20. Jahre ein Minimum von etwa 70 Schlägen und verharrt dabei bis zum herannahenden Greisenalter, wo sie wieder etwas ansteigt.

Die größere Pulsfrequenz im Kindesalter ist zum Teil von der geringeren Körpergröße jüngerer Individuen abhängig, wie man auch bei erwachsenen Tieren verschiedener Tierarten findet, daß große Tiere einen seltenen, kleine aber einen häufigen Puls haben (z. B. Pferd und Ochs 36 bis 50, Kaninchen 200 pro Minute). Sie steht ohne Zweifel mit dem verhältnismäßig stärkeren Stoffwechsel kleinerer und jüngerer Individuen in einem sehr nahen Zusammenhang (vgl. S. 138).



Figur 70. Die Pulsfrequenz des Menschen in verschiedenem Alter, nach Guy. —, männliche Individuen; weibliche Individuen.

In Bezug auf den Einfluß des Geschlechtes gibt die Figur 70 nähere Aufschlüsse. In jedem Alter vom 2. Lebensjahre an ist die Pulsfrequenz bei der Frau größer als beim Manne. Hierbei spielt aber die geringere Körpergröße der Frau die wesentlichste Rolle. Allerdings findet man auch, wenn man die Pulsfrequenz gleichlanger Frauen und Männer vergleicht, daß sie bei jenen etwas größer als bei diesen ist, die Differenzen sind aber viel geringer, als wenn männliche und weibliche Individuen desselben Alters, unabhängig von der Körpergröße, miteinander verglichen werden.

Übrigens sind die individuellen Schwankungen der Pulsfrequenz nicht unbeträchtlich, und man hat bei ganz gesunden erwachsenen Menschen sowohl eine sehr niedrige (26—20 pro Minute), als auch eine sehr hohe Pulsfrequenz (120 pro Minute) beobachtet.

Dritter Abschnitt.

Die Strömung des Blutes in den Gefäßen.

§ 1. Die Strömung einer Flüssigkeit in starren Röhren.

Wenn man in dem Boden eines Gefäßes, das zu einer gewissen Höhe, H , Flüssigkeit enthält, eine kreisförmige Öffnung anbringt, so erhält die ausströmende Flüssigkeit nach dem TORRICELLISCHEN Satze eine Geschwindigkeit, v

$$v = \sqrt{2gH},$$

wo g die Beschleunigung der Schwerkraft bezeichnet.

Kennt man die Ausflußgeschwindigkeit einer Flüssigkeit und den Querschnitt der Ausflußöffnung, so erhält man in dem Produkt beider unmittelbar das in der Zeiteinheit ausfließende Flüssigkeitsvolumen, denn dieses Produkt liefert uns den in der Zeiteinheit aus der Öffnung hervortretenden Flüssigkeitszylinder. Danach sollte also das in der Zeiteinheit herausfließende Flüssigkeitsvolumen A , wenn r den Radius des Querschnittes bezeichnet, sein

$$A = \pi r^2 \sqrt{2gH}.$$

Die Erfahrung zeigt aber, daß die tatsächliche Ausflußmenge beträchtlich geringer ist als die nach der Theorie berechnete.

Der austretende Strahl ist nämlich kein Zylinder, sondern er hat unmittelbar an der Ausflußöffnung eine konische Form, da er sich dort zusammenschnürt. Diese Kontraktion des Strahles wird dadurch verursacht, daß nicht die Geschwindigkeit aller die Öffnung passierenden Flüssigkeitsteile normal zur Öffnung ist. Es bewegen sich nämlich nicht nur die senkrecht über der Öffnung befindlichen Teilchen, sondern auch die seitlich liegenden gegen die Öffnung hin. Diese haben somit eine seitliche, gegen das Innere des Strahles gerichtete Geschwindigkeit; der Strahl besteht also aus einem axialen Teil, dessen Geschwindigkeit sofort zur Öffnung normal war, und aus einer konischen Hülle, welche von konvergierenden Flüssigkeitsfäden gebildet ist. Der Strahl muß sich demnach von der Öffnung bis zu der Stelle zusammenziehen, wo die von entgegengesetzter Seite herkommenden Wasserfäden sich treffen. Dort hat die Kontraktion des Strahls

ihren größten Wert erreicht, denn dort müssen die seitlichen Geschwindigkeiten der von entgegengesetzter Seite kommenden Flüssigkeitsteilchen sich aufheben und eine zur Öffnung normale Resultierende geben.

Wenn das Volumen der in der Zeiteinheit tatsächlich hervorgetretenen Flüssigkeit a ist, so entspricht diesem ein Zylinder mit der Öffnung (πr^2) als Basis und einer Höhe von $\frac{a}{\pi r^2}$.

Die Höhe oder Länge dieses Zylinders ist aber der Wegstrecke gleich, welche jeder Flüssigkeitsquerschnitt von der Größe der Öffnung in der Zeiteinheit zurückgelegt hat, denn der Flüssigkeitsquerschnitt, der sich bei Beginn der Beobachtung in der Ebene der Öffnung befand, würde sich in der Zeiteinheit um $a/\pi r^2$ cm bewegt haben, wenn nämlich die Kohäsion der Flüssigkeitsteilchen genügend stark gewesen wäre, um der Einwirkung der Schwerkraft zu widerstehen. $a/\pi r^2$ ist also die mittlere Geschwindigkeit der Flüssigkeit in der Zeiteinheit, wenn sie auf den Querschnitt der Öffnung bezogen wird.

Wenn wir den so erhaltenen Wert in die Formel $v = \sqrt{2gH}$ einsetzen, so finden wir die Druckhöhe, h , welche nach dem TORRICELLISCHEN Satz theoretisch notwendig gewesen wäre, um dieselbe Geschwindigkeit zu erzeugen:

$$h = \frac{v^2}{2g}$$

Dieser Wert ist, wie aus dem Gesagten hervorgeht, kleiner als die tatsächliche Höhe, H , der Flüssigkeit im Gefäß. Die Differenz $H-h$ kann als Maß für den Verbrauch von Druckkraft, welcher bei dem Ausströmen der Flüssigkeit durch die Öffnung entstanden ist, aufgefaßt werden.

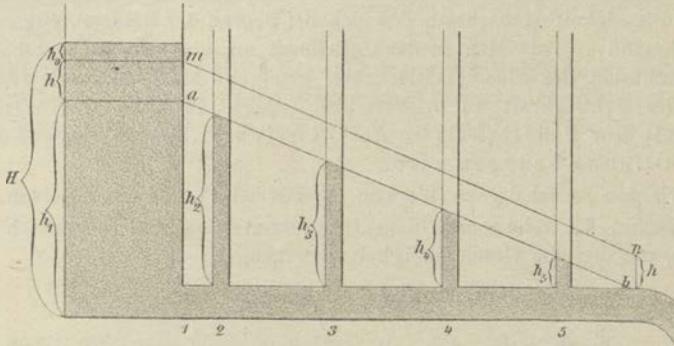
Wenn die Flüssigkeit aus dem Gefäß nicht frei herausfließen kann, sondern durch eine seitlich nahe dem Boden angesetzte, starre, gleichweite zylindrische Röhre gehen muß, deren Radius demjenigen der Öffnung gleich ist, so ist die in derselben Weise wie eben vorher bestimmte mittlere Geschwindigkeit, mit welcher die Flüssigkeit aus der Röhre fließt, trotz derselben Druckhöhe, noch geringer als beim freien Abfluß. Die Ursache davon liegt darin, daß die Flüssigkeit bei ihrer Strömung durch die Röhre auf einen neuen Widerstand stößt, zufolge dessen nur ein Teil der disponiblen Triebkraft dazu verwendet wird, um der durch die Röhre strömenden Flüssigkeit eine gewisse Geschwindigkeit zu erteilen.

Der Teil der ganzen Druckhöhe H , welcher laut des TORRICELLISCHEN Satzes genügte, um einer aus dem Gefäße frei herausströmenden Flüssigkeit dieselbe Geschwindigkeit zu geben als die, mit welcher die Flüssigkeit tatsächlich aus der Röhre hervorströmt, wird als die Geschwindigkeitshöhe (h) bezeichnet und kann in der schon besprochenen Weise berechnet werden.

Der Widerstand, von welchem hier die Rede ist, wird als eine innere Reibung zwischen den strömenden Flüssigkeitsteilchen aufgefaßt, wenn wir nur den Fall berücksichtigen, bei welchem die Flüssigkeit die innere Röhrenwand befeuchtet, und noch voraussetzen, daß der Radius der betreffenden Röhre eine gewisse Grenze nicht überschreitet. Wenn der Radius zu groß ist, so werden die Erscheinungen, vermutlich wegen Wirbel längs der Röhrenwand, so verwickelt, daß man sie theoretisch nicht mehr verfolgen kann. Übrigens haben die Gesetze von der Strömung einer Flüssigkeit durch weite Röhren beim Studium des Kreislaufes keine größere Bedeutung, denn unter den Gefäßen mit konstanter Strömung (den Kapillaren, den kleinen Arterien, den Venen) treten höchstens nur die größeren Venenstämme aus den Gesetzen der Enge heraus, innerhalb deren jene einfacheren Gesetze Geltung haben. Und da das Blut die Gefäßwand befeuchtet, brauchen wir die Fälle, wo dies nicht stattfindet, nicht zu berücksichtigen.

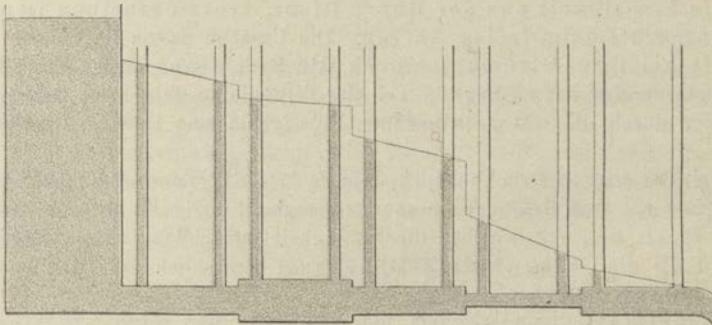
In einer solchen zylindrischen Röhre bewegen sich alle Flüssigkeitsteilchen der Röhrenachse parallel, aber mit verschiedener Geschwindigkeit, indem die Geschwindigkeit der Flüssigkeitsteilchen in der Achse am größten ist, von hier gegen die Wand stetig abnimmt und an der Wand selbst vielleicht null oder wenigstens sehr unbedeutend ist.

Die Geschwindigkeit, die wir oben bestimmten, ist die mittlere Geschwindigkeit der Flüssigkeit; sie beträgt die Hälfte von der in der Achse stattfindenden maximalen Geschwindigkeit (v. KRIES).



Figur 71. Die Strömung einer Flüssigkeit in einer starren, gleichweiten Röhre.

Die mittlere Geschwindigkeit ist in jedem Querschnitt der Röhre gleich groß. Dies folgt daraus, daß Flüssigkeiten nicht kompressibel sind und daß sie also während ihrer Strömung durch die Röhre weder verdünnt noch verdickt werden können, was der Fall wäre, wenn die Flüssigkeit nicht in allen Querschnitten der Röhre die gleiche Geschwindigkeit hätte.



Figur 72. Die Strömung einer Flüssigkeit in einer starren, ungleich weiten Röhre.

Die innere Reibung in der Flüssigkeit bildet einen Widerstand, welcher verursacht, daß die Flüssigkeit in einer Röhre langsamer fließt, als wenn sie durch eine Öffnung aus dem Druckgefäß frei ausströmt. Infolge dieser Reibung wird die Flüssigkeit in der Röhre einer Spannung ausgesetzt, die indessen geringer ist als diejenige, die bei gänzlich verhinderter Ausströmung stattfindet.

Diese Spannung gibt sich als Seitendruck zu erkennen, welchen wir durch senkrechte, auf die Achse der Röhre eingesetzte Druckmesser, Piezometer, bestimmen können. Die Flüssigkeit steht am höchsten in dem Piezometer, das sich in der Nähe der Einströmungsöffnung befindet, und am tiefsten in demjenigen, das in der Nähe der Ausflußöffnung eingesetzt ist (Fig. 71).

Wenn die höchsten Punkte der Flüssigkeitssäulen in allen Piézometern verbunden werden, so erhalten wir eine gerade Linie: der Seitendruck nimmt in der Richtung des Stromes geradlinig ab; am Röhrenende ist er null. Wir können daher den Seitendruck an jeder Stelle der Röhre und also auch gerade am Anfang der Röhre berechnen. Der dort stattfindende Druck entspricht demjenigen Teil der Triebkraft, welcher zum Überwinden des Widerstandes bei der Strömung der Flüssigkeit verbraucht wird, und wird als Widerstandshöhe bezeichnet (h_1). Die Summe dieser und der Geschwindigkeitshöhe ist kleiner als die ganze Höhe im Druckgefäß, H . Der Rest entspricht dem Verlust an bewegender Kraft, welcher mit dem Eintritt der Flüssigkeit aus dem Behälter verbunden ist (h_0). Wir erhalten also

$$H = h + h_1 + h_0.$$

Wenn die Röhre, durch welche die Flüssigkeit strömt, aus einem System besteht, das von einer Anzahl untereinander verbundener, ungleich weiter Röhren zusammengesetzt ist, so ist auch in diesem Falle dasselbe Grundgesetz, das wir für gleichweite Röhren gefunden haben, gültig.

Weil die Flüssigkeit nicht kompressibel ist, muß durch jeden Querschnitt der Röhre — unabhängig von dessen Größe — in der Zeiteinheit die gleiche Menge Flüssigkeit fließen. Infolgedessen steht die Geschwindigkeit in den verschiedenen Abschnitten der Röhre im umgekehrten Verhältnis zu deren Querschnitt.

Der Seitendruck (Fig. 72) sinkt innerhalb der verschiedenen Röhrenabschnitte in einem verschiedenen Grade, und zwar am steilsten in dem engsten Abschnitt, am wenigsten steil in dem weitesten. Denn in einem engen Abschnitt ist sowohl die Geschwindigkeit wie die innere Reibung und also auch der Verbrauch an disponibler Triebkraft größer als in einem weiten Abschnitt. In gleichweiten Abschnitten, welche durch engere oder weitere Abschnitte getrennt sind, ist die Druckabnahme gleichgroß, denn die Geschwindigkeit und also auch die innere Reibung ist bei diesen die gleiche.

Beim Übergange von einem weiten Abschnitt zu einem engen sinkt der Seitendruck infolge des Übergangswiderstandes bei der Strömung der Flüssigkeit aus der weiten Röhre in die enge. — Wenn dagegen eine weite Röhre auf eine enge folgt, kann der Seitendruck sinken; es kann aber auch der Fall sein, daß er unverändert bleibt oder sogar ansteigt. Nach DONDERS erklärt sich diese paradoxe Erscheinung dadurch, daß in dem weiteren Abschnitte der Röhre die Geschwindigkeit kleiner ist, weshalb sich ein größerer Teil der Triebkraft daselbst als Seitendruck geltend machen kann, wie dies in dem vorhergehenden engeren Abschnitte der Fall ist. Es ist aber außerdem notwendig, daß bei dem betreffenden Übergang die Wirbel unbedeutend sind, so daß kein besonderer Verlust an bewegender Kraft vorkommt.

Wenn zu einer Stammröhre eine Zweigröhre hinzugefügt wird, so wird die durch beide ausströmende Flüssigkeitsmenge größer als die durch die Stammröhre allein strömende, und zwar beschleunigt die Eröffnung eines Seitenzweiges den Strom in merklich gleichem Maße, unter welchem Winkel auch der Seitenzweig abgeht. Dagegen hängt das Verhältnis, nach welchem sich der Stammstrom auf die beiden Zweigströme verteilt, von dem Verzweigungswinkel ab, und zwar fließt von der gesamten Flüssigkeitsmenge um so mehr durch den die Verlängerung der Stammröhre bildenden Zweig, je größer der Winkel ist (JACOBSON).

Ein verwickelterer Fall, der sich mehr den beim Gefäßsysteme obwaltenden Verhältnissen nähert, ist der, wenn eine Stammröhre sich in eine Menge kleiner Zweige teilt, deren Gesamtquerschnitt größer ist als derjenige der Stammröhre, und wenn diese Zweige sodann wieder in eine einzige Röhre von kleinerem Querschnitt zusammengehen. Gleichwie in einer aus ungleich weiten Abschnitten zusammengesetzten Röhre ist auch hier die in der Zeiteinheit durch

jeden Gesamtquerschnitt strömende Flüssigkeitsmenge gleichgroß und also ihre Geschwindigkeit dem Gesamtquerschnitt umgekehrt proportional. Bei dieser Vergrößerung des Querschnittes wird die Berührungsoberfläche zwischen der Flüssigkeit und der Röhrenwand, wegen des geringen Durchmessers der Zweigröhren, größer und also auch der Widerstand größer. Dieser vermehrte Widerstand wirkt dem günstigen Einfluß entgegen, den die Erweiterung der Strombahn an und für sich verursacht. Von dem gegenseitigen Verhältnis dieser beiden Momente ist die Richtung abhängig, in welcher eine Verzweigung der Strombahn auf den Strom wirkt.

§ 2. Die Strömung einer Flüssigkeit in elastischen Röhren.

Die Gesetze eines beharrlichen Stromes in starren Röhren gelten auch für Röhren mit elastischen Wänden, wenn der Strom dort ein kontinuierlicher ist. Dagegen besteht ein bedeutender Unterschied zwischen starren und elastischen Röhren, wenn die Flüssigkeit rhythmisch, intermittierend in dieselben hineingetrieben wird. Ich sehe hier vorläufig von der Wellenbewegung in elastischen Röhren ganz ab.

Wenn Flüssigkeit in eine starre Röhre rhythmisch hineingetrieben wird, so fließt sie auch rhythmisch aus derselben heraus. Wenden wir aber zu einem derartigen Versuch einen elastischen Schlauch an, so kann dagegen der Ausfluß, wenn der Widerstand im Schlauch genügend groß ist und die Periode des Zuflusses in geeigneter Weise geregelt wird, trotz des rhythmisch unterbrochenen Zuflusses, kontinuierlich werden, und die Flüssigkeit fließt in einem ununterbrochenen Strom heraus. Diese Erscheinung erklärt sich dadurch, daß die elastische Wand des Schlauches durch die einströmende Flüssigkeit gespannt wird; wenn nun der Zufluß aufhört, übt die gespannte Wand auf die eingeschlossene Flüssigkeit einen Druck aus, infolgedessen die Flüssigkeit auch während der Pausen aus dem Schlauch ausströmt.

Dies ist in dem Gefäßsystem realisiert. Durch das Herz wird das Blut rhythmisch in die Arterien hineingetrieben; die Arterienwände sind elastisch; in den kleinen Arterien und in den Kapillaren findet ein starker Widerstand statt; dadurch wird die Arterienwand bei jeder Herzsystole von dem Blute gespannt, und die Arterien treiben daher, auch während der Diastole, das Blut in die Kapillaren, wo die Blutströmung also eine kontinuierliche ist.

Für die Herzarbeit ist die Arterienelastizität von einer sehr großen Bedeutung. Wenn nämlich die Arterien starre Röhren wären, so wäre das Herz genötigt, die ganze in allen Gefäßen eingeschlossene Blutmasse mit einemmal vorwärts zu treiben. Da sie nun aber elastisch sind, so wird das aus dem Herzen herausgetriebene Blut in die zentralen Arterien aufgenommen und dann von diesen vermöge ihrer Elastizität weiter getrieben. Die hierzu notwendige Arbeitsleistung ist indessen viel geringer, als in jenem Falle; denn bei starren Röhren muß die ganze Blutmenge, bei elastischen aber nur ein Teil des Blutes durch die Herzkontraktion weiter vorwärts getrieben werden (E. H. WEBER).

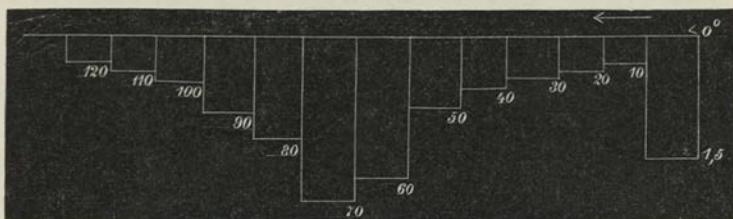
Die rhythmische Speisung der Gefäße hat endlich noch den Vorteil, daß die Blutkörperchen dadurch in eine Art schaukelnder Bewegung versetzt werden, was, wie die Erfahrung ergibt, die Blutströmung durch die Kapillaren wesentlich erleichtert (HAMEL).

§ 3. Die Strömung des Blutes in den Arterien.

a. Die Elastizität der Arterienwand.

Wenn ein aus einer Arterie ausgeschnittener Streifen mit zunehmenden Gewichten belastet wird, so ist die Verlängerung des Streifens bei gleichgroßem Zuwachs der Belastung eine um so geringere, je größer die absolute Belastung ist. Der Elastizitätskoeffizient der Arterienwand nimmt also bei zunehmender Belastung zu, und die Dehnungskurve entspricht einer Hyperbel (WERTHEIM).

Die kubische Erweiterung der Arterien bei verschiedenem inneren Druck hat für die Lehre vom Kreislauf eine viel größere Bedeutung. Die Ergebnisse verschiedener Forscher lauten in dieser Hinsicht sehr verschieden. Während MAREY und andere gefunden haben, daß sich die kubische Erweiterung der Arterien ganz wie die Verlängerung eines ausgeschnittenen Streifens verhält, gibt ROY an, daß dies nur bei Arterien, welche Tieren oder Menschen entstammen, die an einer zehrenden Krankheit gelitten haben, der Fall ist, und findet, daß



Figur 73. Die kubische Erweiterung der Aorta descendens (Kaninchen) bei gleichgroßer Steigerung des inneren Druckes, nach Roy.

bei ganz gesunden Arterien der Volumenzuwachs bei gleicher Steigerung des inneren Druckes zuerst bis zu einer gewissen Grenze zunimmt (diese Grenze wird von verschiedenen Autoren verschieden angegeben, für den Hund schwanken die Angaben zwischen 32 bis 50 mm und 120 mm Hg). Bei noch höherem inneren Druck nimmt die Dehnbarkeit wieder ab (Fig. 73).

Jedenfalls ist es sicher, daß die kubische Erweiterung der Arterien von einem inneren Drucke an, der in der Regel nicht höher als der normal vorkommende Blutdruck mittlerer Größe ist, bei gleicher Zunahme des inneren Druckes immer geringer wird. Daraus folgt, daß bei einem hohen arteriellen Blutdruck jede Zunahme der aus dem Herzen herausgetriebenen Blutmenge den Blutdruck sowie die Herzarbeit in einem sehr bedeutenden Grade steigern muß.

Aus den bisher vorliegenden Erfahrungen scheint endlich hervorzugehen, daß die Arterien bei gleicher Drucksteigerung relativ stärker erweitert werden, je entfernter sie vom Herzen sind.

Im Körper sind die Arterien, wie übrigens auch die Venen, selbst wenn der Binnendruck gleich Null ist, immer ihrer Länge nach gedehnt; wenn sie vom Körper

herausgeschnitten werden, werden sie also kürzer und dicker. Es läßt sich aber immer ein Druck finden, welcher dem herausgeschnittenen Gefäß jene Länge verleiht, die das vollkommen fixierte bei Null-Druck besitzt, und unter dessen dehnender Kraft die Durchmesser in beiden Fällen für das freie und vollkommen fixierte Gefäß die gleichen Größen aufweisen. Dieser Druck wird von R. FUCHS als Maß der jeweilig vorhandenen Längsspannung angesehen; er beträgt für die Brustorta erwachsener Hunde etwa 50—90 mm Hg und liegt also unterhalb des mittleren Blutdruckes.

Die Arterienelastizität ist sehr vollkommen, d. h. wenn die Arterien einem starken inneren Druck ausgesetzt gewesen sind, so nehmen sie, wenn der Druck vermindert wird, ihr früheres Volumen wieder an.

Ferner ist ihre Festigkeit bei hohem Druck ungeheuer groß: der zur Sprengung der Arterien nötige Druck ist viel höher als der Blutdruck; die Carotis des Hundes zerreißt erst bei einem inneren Druck von 4—11 Atmosphären, und die Carotis des Menschen erst bei einem Druck von im Mittel 7—8 Atmosphären. Da der normale Blutdruck in der Carotis höchstens auf $\frac{1}{4}$ Atmosphäre geschätzt werden kann, geht aus diesen Zahlen hervor, daß diese Arterie im Mittel erst bei einem Druck zerreißt, der 28—32 mal größer als der normale Blutdruck ist. Die Festigkeit der kleineren Arterien ist noch größer als die der größeren. Dies alles bezeugt, daß die Arterien nie infolge eines zu hohen arteriellen Blutdruckes springen, wenn sie nicht in irgend einer Weise krankhaft verändert sind (HALES, GRÉHANT und QUINQUAUD).

b. Die Methoden für die Bestimmung des Blutdruckes.

Um den Blutdruck in den Arterien zu bestimmen, benutzt man in der Regel das Hg-Manometer, weil dieses den stattfindenden Druck direkt in absolutem Maße angibt und nicht wie die oben (S. 203) erwähnten elastischen Manometer empirisch geeicht werden muß. Jedoch haben auch sie bei der Untersuchung des Blutdruckes überall da eine große Verwendung, wo es gilt, die bei den einzelnen Herzschlägen in den Arterien stattfindenden Veränderungen genau zu verfolgen.

Ich habe bereits oben bemerkt, daß das Hg-Manometer wegen der Trägheit des Quecksilbers den in den Arterien auftretenden, schnell verlaufenden Druckschwankungen nicht folgen kann und daß also die jeder Systole und Diastole entsprechenden Maxima und Minima des Blutdruckes nicht richtig wiedergegeben werden; bei einem langsamen Rhythmus sind die Maxima zu hoch, die Minima zu niedrig, während bei einem schnelleren Rhythmus umgekehrt die Maxima zu niedrig und die Minima zu hoch ausfallen.

Dagegen kann man mittels des Hg-Manometers im großen und ganzen ziemlich befriedigende Werte des zu einer gewissen Zeit herrschenden mittleren Druckes erhalten (v. KRIES). Dieser wird in folgender Weise aus der Kurve ermittelt. Die Figur 6 (S. 11) stellt eine Blutdruckkurve dar. In derselben entsprechen die kleinen Oscillationen den einzelnen Herzschlägen, die größeren den von den Atembewegungen bedingten Druckvariationen. Die Linie *ab* ist die Abscisse des Manometers, und die Linie *T* gibt die Zeit in Sekunden an. Wenn das Hg im freien Aste des Manometers ansteigt, so sinkt es natürlich in dem zweiten Aste ebensoviel (s. Fig. 5, S. 10). Daher ist der Blutdruck in einem gewissen Augenblicke, wenn der durch die Trägheit des Quecksilbers bedingte Fehler vernachlässigt wird, der doppelten Entfernung von der Abscisse bis zu der Blutdruckkurve gleich.

Um aus dieser Kurve den mittleren Blutdruck, z. B. während der Periode *a—b* zu bestimmen, zieht man von *a* und *b* senkrechte Linien zu der Blutdruckkurve, mißt planimetrisch die Oberfläche *abcd* und dividiert den gefundenen Wert durch *ab*. Der Quotient ist natürlich die Höhe eines Rechteckes von demselben Flächeninhalt wie *abcd* und der Basis *ab*. Diese Höhe verdoppelt ist der mittlere Druck.

Wenn die Blutdruckkurve keine größeren Schwankungen darbietet, sondern, wie die in Figur 6 abgebildete, unter gleichmäßigen Erhebungen und Senkungen verläuft,

so können wir den mittleren Blutdruck in der einfacheren Weise bestimmen, daß wir den höchsten und den niedrigsten Druck messen, der während der Periode stattfindet, und daraus das Mittel berechnen.

Es ist noch zu bemerken, daß es nicht gleichgültig ist, in welcher Weise die Kanüle mit der Arterie verbunden wird. Benutzt man eine T-Kanüle und vereinigt ihren unpaarigen Zweig mit der Manometerleitung, so wird dadurch die Blutströmung in der betreffenden Arterie nicht unterbrochen, und das Manometer verzeichnet den Seitendruck des Blutes an dem Orte, wo die Kanüle angebracht ist.

In der Regel wird aber die Kanüle endständig in das zentrale Ende der Arterie eingesetzt, und diese Arterie stellt dann eine Fortsetzung nach demjenigen Arterienstamm dar, von welchem der betreffende Ast abgeht, und das Manometer gibt daher den Seitendruck des Blutes in dieser Stammarterie an. Ein im zentralen Ende der Carotis eingesetztes Manometer gibt also den Seitendruck des Blutes in der Aorta an.

Um den Blutdruck beim Menschen zu bestimmen, hat man verschiedene Methoden geprüft, welche von dem Prinzip ausgehen, denjenigen auf die Haut angebrachten Druck festzustellen, bei welchem die Blutströmung in der zu untersuchenden Arterie aufgehoben wird.

Das Sphygmomanometer von v. BASCH besteht aus einer Pelote, welche mittels eines Kautschukschlauches mit einem metallenen Manometer verbunden ist. Die Pelote wird auf eine oberflächlich verlaufende, auf fester Unterlage ruhende Arterie gesetzt und so lange gegen dieselbe gedrückt, bis der peripher von der untersuchten Stelle angebrachte Finger keinen Puls mehr fühlt. Der jetzt vom Manometer angezeigte Druck stellt den zu bestimmenden Wert dar. Dies Instrument scheint mir nicht absolute Werte von genügender Exaktheit geben zu können; dagegen zeigen die vorliegenden Untersuchungen, daß es zur Bestimmung der Blutdruckschwankungen bei einer und derselben Person, soweit sie sich nicht in zu kurzer oder zu langer Zeit abspielen, vorzüglich geeignet ist.

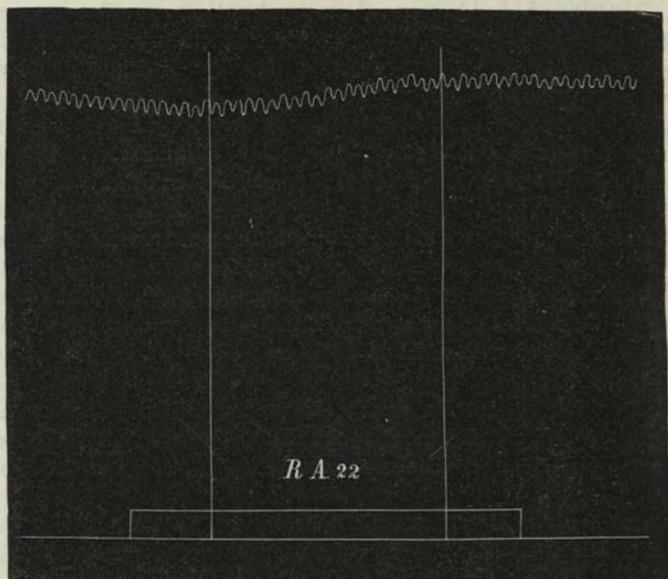
Andere Autoren komprimieren durch einen passend konstruierten pneumatischen Ring ein ganzes Glied und messen den innerhalb des Ringes stattfindenden Druck, bei welchem der Puls in einer distalwärts verlaufenden Arterie aufhört bzw. wieder erscheint.

Im Tonometer von GAERTNER wird der Ring über die mittlere Phalange eines Fingers gesteckt. Die Hölle des Ringes steht mit einem Manometer und einem Gummiballon in Verbindung. Ehe man den Druck gibt, wird die Endphalange durch einen fingerhutartigen Kompressor anämisch gemacht, dann ein den Blutdruck übertreffender Druck im Tonometer hergestellt und so lange vermindert, bis das Blut in die Fingerbeere hineinschießt, erkennbar an starker Rötung und fühlbarem Pulsieren. Der dabei vorhandene Tonometerdruck ist gleich dem maximalen Blutdruck.

Im Apparate von RIVA-ROCCI wird eine komprimierende Manschette um den Oberarm angebracht und dann der Druck bestimmt, bei welchem der Puls in der A. radialis oder cubitalis verschwindet, bzw. wieder erscheint. Bei Anwendung dieser Methode muß man, wie H. v. RECKLINGSHAUSEN nachgewiesen hat, eine genügend breite Manschette wählen, denn sonst wird ein Teil des Druckes von den benachbarten Weichteilen getragen und man erhält infolgedessen einen zu hohen Druck. Je breiter die Manschette ist, in einem um so höheren Grade wird dieser Übelstand vermieden. Bei einer Breite von etwa 15 cm beobachtete v. RECKLINGSHAUSEN an dem gleichzeitig in der A. brachialis und in der A. femoralis bestimmten Blutdruck in acht Versuchen eine maximale Abweichung von nur 3 mm Hg. (Nach Tierversuchen ist der Druck in diesen beiden Arterien im großen und ganzen etwa derselbe.) Es scheint daher, daß diese Methode sehr befriedigende Resultate gibt, wie sie auch leichter zu handhaben sein dürfte als die übrigen zu diesem Zwecke bisher vorgeschlagenen Methoden.

c. Die Größe des Blutdruckes.

Der normale Blutdruck in der Aorta zeigt bei verschieden großen Säugetieren nur verhältnismäßig geringe Differenzen. Daher sind wir in der Lage, aus den zahlreichen Bestimmungen des Blutdruckes bei verschiedenen Tierarten uns eine ungefähre Vorstellung von der Größe des Blutdruckes beim Menschen zu bilden. Da der normale Blutdruck beim Hunde etwa 130—180 mm Hg, beim Kaninchen etwa 80—120 mm Hg, beim Pferd etwa 150—200 mm Hg ist usw., so ist es wohl erlaubt zu sagen, daß der mittlere Blutdruck beim Menschen sich zwischen etwa 100 und 200 mm Hg bewegt, und wir können,



Figur 74 A. Der Blutdruck bei schwacher Vagusreizung, von rechts nach links zu lesen. Die Zeit der Reizung ist durch die vertikalen Linien angegeben. — = 10 Sekunden.

wenn wir den mittleren Druck in einer einzigen Zahl angeben wollen, etwa 150 mm Hg als die wahrscheinlichste annehmen.

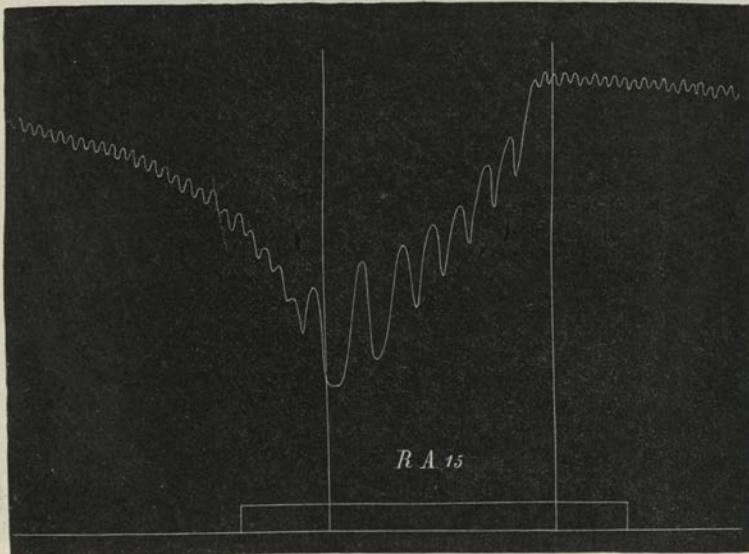
Die mit GÄRTNERS Tonometer und mit dem ursprünglichen Apparate von RIVA-ROCCI (Breite der Manschette 4 cm) an gesunden Menschen ausgeführten Messungen haben Druckwerte ergeben, welche zwischen etwa 100 und 160 mm variieren; mit breiter Manschette bekam v. RECKLINGSHAUSEN in seinen allerdings nur spärlichen Versuchen wesentlich niedrigere Werte.

Jedoch darf der Blutdruck nicht als ein konstanter aufgefaßt werden; vielmehr treten äußerst leicht bedeutende Variationen desselben auf. Wir haben daher zu untersuchen, von welchen Faktoren der Blutdruck abhängig ist.

Diese sind wesentlich drei, nämlich 1. die Energie des Herzens, 2. der Widerstand in den Arterien, 3. die Blutmenge.

I. Die Energie des Herzens. Als Maß der Energie des Herzens haben wir die Blutmenge, welche das Herz in der Zeiteinheit in das arterielle System heraustrreibt. Wenn, unter sonst gleichen Umständen, die vom Herzen in der Zeiteinheit herausgetriebene Blutmenge abnimmt, so sinkt der Blutdruck, wie dies z. B. bei der Vagusreizung der Fall ist (s. Fig. 74 *B, C*). Ist dagegen die Abnahme der Herzfrequenz nur gering, und wird sie durch ein größeres Pulsvolumen (vgl. S. 228) kompensiert, so nimmt der mittlere Blutdruck nicht oder nur in geringem Grade ab (vgl. Fig. 74 *A*).

Auch ohne daß die Frequenz der Herzschläge abnimmt, kann die vom Herzen herausgetriebene Blutmenge abnehmen (vgl. S. 227), und dabei sinkt natürlich der Blutdruck.



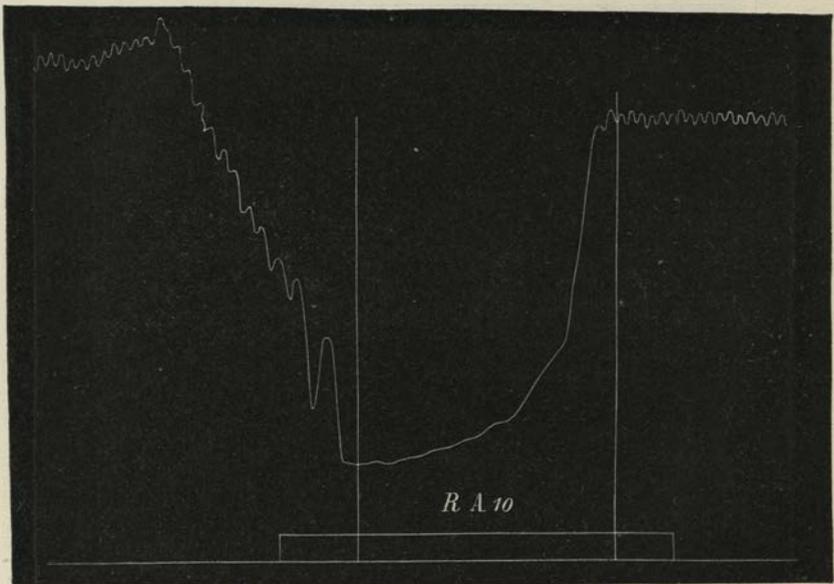
Figur 74 B. Der Blutdruck bei mittelstarker Vagusreizung, von rechts nach links zu lesen. Die Zeit der Reizung ist durch die vertikalen Linien angegeben. [—] = 10 Sekunden.

Auf der anderen Seite kann die Energie des Herzens bei unveränderter Pulsfrequenz zunehmen, und es erscheint eine Drucksteigerung.

Wenn durch Trennung der beiden Vagi oder durch Reizung der Accelerantes die Herzfrequenz zunimmt, so dürfen wir nicht ohne weiteres folgern, daß die Energie des Herzens gesteigert ist. Es kann ja der Fall sein, und dies trifft oft zu, daß bei der Beschleunigung die in der Zeiteinheit herausgetriebene Blutmenge in der Tat zunimmt. Es geschieht aber auch, daß diese Blutmenge gar nicht ansteigt. Es ist nämlich von vornherein ersichtlich, daß unter sonst gleichen Umständen bei sehr frequenter Schlagfolge zwischen je zwei Systolen nicht die gleiche Blutmenge in das Herz zurückströmen kann wie bei einer langsameren. In diesem Falle ist die bei jeder Systole herausgetriebene Blutmenge bei der beschleunigten

Schlagfolge kleiner als bei einer langsameren. Dann ist der Blutdruck von dem gegenseitigen Verhalten zwischen der Zunahme der Frequenz und der Abnahme des Schlagvolumens abhängig.

Die direkten Untersuchungen, die wir hierüber besitzen, ergeben, daß keine allgemeine Norm in dieser Hinsicht aufgestellt werden kann. Findet sich in den großen Venen eine große Blutmenge, die nur darauf wartet, Platz im Herzen zu bekommen, und ist der Widerstand im arteriellen Systeme genügend groß, so kann die Beschleunigung eine beträchtliche Drucksteigerung hervorrufen. Ist dies dagegen nicht der Fall, so wird die Frequenzzunahme keine nennenswerte Drucksteigerung veranlassen.



Figur 74C. Der Blutdruck bei starker Vagusreizung, von rechts nach links zu lesen. Die Zeit der Reizung ist durch die vertikalen Linien angegeben. [] = 10 Sekunden.

II. Der Widerstand in den Arterien. Es ist selbstverständlich, daß, wenn der Widerstand in den Gefäßen herabsinkt, der Druck bei gleicher Herzenergie auch herabsinken muß. Steigt dagegen der Widerstand, so muß auch der Druck steigen.

Eine Drucksenkung infolge Abnahme des Widerstandes entsteht, wenn die Gefäße in einem größeren Gefäßgebiet gelähmt werden. Hierbei kommen nicht allein die Arterien, sondern auch die Venen in Betracht. Denn auch diese besitzen einen Tonus, bei dessen Wegfallen sie sich erheblich erweitern und eine große Blutmenge fassen. Das Blut staut sich in den Venen, und die Blutzufuhr zu dem Herzen nimmt beträchtlich ab. Das Sinken des Blutdruckes ist daher hier nicht allein von der Widerstandsabnahme, sondern auch von einer mangelhaften Speisung des Herzens bedingt.

Der Widerstand in den Gefäßen wird erhöht entweder durch ausgiebige Kontraktion der Gefäße in einem größeren Gefäßgebiet oder, wenn ein großer Arterienstamm, z. B. die Bauchaorta, gebunden wird. Im ersten Falle wird gleichzeitig auch die Blutzufuhr zum Herzen vermehrt, da die sich kontrahierenden Gefäße das in ihnen enthaltene Blut nach dem Herzen treiben. Es wird diesem daher möglich, eine größere Blutmenge herauszutreiben.

Man könnte sich vorstellen, in dieser Weise könnte der Druck auf jede beliebige Höhe getrieben werden. Dies ist nicht der Fall. Hier kommt der durch den N. depressor vermittelte Reflex mit ins Spiel, wodurch teils die Gefäße erweitert, teils die Herzschläge verlangsamt werden. Und auch wenn dieser Reflex ausgeschlossen wird, so findet sich doch für den Blutdruck eine obere Grenze, die nicht überschritten werden kann. Die Leistungsfähigkeit des Herzens ist nämlich keine unbegrenzte, und man hat, auf verschiedene Erfahrungen gestützt, guten Grund zu behaupten, daß bei einem starken Widerstand in den Gefäßen die in der Zeiteinheit aus dem Herzen herausgeworfene Blutmenge abnimmt.

Die direkten Untersuchungen dieses Gegenstandes haben am Kaninchen ergeben, daß, wenn eine durch Gefäßkontraktion hervorgerufene Drucksteigerung sich innerhalb nicht zu weiter Grenzen bewegt, das Herz bei dem größeren Widerstand und der gleichzeitig gesteigerten Blutzufuhr (s. oben) eine größere Blutmenge als bei dem niederen in die Arterien her austreibt. Wenn dagegen die Widerstandszunahme bedeutender ist, so wird die ausgetriebene Blutmenge geringer. Im letzterwähnten Falle findet natürlich immer eine Blutstauung im Herzen statt. — Bei kleineren Widerstandserhöhungen kann es sich ereignen, daß die herausgetriebene Blutmenge der durch die Venen zuströmenden entspricht, und daß also nach beendigter Systole die Füllung des Herzens nicht größer als bei einem niederen Widerstand ist. Als Regel scheint jedoch aufgestellt werden zu können, daß bei einem höheren Widerstand, trotz der Zunahme der ausgetriebenen Blutmenge, die in den Herzkammern zurückbleibende Blutmenge eine größere ist.

III. Die Blutmenge. Die Untersuchungen über den Einfluß der Blutmenge haben ergeben, daß der Blutdruck bei vermehrter Füllung der Gefäßhöhle seine physiologischen Grenzen bei normaler Füllung nicht überschreitet, sowie daß bei verminderter Gefäßfüllung sich Mechanismen vorfinden, welche bezwecken, den Blutdruck auf seiner normalen Höhe zu erhalten.

Im Nachstehenden werde ich zunächst die Verhältnisse bei einer vermehrten Füllung untersuchen.

Ich nehme an, es wird einem Tiere in eine Vene Blut oder irgendeine andere, nicht giftige Flüssigkeit transfundiert. Die ganze transfundierte Flüssigkeitsmenge geht nicht zum Herzen, sondern ein nicht unbeträchtlicher Teil davon strömt in die zentralen Venen, welche davon überfüllt werden, sowie zu der Leber, welche bei Transfusion einer größeren Flüssigkeitsmenge fast hart wie ein Brett wird.

Ferner bleibt die ganze transfundierte Flüssigkeit nicht im Gefäßsystem, denn die Gefäße befreien sich durch Transsudation von einem Teil ihres

vermehrten Inhaltes. Dabei ist die eigene Beschaffenheit der transfundierten Flüssigkeit von Bedeutung. Mittels Zählung der Blutkörperchen hat man gefunden, daß bei Transfusion von Blut noch am Ende des ersten Tages etwa die Hälfte der transfundierten Blutmenge in den Gefäßen zurückgeblieben war, während auf der anderen Seite das Blut seine normale Zusammensetzung schnell wieder erhält, wenn destilliertes Wasser zur Transfusion benutzt wird (WORM-MÜLLER, REGÉCZY).

Nebst der Transsudation wirkt auch eine vermehrte Sekretion mit; die Schleimhaut des Darmes wenigstens und die Nieren geraten bald in einen Zustand stark vermehrter Tätigkeit. Wird eine Kochsalzlösung nicht allzu schnell in eine Vene transfundiert, so verlaufen nach einiger Zeit Transfusion und Harnsekretion vollkommen parallel (DASTRE und LOYE).

Durch Transsudation und Sekretion geht die Füllung des Gefäßsystems allmählich zur Norm zurück. Dies geschieht aber in der Regel verhältnismäßig langsam, und es müssen daher andere Umstände bei der Regulierung des Blutdruckes mitwirken.

Ein solches Moment ist die Gefäßerweiterung, wodurch der Widerstand in den Gefäßen herabsinkt (WORM-MÜLLER). Ferner spielt auch die Herztätigkeit hierbei eine nicht unbedeutende Rolle. Wenn die Transfusion mit genügender Langsamkeit stattfindet, so treibt das Herz allerdings eine entsprechend größere Blutmenge in die Gefäße hinaus. Geschieht dagegen die Transfusion schneller, oder ist bei verhältnismäßig langsamer Transfusion die transfundierte Blutmenge ziemlich bedeutend, so treibt das Herz in die Gefäße eine Blutmenge, welche zwar größer als vor der Transfusion sein kann, jedoch nicht genügt, um eine Blutstauung im Herzen zu vermeiden. Es kann schließlich auch geschehen, daß die transfundierte Blutmenge so groß ist, daß von Anfang an oder später zu große Anforderungen an die Leistungsfähigkeit des Herzens gestellt werden: trotz der großen Füllung der Gefäßhöhle sinkt dabei der arterielle Blutdruck. Man begegnet sogar Fällen, wo das Herz während der Transfusion selbst kräftig arbeitet und ohne Zweifel die vermehrte Blutmenge bewältigt, aber im späteren Verlauf des Versuches, nach Aufhören der Transfusion, plötzlich alle Symptome einer akuten Ermüdung zeigt. In derartigen Fällen kann man durch eine genügend starke Blutentziehung die Leistungsfähigkeit des Herzens wieder erhöhen und das Leben retten. In diesen Umständen liegt die Erklärung der Herzschwäche, die sich nach gewohnheitsmäßigem Genuß von großen Flüssigkeitsmengen früher oder später einstellt.

Bei einer Blutentziehung stellen sich die Vorgänge in umgekehrter Richtung dar. Das Herz entleert sich so vollständig wie möglich und treibt also eine möglichst große Blutmenge in die Gefäße hinaus; die Gefäße ziehen sich zusammen und leisten hierdurch der Blutströmung einen größeren Widerstand; die Nieren, Speicheldrüsen und wahrscheinlich alle übrigen Drüsen schränken ihre Absonderung ein, und aus der Gewebsflüssigkeit findet ein vermehrter Übergang von Flüssigkeit zu der Gefäßhöhle statt.

Durch das Zusammenwirken dieser Umstände bewegt sich der Blutdruck unter normalen Verhältnissen, trotz der mannigfachen Einflüsse, welche denselben in verschiedener Richtung zu verändern streben, dennoch im allgemeinen nur innerhalb ziemlich enger Grenzen. Um bedeutende Blutdruckschwankungen hervorzubringen, bedarf es indessen oft nur ganz schwacher Reizungen, welche so gering sein können, daß es zuweilen gar nicht gelingt, die Ursache einer plötzlich erscheinenden Drucksteigerung oder Druckabnahme ausfindig zu machen. Näheres darüber bei der Darstellung der Gefäßinnervation.

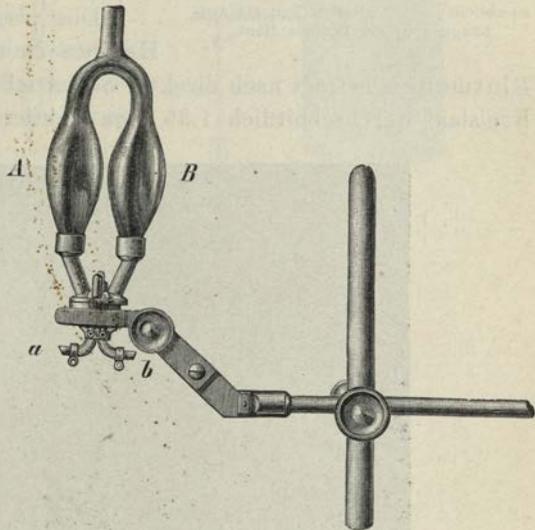
Bei Versuchen am Menschen mittels eines dem BASCHSchen Sphygmomanometer analogen und an der A. radialis angebrachten Instrumentes betrug der Blutdruck bei Ruhe in liegender oder sitzender Stellung etwa 100—108 mm Hg; durch verschiedene Einflüsse, vor allem Körperbewegungen, stieg er auf 120—130—140 mm an, sank aber nach Aufhören der Bewegung ziemlich schnell auf den Ruhewert wieder herab (HILL und BARNARD). Auch durch kalte Bäder wird der Blutdruck in die Höhe getrieben; dagegen rufen warme Bäder eine Drucksenkung hervor (EDGEcombe und BAIN).

Der Blutdruck in den großen Arterien ist nicht viel höher als in den Arterien ziemlich kleinen Kalibers und nimmt also mit der Entfernung vom Herzen nur wenig ab; besonders gilt dies von dem Druck während der Herzdiastole; während der Systole sind die Differenzen größer. Die Ursache dieses langsamen Abfalls des Druckes in dem arteriellen Systeme ist eine rein hydrodynamische. Der Widerstand, auf den das Blut bei seiner Bewegung in Arterien nicht zu kleinen Kalibers stößt, ist gering im Vergleich zu demjenigen, welchem es in den kleinsten Arterien ausgesetzt ist. Die Folge davon ist, daß ein größerer Verbrauch von Triebkraft nur beim Übergange zu diesen stattfindet, und daß also die Druckabnahme in den großen und mittelgroßen Arterien eine verhältnismäßig geringe wird.

d. Die Geschwindigkeit des Blutes in den Arterien.

Um diese zu bestimmen, ist man in zweierlei Weise zuwegegegangen, indem man teils die mittlere Geschwindigkeit des Blutes in der Zeiteinheit, teils die bei jedem Herzschlage stattfindenden Variationen dieser Geschwindigkeit zu ermitteln gesucht hat.

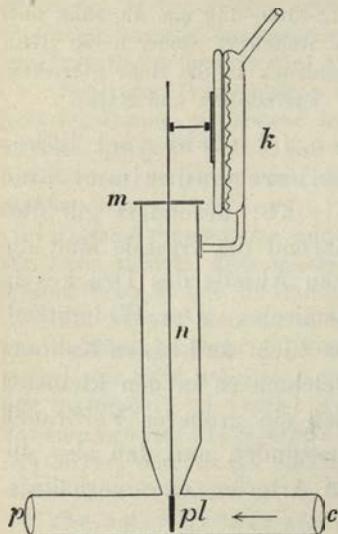
Die Bestimmung der Geschwindigkeit des Blutes in einer Arterie kann nur so ausgeführt werden, daß die hierzu nötigen Apparate in die Strombahn eingesetzt werden, ohne daß dadurch die Blutströmung unterbrochen wird. Zur Bestimmung der mittleren Geschwindigkeit hat man mehrere Apparate konstruiert, unter welchen die Stromuhr von LUDWIG (Fig. 75) am bekanntesten ist. Sie besteht aus zwei gleichgroßen Glaskugeln (A, B), welche nach oben durch eine U-förmige Biegung direkt ineinander übergehen. Durch eine dasselbst befindliche Öffnung wird in



Figur 75. Ludwigs Stromuhr.

die eine Kugel A Öl, in die andere B Kochsalzlösung gebracht und dann die Öffnung geschlossen. Beide Flüssigkeiten berühren einander nach oben. Nun wird das Ende a mit dem zentralen, das Ende b mit dem peripheren Ende einer Arterie verbunden. Das Blut strömt in A hinein und treibt das darin enthaltene Öl nach B hinüber,

während die daselbst befindliche Kochsalzlösung in das periphere Ende der Arterie fließt. Wenn das Blut die Kugel *A* vollständig gefüllt hat, werden die Kugeln umgedreht: in die jetzt mit Öl gefüllte Kugel *B* strömt das Blut hinein, während das in der Kugel *A* befindliche Blut in das periphere Ende der Arterie strömt; usw. Man zählt nun die in einer gewissen Zeit stattfindenden Umdrehungen und kann daraus, da die Räumlichkeit der Kugeln bekannt ist, die während dieser Zeit durch die Arterie strömende Blutmenge berechnen. Registrierende Stromuhren sind von LUDWIG und von HÜRTHLE angegeben worden.

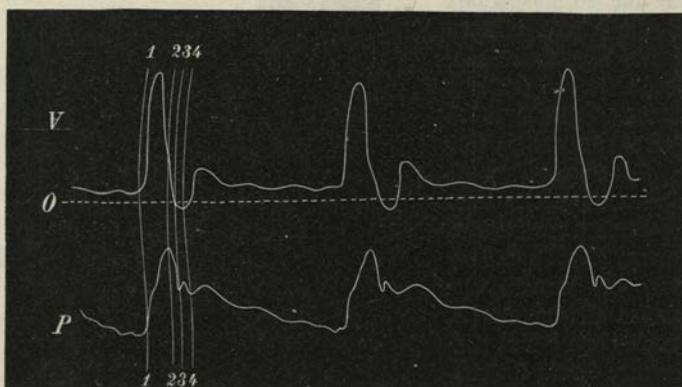


Figur 76. Chauveaus Hämadromograph mit Luftübertragung. *n*, die Nadel; *pl*, das Plättchen des Pendels; *k*, eine Mareysche Luftkapsel, die von den Ausschlägen des Pendels beeinflusst wird. Das Blut strömt in der Richtung des Pfeiles; *m*, Kautschukmembran, welche den vertikalen Röhrenschenkel zuschließt und zu gleicher Zeit als Aufhängepunkt des Pendels dient.

Um die bei jedem Herzschlage stattfindenden Variationen der Geschwindigkeit zu bestimmen, benutzte VIERORDT das hydrometrische Pendel. Hängt ein Pendel in einer strömenden Flüssigkeit, so macht es Ausschläge, deren Größe von der Geschwindigkeit der Strömung abhängt, und bei kleiner Masse kann es alle Variationen der Geschwindigkeit richtig wiedergeben. CHAUVEAU hat nun dieses Pendel mit einer Schreibkapsel verbunden und dadurch die Geschwindigkeitsvariationen direkt registriert, sowie nach Aichung des Apparates in absolutem Maße bestimmt (Fig. 76).

Unter den Resultaten, die man solcher Art gefunden hat, seien die folgenden hier erwähnt.

Die pro Sekunde aus dem linken Herzen in die Aorta herausgetriebene Blutmenge beträgt nach direkter Stromaichung am Kaninchen bei normalem Kreislauf durchschnittlich 1.35 km (mittleres Körpergewicht 1.59 kg). Die



Figur 77. Geschwindigkeits- (*V*) und Blutdruckkurve (*P*), Pferd, Carotis, nach Lortet. Die Linien 1, 2, 3, 4 geben die einander entsprechenden Punkte in den beiden Kurven an. Bei 1 wird das Blut in die Arterie herausgetrieben; zwischen 3 und 4 werden die Semilunarklappen geschlossen.

Maxima in einer Reihe von 14 Versuchen waren bezw. 0.91 und 3.76 km, Mittel 2.10 km. Die mittlere Geschwindigkeit, berechnet nach dem Durch-

messer der in die Aorta eingeführten Kanülen betrug 128 mm pro Sekunde (Maxima 72—340 mm).

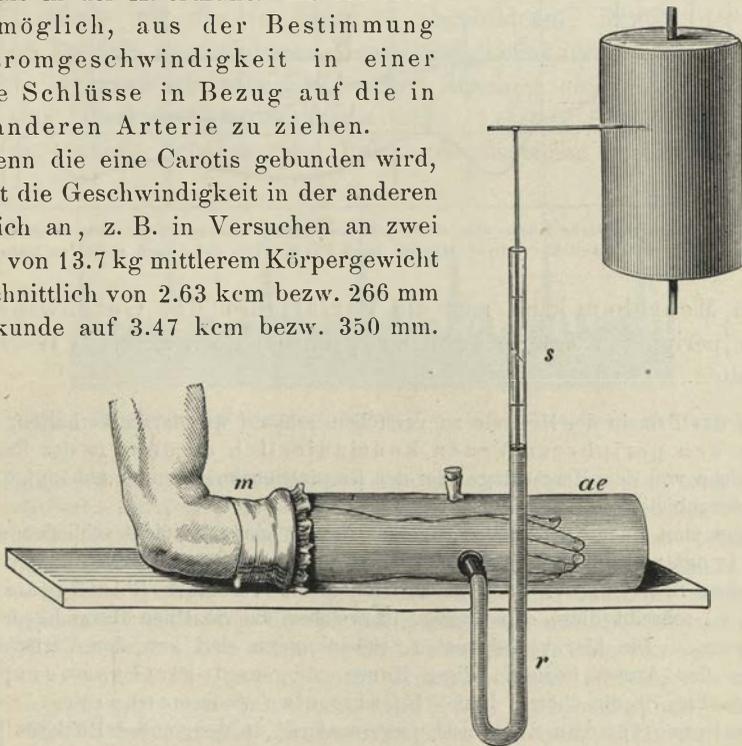
Während der Systole ist, wie selbstverständlich, die Blutgeschwindigkeit größer als während der Diastole (vgl. Fig. 77). In der Carotis des Pferdes fand LORTET bei der Systole 520, bei der Diastole 150 mm pro Sekunde. Zu Ende der Diastole ist die Geschwindigkeit in den peripheren Arterien größer als in den zentralen; bei Beginn der Systole nimmt sie in den zentralen beträchtlich, in den peripheren verhältnismäßig wenig zu.

Bei Hunden von einem mittleren Körpergewicht von etwa 14 kg hat TSCHUEWSKY die in folgender Tabelle zusammengestellten Zahlen für die Geschwindigkeit in der A. carotis und A. cruralis gefunden.

Körpergewicht	Arterie	Stromvolumen pro Sekunde; cem	Blutgeschwindigkeit pro Sek.; mm	Diameter der Arterie mm	Blutdruck; mm Hg	Anmerkungen
13.7	Cruralis	0.63	128	2.5	77	Nerven unversehrt
14.6	Cruralis	1.69	275	2.8	88	Nerven durchschnitten
14.1	Carotis	1.95	241	3.3	93	Nerven unversehrt

Die Stromgeschwindigkeit nimmt also nach Durchschneidung der Nerven erheblich zu; ferner ist sie in der normal innervierten A. carotis beträchtlich größer als in der A. cruralis. Es ist also nicht möglich, aus der Bestimmung der Stromgeschwindigkeit in einer Arterie Schlüsse in Bezug auf die in einer anderen Arterie zu ziehen.

Wenn die eine Carotis gebunden wird, so steigt die Geschwindigkeit in der anderen wesentlich an, z. B. in Versuchen an zwei Hunden von 13.7 kg mittlerem Körpergewicht durchschnittlich von 2.63 cem bzw. 266 mm pro Sekunde auf 3.47 cem bzw. 350 mm.

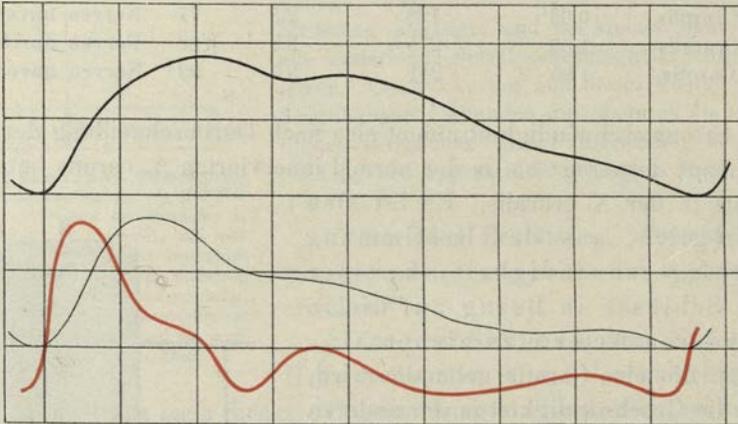


Figur 78. Plethysmograph, nach Fick. *ae*, der Zylinder; *m*, Kautschukmanschette zum Verschluss; *rs*, registrierendes Manometer.

Ebenso nimmt die Geschwindigkeit nach einer kurzdauernden Kompression der untersuchten Arterie erheblich zu, wie z. B. in der A. cruralis (Hund, 13.2 kg): vor der Kompression Stromvolumen 0.783 cem, Geschwindigkeit 149 mm, nach der Kompression Stromvolumen 1.252 cem, Geschwindigkeit 255 mm. Der Druck war in beiden Fällen unverändert 89 mm Hg.

Bei der Arbeit steigt die Geschwindigkeit in den zuführenden Arterien des tätigen Organs, wegen der dabei stattfindenden Gefäßerweiterung, erheblich an. So beobachtete CHAUVEAU, daß die Geschwindigkeit in der A. carotis beim Kauen das 5—6fache ihrer ursprünglichen Größe erreichte.

Wenn endlich die Gefäße infolge von Rückenmarksdurchschneidung beträchtlich erweitert werden, so steigt die Geschwindigkeit während der Systole an, ist aber während der Diastole außerordentlich gering.



Figur 79. Plethysmographische Kurve (die obere schwarze Linie), Pulscurve (die untere schwarze Linie), und Geschwindigkeitskurve (rot), Mensch, nach Fick. Von links nach rechts zu lesen.

Am Menschen kann man die Variationen der Geschwindigkeit in einer peripheren Arterie bestimmen, ohne jedoch absolute Werte dabei zu erhalten.

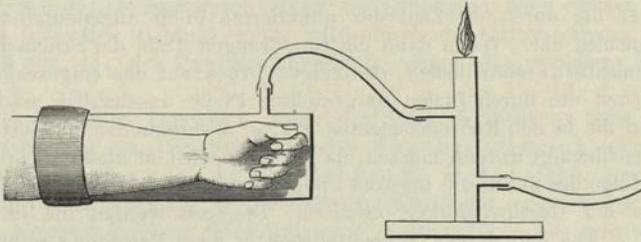
Um das Prinzip der Methode zu verstehen, müssen wir daran festhalten, daß das Blut in den peripheren Venen kontinuierlich strömt, in der Regel ohne irgendwelche von dem Herzschlage oder den Respirationsbewegungen abhängige Schwankungen darzubieten.

Wenn man einen Körperteil, z. B. einen Arm in einen luftdicht schließenden Blechzylinder bringt und dessen Hohlraum mit einer geeigneten Schreibvorrichtung, z. B. einer MAREYSCHEN Schreibkapsel oder einem Manometer verbindet (Plethysmograph, Fig. 78), so schreibt diese eine Kurve, in welcher die einzelnen Herzschläge deutlich hervortreten. — Die hier verzeichneten Schwankungen sind von den Variationen des Volumens des Armes bedingt, diese Kurve, die sogen. plethysmographische Kurve (s. Fig. 79, die oberste Linie), ist also eine Volumenkurve.

Die betreffenden Schwankungen sind, da der venöse Rückfluß konstant ist, von Variationen der arteriellen Zufuhr hervorgerufen. Wenn die Kurve steigt, ist die arterielle Zufuhr größer als der venöse Abfluß; sinkt sie herab,

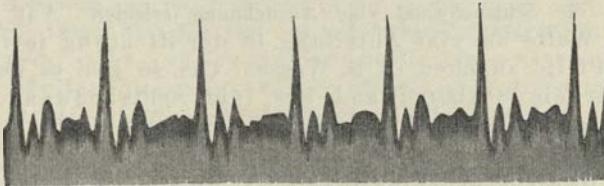
so ist die Zufuhr geringer als die Abfuhr, und wenn die Kurve horizontal verläuft, halten sich Zufuhr und Abfuhr im Gleichgewicht.

Es ist aber klar, daß die Volumenveränderungen des Armes um so schneller eintreten müssen, je schneller das Blut in die zuführenden Arterien hineinströmt. Wenn wir also die Steilheit der Veränderungen in den verschiedenen Abschnitten der Kurve berechnen, so können wir aus der Volumenkurve die Geschwindigkeitskurve konstruieren (FICK). In Figur 79 stellt die rote Linie die aus der



Figur 80. Tachograph, nach v. Kries.

Volumenkurve (die oberste Linie) hergeleitete Geschwindigkeitskurve dar. Die Ähnlichkeit mit der in Figur 77 abgebildeten, mittels des hydro-metrischen Pendels geschriebenen Geschwindigkeitskurve ist unverkennbar. In beiden begegnen wir nach der starken Zunahme einem Abfall, auf den wieder eine Geschwindigkeitszunahme folgt. Letztere fällt zeitlich mit der sogen. dikrotischen Erhebung der Pulscurve zusammen (vgl. unten).



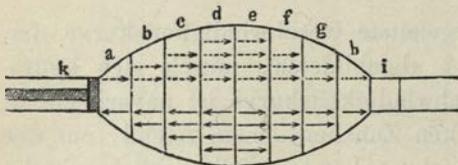
Figur 81. Tachogramm des Unterarms, nach v. Kries. Von links nach rechts zu lesen.

v. KRIES hat die Geschwindigkeitskurve (Tachogramm) beim Menschen direkt registriert. Zu diesem Zwecke wird der Arm in einen gewöhnlichen Plethysmographen eingeschlossen. Der Hohlraum desselben steht durch einen Schlauch mit einem Bunsenschen Gasbrenner in Verbindung (Fig. 80). Zu diesem kommt das Gas durch den Schlauch rechts. Wenn das Volumen des Armes zunimmt, wird Luft aus dem Plethysmographen in den Brenner herausgetrieben, und die Gasflamme schießt augenblicklich empor, um sich sodann wieder auf ihre frühere Höhe einzustellen. Ist die Öffnung des Brenners weit genug, so ist die Höhe, auf welche die Flamme emporschießt, nur von der Geschwindigkeit abhängig, mit welcher das Gas aus dem Plethysmographen herausströmt, was seinerseits aber von der Stromgeschwindigkeit in der zuführenden Arterie bedingt ist. v. KRIES hat diese Schwankungen photographiert. Figur 81 ist ein Faksimile eines solchen Tachogrammes.

§ 4. Der Arterienpuls.

a. Die Wellenbewegung in elastischen Röhren.

Denken wir uns einen von einer Flüssigkeit gefüllten und ausgedehnten elastischen Schlauch durch unveränderliche Grenzen, die den Querschnitten des Schlauches entsprechen, in die Röhrenelemente $a, b, c, d, e, f, g, h, i$ geteilt (Fig. 82). Der Stempel hat Wasser aus der unausdehnbaren Röhre k in den ausdehnbaren Schlauch ai mit einer anfangs zunehmenden und dann abnehmenden Geschwindigkeit hineingedrängt und dadurch den Schlauch so erweitert, daß das in den verschiedenen Röhrenelementen enthaltene Wasser die durch die Zahl der punktierten Pfeile angedeuteten Geschwindigkeiten angenommen hat. Wenn dann die ringförmigen Teile der Schlauchwand, welche die Röhrenelemente de umschließen, denjenigen Druck auf das eingeschlossene Wasser ausüben, welchen die durch Linien dargestellten Pfeile anschaulich machen, so übersieht man, daß die in den Röhrenelementen e, f, g, h enthaltenen Wasserteilchen in der Richtung i beschleunigt werden müssen, da sie sich selbst in dieser Richtung schon bewegen und infolge des durch die linearen Pfeile angedeuteten Druckes in dieser Richtung eine Zunahme der Geschwindigkeit erhalten. Dagegen werden die in den Röhrenabschnitten d, c, b, a enthaltenen Wasserteilchen in ihrer Bewegung retardiert, da auf sie in der Richtung k der durch die linearen Pfeile angedeutete Druck ausgeübt wird,



Figur 82. Schema zur Pulstheorie, nach E. H. Weber.

welcher der Bewegung entgegen ist, in der sich die Teilchen schon befinden. Hierdurch kommt die Flüssigkeit in a im nächsten Zeitmomente zur Ruhe, und die ausgedehnte Schlauchwand dieser Abteilung kehrt zu ihrem ursprünglichen Durchmesser zurück, während in demselben Zeitmomente in der Abteilung i , in welcher bis jetzt keine Bewegung des Wassers und keine Ausdehnung des Schlauches stattfand, das Wasser in Bewegung gesetzt wird und durch dasselbe die Schlauchwand eine Ausdehnung erleidet. Auf diese Weise schreitet die Welle um eine Abteilung in der Richtung fort, welche die punktierten Pfeile angeben (E. H. WEBER). Und so geht es weiter: das Wasser dehnt die Schlauchwand aus, die Schlauchwand drückt auf das Wasser, und hierdurch verbreitet sich die Welle mit einer Geschwindigkeit (V), die sich umgekehrt wie die Quadratwurzel aus dem spezifischen Gewicht der Flüssigkeit (Δ) und aus dem inneren Durchmesser des Schlauches (d), und gerade wie die Quadratwurzel aus der Wanddicke (a) und aus dem Elastizitätskoeffizienten des Schlauches e verhält (MOENS). Dieses Gesetz wird durch folgende Formel ausgedrückt

$$V = k \sqrt{gae / \Delta d},$$

in welcher k eine Konstante und g die Beschleunigung der Schwerkraft bedeuten.

Bei ihrer Fortpflanzung im Schlauche wird die Welle durch die Reibungswiderstände mehr oder weniger verändert: ihr Umfang wird geringer, und sie bekommt einen mehr ausgezogenen Verlauf.

Bei einem genügend weiten Schlauch ist, wenn keine Reflexion der Wellen stattfindet, der Druck in jedem Punkte der daselbst stattfindenden Geschwindigkeit proportional. Findet man also in einem gegebenen Falle, daß bei Zunahme des Druckes die Geschwindigkeit abnimmt, so liegt darin ein deutlicher Beweis vor, daß eine Reflexion der Welle stattgefunden hat (v. KRIES).

Sobald in einen mit einer inkompressiblen Flüssigkeit gefüllten elastischen Schlauch eine neue Flüssigkeitsmenge getrieben wird, entsteht eine Wellenbewegung, die sich als Drucksteigerung durch den Schlauch fortpflanzt. Strömt die Flüssigkeit eine Zeit lang durch den Schlauch, so behält der Druck, wie schon erwähnt, an jedem Orte des Schlauches einen gewissen Wert, dessen Größe von denselben Gesetzen bestimmt wird, welche für die Strömung einer Flüssigkeit in einem starren Rohr gelten.

Wird das eine Ende eines mit Wasser gefüllten und ausgedehnten elastischen Schlauches durch Entfernung eines Quantums Wasser plötzlich entspannt, so pflanzt sich eine Druckminderung in Form einer negativen Welle nach dem anderen Ende des Schlauches fort. Auch wenn ein gleichmäßiger Flüssigkeitsstrom durch einen am peripheren Ende offenen, elastischen Schlauch in zentrifugaler Richtung geht, wird durch die Unterbrechung des Stromes eine negative Welle von der Unterbrechungsstelle gegen das periphere Schlauchende hin fortgepflanzt.

Außer diesen Wellen entstehen, wenn der Schlauch nicht so lang ist, daß die Wellen ganz erlöschen, an den Schlauchenden durch Reflexion neue Wellen, welche die Wellenbewegung im Schlauch wesentlich beeinflussen. Wenn das Ende des Schlauches, wo die Reflexion stattfindet, geschlossen ist, so wird die Welle mit gleichem Zeichen reflektiert, eine positive Welle als positiv, eine negative als negativ. Ist dagegen das Schlauchende offen, so wird die Welle mit Zeichenwechsel reflektiert, eine positive als negativ, eine negative als positiv. Eine und dieselbe Welle kann durch wiederholte Reflexion mehrmals den Schlauch durchlaufen. Wenn das Schlauchende zum Teil verengt ist, so wird jede primäre positive Welle zum Teil in eine positive und zum Teil in eine negative Reflexwelle verwandelt. Da diese beiden Wellen mit derselben Geschwindigkeit den Schlauch durchlaufen und natürlich miteinander interferieren, so hängt es von dem Grade der Verengung des Schlauchendes ab, ob die resultierende Welle positiv oder negativ ist, oder ob sie durch die Interferenz gänzlich aufgehoben wird (GRASHEY).

Geht von einem einfachen Schlauch *A* an irgendeiner Stelle ein Seitenzweig *B* ab, so dringt jede Wellenbewegung, welche *A* durchläuft, auch in den Seitenzweig *B* ein; dabei ist es gleichgültig, ob die Wellenbewegung in dem engen oder in dem weiten Schlauch entsteht. Dieser Satz gilt auch bei mehrfacher Verzweigung, und wir können also allgemein sagen: geht von irgendeiner Stelle eines verzweigten Gefäßsystems eine Wellenbewegung aus, so pflanzt sich diese in alle Zweige fort, welche mit diesem System in Kommunikation stehen.

Was die Reflexion der Wellen in einem solchen System betrifft, so erscheint sie in der Regel an jeder Teilungsstelle des Schlauches. Nur dann findet keine Reflexion statt, wenn an der Stelle der Diskontinuität die Querschnitte sich in demselben Verhältnis ändern wie die Fortpflanzungsgeschwindigkeiten (v. KRIES).

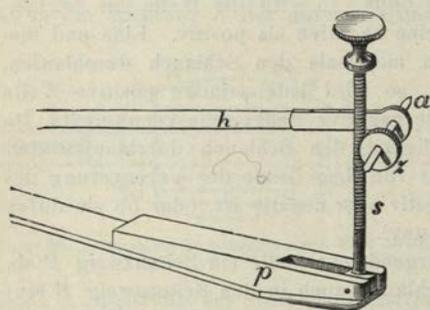
Im arteriellen System finden sich alle Bedingungen für das Entstehen von primären und reflektierten Wellen und von Interferenz. Die Schwierigkeit liegt nur darin, unter den theoretisch möglichen Wellenbewegungen diejenigen herauszufinden, welche die Eigentümlichkeit des Arterienpulses bewirken.

b. Der Arterienpuls.

Schon die älteren Ärzte unterschieden beim Puls eine Menge verschiedener Eigentümlichkeiten, die Pulsqualitäten, welche sich auf vier Grundqualitäten zurückführen lassen: die Frequenz, die Größe, die Schnelligkeit und die Härte.

In Bezug auf die Frequenz unterscheidet man den häufigen (*p. frequens*) und den seltenen Puls (*p. rarus*). — In Bezug auf die Größe unterscheidet man einen großen (*p. magnus*), bei welchem die Expansion der Arterie unter dem tastenden Finger groß ist, und einen kleinen (*p. parvus*), bei welchem diese Expansion klein ist. — In Bezug auf die Schnelligkeit unterscheidet man einen schnellen Puls (*p. celer*), bei welchem die Arterie rasch gegen den Finger andringt und ebenso rasch zurückgeht, und einen trägen (*p. tardus*), bei welchem dies weniger rasch geschieht. — In Bezug auf die Härte unterscheidet man einen harten Puls (*p. durus*), den Puls einer Arterie, welche sich nur schwer mit dem Finger zusammendrücken läßt, und einen weichen Puls (*p. mollis*), bei welchem die Arterie leicht zusammendrückbar ist. Auf diese vier Grundqualitäten läßt sich eine Reihe weiter benannter Pulsqualitäten zurückführen, welche wir jedoch hier nicht erörtern können.

Größere Fortschritte machte die Pulslehre erst, seitdem E. H. WEBER dem Puls eine allgemeine physikalische Deutung gab (1850), und VIERORDT zeigte, daß der Puls graphisch registriert werden kann (1855). Der erste Pulsschreiber (Sphygmograph), der richtige Pulskurven zeichnete, wurde etwas später (1860) von MAREY angegeben.



Figur 83. Sphygmograph von Marey.

Der wichtigste Teil des Sphygmographen (Fig. 83) ist die Stahlfeder *p*, welche eine Pelote trägt, die gegen die Arterie drückt. Diese Feder nimmt die Bewegungen der Arterie auf und überträgt sie dem Schreibhebel, welcher dieselben in vergrößertem Maßstabe auf eine von einem kleinen Uhrwerk bewegte Schreibfläche aufzeichnet. Die Bewegungen der Feder werden durch die mit der Pelote gelenkig verbundene Schraube (*s*) auf den Schreibhebel übertragen. Der ganze Apparat wird mittels einer Bandage an das untere Ende des Unterarmes befestigt. Mittels einer Schraube kann die Spannung der Feder reguliert werden.

Es gibt eine sehr große Menge von Modifikationen dieses Instrumentes.

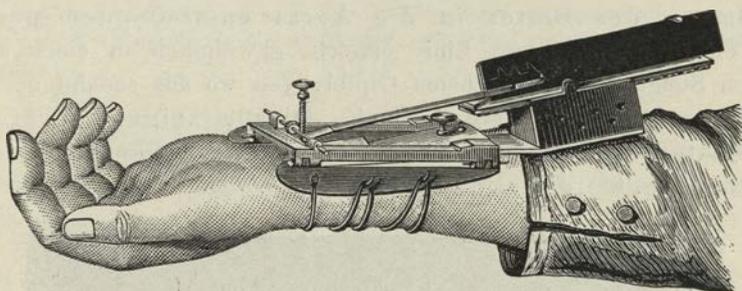
Auch benutzt man vielfach, besonders wenn es gilt, Pulskurven von zwei oder mehreren Arterien oder die Pulskurve und das Kardiogramm gleichzeitig zu registrieren, die Methode mittels Lufttransport. Man befestigt eine aufnehmende Luftkapsel von etwa derselben Konstruktion wie die bei der Aufnahme des Herzstoßes beschriebene über die zu untersuchende Arterie und verbindet sie in gewöhnlicher Weise mit der Schreibkapsel (vgl. S. 15, Fig. 13).

Man hat den Sphygmographen vielfach geprüft und gefunden, daß derselbe die zu registrierenden Bewegungen überraschend richtig angibt. Es hat sich z. B. herausgestellt, daß er die von vornherein bekannte Wellenbewegung in einem elastischen Schlauch sehr genau wiedergibt (MACH); daß die Pulskurve ganz dasselbe Aussehen hat, wenn die Pulsationen ohne Vergrößerung geschrieben werden, wo also die Eigenschwingungen des Hebels auf ein Minimum reduziert sind (MAREY); daß man Pulskurven bekommt, welche den mit dem Sphygmographen geschriebenen ganz ähnlich sind, wenn man an die Haut über der Arterie einen äußerst kleinen Spiegel befestigt, der das Licht auf die gegenüberliegende Wand reflektiert usw.

Jedoch dürfen wir uns nicht vorstellen, daß jeder Sphygmograph in gleich vollkommener Weise die Wellenbewegung zeichnet; im Gegenteil ereignet es sich gar oft, daß das Instrument die Kurve wesentlich entstellt. Es ist daher bei jeder

genaueren graphischen Untersuchung des Pulses notwendig, sich von der Leistungsfähigkeit und der erlaubten maximalen Geschwindigkeit des Schreibhebels zu vergewissern.

Die Geschwindigkeit der Pulswelle wird dadurch gemessen, daß von zwei weit voneinander liegenden Arterien die Pulscurven gleichzeitig aufgenommen werden. Die dabei gefundene Fortpflanzungsgeschwindigkeit variiert bei verschiedenen Individuen und bei demselben Individuum unter verschiedenen Umständen und beträgt bei einem gesunden Menschen etwa 7—10 m in der Sekunde. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit wird größer, je größer der Elastizitätskoeffizient ist, sie nimmt also bei einer



Figur 84. Sphygmograph von Marey.

Steigerung des Blutdruckes zu, denn mit steigendem Druck nimmt, wenigstens von einer gewissen Grenze an, der Elastizitätskoeffizient der Arterienwand zu (vgl. S. 243).

Die Wellenlänge λ der Pulswelle berechnet sich nach der Formel $n \lambda = h$; $\lambda = \frac{h}{n}$, wo h die Fortpflanzungsgeschwindigkeit und n die Schwingungszahl ist. Da bei jeder Kammersystole das Blut während etwa 0.2 Sekunde in die Aorta hineingetrieben wird, ist die Schwingungszahl gleich 5. Bei einer Geschwindigkeit von 8 m wird also $\lambda = \frac{8}{5} = 1.6$ m.

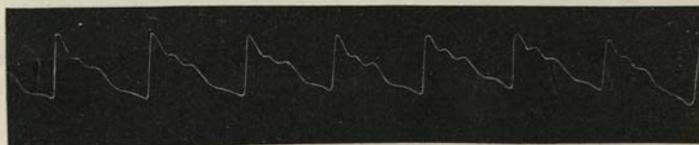
Bei einem erwachsenen Manne beträgt die Wegstrecke vom Herzen bis zu den entferntesten Arterien etwa ebensoviel. Nur die allerlängsten Arterienbahnen des Körpers sind also genügend lang, um die ganze Länge einer Pulswelle aufzunehmen, und das Ende der Pulswelle entsteht in der Aorta erst, nachdem der Anfang bereits in den peripheren Arterien angelangt ist.

Der in der Pulscurve ausgedrückte Vorgang ist der Druckverlauf in der Arterie, da ja die Bewegungen der Pelote durch die Druckveränderungen in der Arterie hervorgerufen werden. Indes stellt diese Druckkurve nicht die absolute Größe der arteriellen Druckschwankungen dar, denn der arterielle Druck wird nicht allein von der Pelote, sondern auch von der Arterienwand und von den umgebenden Weichteilen getragen.

Der Sphygmograph wird auch von anderen Bewegungen als denen des Blutes in den Arterien beeinflußt; z. B. durch Veränderungen des Turgors des betreffenden Körperteils. Wenn der Rückfluß des Blutes aus den Venen erschwert wird, so steigt im Sphygmogramm die ganze Kurvenreihe, weil die schwellende Haut die Federspannung erhöht. Aus dem Ansteigen der Kurvenreihe darf man also hier nicht auf eine Erhöhung des Blutdruckes schließen.

Bei Anwendung geeigneter Apparate bietet die Pulscurve eine Reihe von Eigentümlichkeiten dar, unter welchen sich einige mehr oder weniger ausgeprägt konstant wiederfinden, gleichviel an welcher Arterie die Pulscurve aufgenommen ist.

Die Pulscurve (Fig. 85, vgl. auch Fig. 12, S. 14) beginnt mit einem ziemlich steil aufsteigenden Aste, welcher der bei der Einströmung des Blutes in die Aorta entstehenden positiven Welle entspricht. Diese Linie erreicht gewöhnlich in einer ununterbrochenen Steigung ihren höchsten Gipfel, von wo aus sodann der herabsteigende Ast der Pulscurve beginnt. Dieser zeigt mehrere Diskontinuitäten, unter welchen wenigstens eine, und zwar die zweite Erhebung (Fig. 85) bei allen Pulscurven vorkommt. Diese Erhebung



Figur 85. Puls der A. radialis, mit Mareys Sphygmograph aufgezeichnet, nach Langendorff.
Von links nach rechts zu lesen.

wird als die dikrotische Erhebung bezeichnet. Daß dieselbe kein Kunstprodukt ist, geht aus den schon erwähnten Prüfungen des Sphygmographen hervor.

Die dikrotische Erhebung ist ohne jeden Zweifel eine zentrifugallaufende positive Welle. Wie sie aber entsteht, darüber sind die Ansichten noch geteilt, obgleich zur Zeit eigentlich nur zwei Hypothesen diskutierbar sind. Nach der einen ist die dikrotische Erhebung davon bedingt, daß die primäre Pulswelle an der Peripherie des arteriellen Systemes ohne Zeichenwechsel, also als positive Welle reflektiert wird. Diese reflektierte Welle gelangt in die Aorta, stößt gegen die geschlossenen Semilunarklappen und wird an denselben, und zwar wieder ohne Zeichenwechsel nochmals reflektiert. Diese (zweite) Reflexion an den Semilunarklappen stellt die Ursache der Dikrotie dar (v. KRIES, v. FREY).

Nach der anderen Hypothese wäre die Dikrotie in folgender Weise entstanden. Wenn die Herzkontraktion aufhört und die Semilunarklappen nicht mehr von dem im Herzen befindlichen Blut und von den Muskelpolstern (vgl. S. 202) unterstützt werden, so entsteht eine von der Aortenwurzel ausgehende zentrifugal verlaufende, negative Welle, und ein Teil des Aortablutes strömt gegen das Herz zurück. Wenn dieses zurück-

weichende Blut gegen die schon vorher geschlossenen Semilunarklappen anschlägt, entsteht im Aortaanfang eine zentrifugal verlaufende positive Welle — die dikrotische Erhebung (MAREY, GRASHEY u. a.).

Es ist nicht möglich, diese beiden Erklärungsprinzipien hier näher zu erörtern; beide haben hervorragende Vertreter, und eine Übereinstimmung findet sich noch lange nicht in dieser Hinsicht.

In welcher Weise man auch das Zustandekommen der Dikrotie auffassen mag, so haben jedenfalls die an der Peripherie des arteriellen Systemes reflektierten Wellen auf die Gestalt der Pulscurve einen sehr wesentlichen Einfluß. Die reflektierten Wellen interferieren mit den rechtläufigen, sie verbreiten sich auf benachbarte Arterien, pflanzen sich dort rechtläufig fort und interferieren mit den daselbst rechtläufigen oder zentripetalen Wellen. Hierdurch kann eine große Mannigfaltigkeit der Pulsbilder und eine größere oder geringere Zahl von sekundären und tertiären Erhebungen in der Pulscurve entstehen, welche wir hier jedoch übergehen müssen.

Man hat vielfach versucht, aus der Pulscurve Schlüsse in Bezug auf die Herztätigkeit, den Zustand der Gefäße und den Blutdruck zu ziehen. Dies ist auch zum Teil möglich, muß aber mit großer Vorsicht geschehen.

Die Pulscurve kann einige, wenn auch nur approximative Aufschlüsse über den zeitlichen Verlauf der Herztätigkeit geben. Der Beginn der Pulscurve entspricht natürlich dem Eintritt der Blutwelle in die Arterie, der Anfang der dikrotischen Erhebung ist mit dem Anfang der entsprechenden Erhebung am Kardiogramm synchronisch. Da dieser Punkt ein klein wenig nach dem Schluß der Semilunarklappen erscheint (vgl. S. 211), ist also die zeitliche Entfernung zwischen dem Beginn der Pulscurve und der Dikrotie etwas größer als die Zeit, während welcher die linke Kammer und die Arterien in offener Verbindung miteinander stehen.

Man könnte sich denken, daß eine Pulscurve von großer Amplitude der Ausdruck eines großen Schlagvolumens beim Herzen wäre. Dies ist indessen nur sehr bedingt der Fall, denn die Pulscurve einer bestimmten Arterie ist in einem so hohen Grade von dem Tonus dieser Arterie und von dem Widerstande in ihrer peripheren Verästelung abhängig, daß irgendeine bestimmte Beziehung zwischen Schlagvolumen und Pulsgröße nicht aufgestellt werden kann.

Eine große Amplitude der Pulscurve ist ferner keineswegs der Ausdruck eines hohen Blutdruckes, sondern bezeugt im besten Falle nur, daß die Druckschwankung eine große ist. Da wir nun aber wissen, daß die systolische Druckschwankung innerhalb gewisser Grenzen in der Regel bei einem hohen Druck geringer ist als bei einem niedrigen, so könnte man möglicherweise sagen, daß unter sonst gleichen Umständen die größere Amplitude einem niedrigen Blutdruck entspricht. Auch dies ist indes nicht gestattet, denn hier spielt wieder die Kontraktionsgröße der untersuchten Arterie eine bestimmende Rolle.

Die Größe der dikrotischen Erhebung ist vielfach als Ausdruck des eben stattfindenden Druckes aufgefaßt worden, und zwar soll die Dikrotie bei einem niedrigen Druck stärker als bei einem hohen entwickelt sein. Dies trifft in der Tat in vielen Fällen zu. Es kommen aber auch Ausnahmen vor, indem z. B. der Grad der Erweiterung eines einzelnen Arteriengebietes für die Stärke der Dikrotie im Pulse der betreffenden Arterie von maßgebender Bedeutung sein kann.

Dies alles zeigt, wie vorsichtig man sein muß, wenn man aus der Pulscurve Schlußfolgerungen hinsichtlich des Zustandes des Gefäßsystemes ziehen will.

Der Puls ist eine Erscheinung, die in der Regel nur bei den Arterien vorkommt. Dies erklärt sich dadurch, daß in jedem elastischen Schlauche die Welle infolge der Reibung endlich erlischt. Bei einem unverzweigten Schlauch sind hierzu sehr große Wegstrecken nötig, bei einem aus mehreren Ästen zusammengesetzten, wie dem Gefäßsysteme, wird das Erlöschen der Wellen von jeder Verzweigung beschleunigt, denn dadurch wird die gesamte Röhrenwand größer, und dies bedingt einen stärkeren Verbrauch der lebendigen Kraft der Welle. Auch wird die Welle an jedem Ort, wo die Gefäßwand Veränderungen darbietet, zum größeren oder kleineren Teil reflektiert, und zufolge dessen wird die Welle früher als sonst erlöschen.

§ 5. Allgemeine Übersicht über die Bewegung des Blutes in den Arterien.

Nachdem wir die Einzelheiten der Blutbewegung in den Arterien kennen gelernt haben, erübrigt es, dieselben zu einem Ganzen zu verbinden, wobei wir der Darstellung von E. H. WEBER folgen wollen.

Wir nehmen an, daß das Herz nur aus einer Kammer besteht, sowie daß in einem gegebenen Augenblick das Blut in sämtlichen Abteilungen des Gefäßsystems unter demselben Druck steht.

Bei der Kontraktion der Kammer schließen sich die Atrioventrikularklappen und hindern das Blut, rückwärts zu strömen. Alles Blut wird daher nach den Arterien gedrängt. Wären diese starre Röhren, so könnte kein Blut in dieselben eindringen, ohne daß die ganze Blutsäule in allen ihren Teilen gleichzeitig in Bewegung geriete. Es würde also keine Welle, sondern nur eine Strömung von Blut entstehen, die gerade so lange dauerte als die Kontraktion der Kammer. Da nun aber die Arterien elastische Röhren sind, so geschieht die Verschiebung der Blutteile successiv, und die von der Kammer ausgetriebene Blutmenge findet zuerst in dem sich ausdehnenden Teile des arteriellen Systems Platz und erzeugt daselbst eine positive Welle, die sich durch das Gefäßsystem verbreitet.

Wären keine Semilunarklappen vorhanden, und hörte die Kammerkontraktion sofort nach der Austreibung des Blutes auf, so würden die gespannten Arterien sogleich einen Teil des Blutes nötigen, rückwärts nach der Kammer auszuweichen.

Da nun dies aber von den Semilunarklappen verhindert wird, so werden durch jede Kammersystole die Blutteile im Gefäßsysteme wellenförmig ein Stückchen weiter fortbewegt und also im Kreise herumbewegt, ohne daß sie durch Strömen fortfließen.

Sobald das Herz nach der Systole erschlafft und sich die Atrioventrikularklappen öffnen, so dringt das Blut von den Venen her nach dem Herzen herein und bildet dadurch eine negative Welle, die nach den Venen hin fortschreitet. Die mit dem Herzen in Verbindung stehenden Klappen

haben also die Wirkung, daß bei der periodisch abwechselnden Systole und Diastole vom Herzen positive Wellen nur nach den Arterien, negative nur nach den Venen ausgehen.

Wenn das Gefäßsystem nirgends beenzt wäre, durchliefe jede positive Welle das ganze System mit einer großen Geschwindigkeit und bewirkte, daß sich das Blut, bevor noch eine neue Kammersystole erfolgt, im ganzen System ins Gleichgewicht setzte. Anders verhält es sich aber wegen des Widerstandes in den kleinsten Arterien und Venen sowie in den Kapillaren. Das Blut kann dort wegen der Friktion nicht so schnell hindurchdringen, als es zur Fortpflanzung der positiven Welle erforderlich ist. Die Wellenbewegung wird daher durch die Kapillaren usw. reflektiert und unmerklich gemacht, so daß im normalen Zustande der Puls in den Venen nicht mehr wahrgenommen werden kann.

Wiederholen sich nun die periodisch erfolgenden Herzkontraktionen schnell genug, so entsteht in den Arterien eine Anhäufung des Blutes, denn mit jeder Systole wird mehr Blut in die Arterien getrieben, als während derselben Zeit in die Venen hinüber dringen kann. In den Venen entsteht bei jeder Diastole des Herzens wiederum eine noch größere Verminderung des Blutes, weil aus ihnen mehr Blut in das Herz hinübertritt, als von den Arterien durch die Kapillaren nach ihnen gelangt. In dieser Weise nimmt die Menge des Blutes in den Arterien so lange zu und in den Venen so lange ab, bis die Druckdifferenz zwischen beiden so groß ist, daß von einer Herzsystole zur anderen gerade so viel Blut durch die Kapillaren dringt, als vom Herzen in die Arterien getrieben wird. Ist dieser Grad der Druckdifferenz in den beiden Abteilungen des Gefäßsystems eingetreten, so kann nun, wenn die Herztätigkeit auf gleiche Weise fortgeht, ein beharrlicher Zustand eintreten, bei welchem der Druck in den Arterien beträchtlich größer ist als in den Venen.

Sobald also eine in Betracht kommende Druckdifferenz in den Arterien und Venen eingetreten ist, so wird die Bewegung des Blutes aus jenen nach diesen nicht mehr bloß durch die Wellen, sondern auch durch Strömung bewirkt, und das Blut fährt daher noch einige Zeit fort, sich von den Arterien nach den Venen zu bewegen, auch wenn das Herz stillsteht.

Dieser stationäre Zustand wird durch alle Einflüsse, welche den Widerstand in den Gefäßen oder die Herzenergie verändern, aufgehoben, bis wieder ein neuer Gleichgewichtszustand erzeugt wird. Bei jeder Druckschwankung treten also Veränderungen des Blutstromes in der einen oder anderen Richtung ein.

§ 6. Die Strömung des Blutes in den Kapillaren.

Im Gefäßsystem stellen die Kapillaren unbedingt den wichtigsten Abschnitt dar. Die Aufgabe des Kreislaufes besteht darin, den

Organen das Verbrennungsmaterial und den Sauerstoff zuzuführen, wie auch darin, die Organe von den Abfallstoffen zu befreien.

Dieser Austausch zwischen dem Blut und den Geweben findet in den Kapillaren statt. In diesen ist das Blut nur durch eine dünne, aus einer einzigen Zellschicht bestehende Wand von der Gewebsflüssigkeit getrennt. Die Arterien und Venen sind nur Röhren, welche das Blut nach oder von den Kapillaren leiten. Diese stellen den Knotenpunkt des ganzen Gefäßsystemes dar.

Da in den Geweben besonders Sauerstoff in reichlicher Menge aufgezehrt wird, ist es selbstverständlich von großer Wichtigkeit, daß das Blut mit einer nicht zu geringen Geschwindigkeit in den Kapillaren strömt, weil es sonst in einem zu hohen Grade arm an Sauerstoff wird und also in ungenügender Menge die Gewebe damit versorgt. Der hohe Druck, welcher in den Arterien herrscht, ist daher notwendig, damit das Blut mit einer genügenden Geschwindigkeit durch die Kapillaren ströme.

Wenn der Druck des Blutes in der Aorta herabsinkt, so wird auch der Druck in den Kapillaren erniedrigt. Wenn eine Arterie verengt wird, so steigt freilich der Seitendruck in dieser Arterie zentral von dem Orte der Verengung, zu gleicher Zeit nehmen aber Druck und Geschwindigkeit peripher davon, d. h. in den Kapillaren ab. Wenn eine Arterie *ceteris paribus* erweitert wird, kann der Seitendruck in dieser Arterie herabsinken; in die Kapillaren strömt aber eine reichlichere Blutmenge, und der Druck in denselben steigt an.

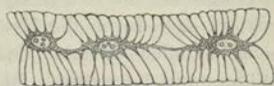
Alle die verwickelten Mechanismen, durch welche der Blutdruck reguliert wird, bezwecken, einen normalen Blutdruck in der Aorta herzustellen, damit das Blut auch in den Kapillaren unter einem normalen Drucke ströme.

Die Gesamtblutmenge des Körpers genügt bei weitem nicht, um bei gleichmäßiger Verteilung des Blutes auf alle Kapillarsysteme des Körpers den Organen so viel Blut zuzuführen, wie sie bei Maximum ihrer Tätigkeit nötig haben. Auch schwankt die durch die Kapillaren strömende Blutmenge unaufhörlich und zwar in der Weise, daß ein Organ, dem augenblicklich eine stärkere Arbeit obliegt, eine größere Blutzufuhr bekommt, als wenn es verhältnismäßig ruhend ist.

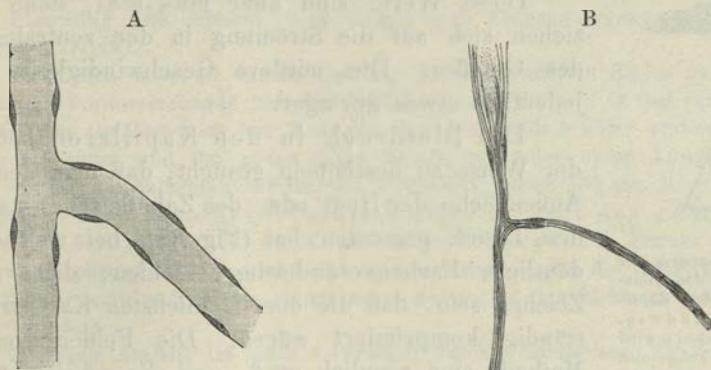
Dies geschieht dadurch, daß sich die dem betreffenden Organ angehörenden Arterien erweitern, während Arterien, die nach anderen Organen Blut leiten, enger werden. Hierdurch wird das Herabsinken des Aortendruckes vermieden, das sonst wegen der soeben besprochenen Gefäßerweiterung stattfinden würde. Dann muß natürlich das Blut reichlicher nach dem durch Erweiterung seiner Arterien stärker geöffneten Kapillarsystem strömen. Druck und Geschwindigkeit werden hier zunehmen.

Die Länge der Kapillaren wird zu etwa 0.4—0.7 mm (in der Leber bis zu 1.1 mm) angegeben; ihr Radius ist etwa 0.0045 mm.

Die Kapillarwand ist aus platten, ausgezogenen Zellen zusammengesetzt, welche mit ihren Rändern aneinander stoßen. Daß sie sich bei künstlicher Reizung an manchen Orten verengern kann, wurde zuerst von STRICKER nachgewiesen. Dann zeigten ROUGET und S. MAYER, daß diese Verengung dadurch bedingt ist, daß der Grundhaut außen diskontinuierlich kontraktile Gebilde aufgelagert sind, deren Kerne parallel der Längsachse angeordnet sind, und deren Zellsubstanz mit feinen, senkrecht vom Kern ausstrahlenden und sich öfters teilenden Fädchen das Gefäßröhrchen wie Faßreifen umspannt (s. Fig. 86). Die Kontraktion dieser Gebilde kann die Lichtung des Gefäßes vollständig aufheben; dabei entstehen in Längsrichtung verlaufende, feine Falten oder Runzeln der Zellhaut, welche beim Aneinanderrücken der Kapillarwandung an Zahl, Deutlichkeit und Extension zunehmen und bei der Dilatation des Gefäßes wieder vollständig verstreichen (vgl. Fig. 87). Dabei findet sich die Eigentümlichkeit, daß einzelne Kapillaren oder Kapillarstrecken von der Kontraktion gänzlich verschont bleiben (STEINACH).



Figur 86. Verästelte, die Kapillarwand umklammernde kontraktile Zellen aus der Membrana hyaloidea des Frosches; nach Rouget.



Figur 87. A, Nicht gereizte Kapillare; B, Maximale Kontraktion derselben Kapillare, nach Steinach.

Das vorzüglichste Objekt zur Demonstration dieser Erscheinungen stellt die Nickhaut des Frosches dar. Man hat indessen auch an anderen Kapillarsystemen des Frosches und sogar an Säugetieren ganz entsprechende Resultate erzielt.

Nerven laufen in reichlicher Menge zu den Kapillaren und es ist STEINACH gelungen, durch Reizung des Sympathicus die Kapillaren der Froschnickhaut zur Kontraktion zu bringen.

Da endlich die Weite der Kapillaren unabhängig vom augenblicklich stattfindenden Blutdrucke schwanken kann, folgt aus diesem allen mit großer Wahrscheinlichkeit, daß die Kapillaren vermöge ihrer Kontraktilität in einem vielleicht erheblichen Grade bei der Regulierung der Blutzufuhr nach den verschiedenen Organen selbständig beteiligt sind.

In den Kapillaren strömt das Blut in folgender Weise. Wenn das Kapillargefäß nicht gar zu klein ist, so daß es von den Blutkörperchen vollständig ausgefüllt wird, so bewegen sich die roten Blutkörperchen mit ihrem Durchmesser in der Richtung des Stromes im zentralen Strahl, und zwischen diesem und der Gefäßwand kann ein heller, von Plasma erfüllter Raum unterschieden werden. In diesem Raum findet man mehr oder weniger zahlreiche farblose Blutkörperchen, welche sich

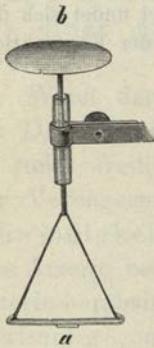
dasselbst bald in Ruhe befinden, bald eine kleine Strecke äußerst langsam fortrollen, dann wieder ein Weilchen liegen bleiben usw.

In der Regel ist der Strom in den Kapillaren kontinuierlich. Es gibt aber Abweichungen von dieser Regel. Bei einer genügend starken Erweiterung der kleinen Arterien in einem gewissen Gefäßgebiet bietet der Blutstrom in den Kapillaren rhythmische, mit den Herzschlägen synchronische Schwankungen dar. Diese Erscheinung erklärt sich durch die Erweiterung der zuführenden Arterie. Der kontinuierliche Strom setzt nämlich voraus, daß das Blut in den kleinen Arterien einem genügend starken Widerstand begegnet. Ist dies nicht der Fall, und stehen also die Kapillaren in einer ziemlich weiten Kommunikation mit den zuführenden Arterien, so machen sich die bei jedem Herzschlag stattfindenden Schwankungen des Druckes und der Geschwindigkeit auch in den Kapillaren geltend.

Am mikroskopischen Bilde des Kapillarstromes kann man die Stromgeschwindigkeit einfach dadurch bestimmen, daß man die Zeit beobachtet, welche ein bestimmtes Blutkörperchen braucht, um einen durch ein Okularmikrometer gemessenen Weg zurückzulegen. Die so bestimmte Geschwindigkeit beträgt etwa 0.5—0.8 mm pro Sekunde.

Diese Werte sind aber maximal, denn sie beziehen sich auf die Strömung in den zentralen Teilen des Gefäßes. Die mittlere Geschwindigkeit ist also jedenfalls etwas geringer.

Den Blutdruck in den Kapillaren hat man in der Weise zu bestimmen gesucht, daß man den an der Außenfläche der Haut oder des Zahnfleisches stattfindenden Druck gemessen hat (Fig. 88), bei welchem eine deutliche Farbenveränderung erschien; diese soll das Zeichen sein, daß die oberflächlichsten Kapillaren vollständig komprimiert wären. Die Fehlergrenzen der Methode sind ziemlich groß, und die erhaltenen Werte können daher nur als eine erste Approximation aufgefaßt werden, was um so mehr der Fall ist, wenn wir bedenken, daß der so bestimmte Druck nicht der ganze



Figur 88. Apparat zur Bestimmung des Blutdruckes in den Kapillaren, nach Ludwig. Das Glasplättchen *a* wird auf die Haut gelegt und die Schale *b* mittels Gewichte belastet, bis die unter *a* liegende Haut ihre Farbe verändert.

Kapillardruck ist, denn auf die äußere Seite der Kapillarwand wirkt die Gewebsflüssigkeit mit einem Gegendruck, der von der Spannung und dem Turgor der Haut abhängig ist.

Die Werte des Kapillardruckes, die man erhält, wenn die Wirkung des hydrostatischen Druckes der Blutsäule ausgeschlossen ist, d. h. wenn das untersuchte Kapillargebiet in demselben Niveau wie das Herz liegt, beträgt etwa 33 mm Hg (N. v. KRIES, Zahnfleisch des Kaninchens). Da der Aortadruk beim Kaninchen etwa 100—120 mm Hg beträgt, wäre also der Kapillardruck $\frac{1}{3}$ — $\frac{2}{7}$ des Aortadruckes.

Für die Strömung einer Flüssigkeit durch eine wagrecht liegende Kapillare, deren Wand von der Flüssigkeit benetzt wird, gilt nach POISSEUILLE folgende Formel:

$$Q = \pi \frac{p_1 - p_2}{8 \eta l} r^4 t,$$

wo Q das in der Zeit t hindurchfließende Flüssigkeitsvolumen, p_1 der am Anfang, p_2 der am Ende der Röhre herrschende hydraulische Druck, l die Länge und r den Radius der Röhre bezeichnen. η ist die Konstante der inneren Reibung; wenn alle Dimensionen in Millimeter und Milligramm genommen werden, so ist η in Milligrammen die auf die Fläche von 1 qmm wirkende verzögernde Kraft der Reibung, wenn benachbarte Schichten sich mit einer solchen Geschwindigkeit aneinander vorüber bewegen, daß bei gleichförmiger Änderung der Geschwindigkeit der Geschwindigkeitsunterschied zweier 1 mm entfernter Schichten in der Sekunde 1 mm ist. Je größer η ist, um so geringer wird das in der Zeiteinheit hindurchfließende Flüssigkeitsvolumen, um so zäher ist die Flüssigkeit.

Daß dieses Gesetz auch für das Blut gültig ist, hat B. LEWY nachgewiesen; als Wert von η fand er bei einer Temperatur von 36—40° C. im Mittel etwa 0.00025 (Schwein, Hammel), während der entsprechende Wert für destilliertes Wasser etwa 0.00007 beträgt. Die innere Reibung des (defibrinierten) Blutes ist somit im Mittel 3.5 mal größer als die des destillierten Wassers. Etwas größer ist die innere Reibung beim nichtdefibrinierten Blute, und zwar beträgt sie, nach Versuchen von HÜRTHLE, bei 37° C. beim Hund 4.7, bei der Katze 4.2 und beim Kaninchen 3.3, wenn die des destillierten Wassers = 1 gesetzt wird.

Übrigens variiert die innere Reibung des Blutes unter verschiedenen Umständen nicht unerheblich. So nimmt sie nach Blutentziehung ab; bei Hunger ist sie kleiner als nach Fütterung und erreicht (beim Hund) nach Fleischfütterung ihren höchsten Wert (BURTON-OPITZ).

Auf die Daten über die innere Reibung des defibrinierten Blutes gestützt und unter gewissen Voraussetzungen betreffend die Länge, Weite usw. in den verschiedenen Abschnitten des Gefäßsystems hat B. LEWY den Druckabfall unter anderem in den Kapillaren berechnet und ihn gleich etwa 20—60 mm oder unter Anwendung des höchsten von ihm beobachteten Wertes von η (0.00068) gleich 150 mm Blut gefunden. Im Maximum wird also höchstens etwa der 14. Teil des ganzen Blutdruckes für die eigentlichen Kapillaren verbraucht. Daraus folgt, daß es nicht die Kapillaren sind, welche den Hauptwiderstand für die Blutströmung darbieten; vielmehr muß sich dieser zentralwärts davon, in den kleineren und kleinsten Arterien vorfinden.

Zu derselben Ansicht ist auch CAMPBELL durch verschiedene Erwägungen gekommen. Unter anderem hebt er hervor, daß, wenn der Widerstand in den Kapillaren sehr groß und also der Druck am Anfang einer Kapillare viel größer als am Ende derselben wäre, die sehr dünnen Kapillaren eine trichterförmige Gestalt mit der weiten Öffnung nach den Arterien gerichtet haben müßten, was indes, wie bekannt, nicht der Fall ist.

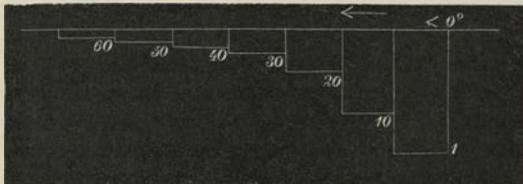
Mit Hilfe der POISSEUILLESchen Formel hat HÜRTHLE den Versuch gemacht, an der Hand der vorliegenden Angaben über die innere Reibung des Blutes, die pro Sekunde durch die Aorta strömende Blutmenge und den daselbst herrschenden Druck, den Widerstand in der Aortabahn zu berechnen (Kaninchen). Dieser wird dann, wie aus der Formel ersichtlich, durch die Länge einer Röhre ausgedrückt, durch welche ebenso viel Blut in der Zeiteinheit fließen würde, wie durch den Tierkörper. Nach dieser Berechnung ist der Widerstand ebenso groß wie der einer zylindrischen Röhre vom Durchmesser der Aorta und einer Länge von 296000 mm. Ich brauche kaum zu bemerken, daß sich dieser Wert nur auf einen speziellen Fall bezieht, und habe ihn nur deswegen angeführt, um eine ungefähre Vorstellung von der Größe des im Gefäßsystem herrschenden Widerstandes zu geben.

§ 7. Die Strömung des Blutes in den Venen.

a. Druck und Geschwindigkeit in den Venen.

Die kubische Erweiterung der Venen bei verschieden großem inneren Druck verhält sich ganz wie die Längsdehnung bei verschieden großer Belastung, und zwar ist sie bei gleicher Zunahme des Druckes um so geringer, je höher der Anfangsdruck ist (s. Fig. 89). Die Venen verhalten sich also in dieser Hinsicht anders als die Arterien (vgl. S. 243). Wie bei den Arterien ist auch bei den Venen die Festigkeit im normalen Zustande sehr groß.

Die wesentliche physiologische Aufgabe der Venen ist die, das Blut zum Herzen zurückzuführen. Die Kraft, welche das Blut in ihnen vorwärts treibt, ist die Herzaktion. Die starke Reibung, welche in den kleinen Arterien und in den Kapillaren stattfindet, hat aber den größten Teil der disponiblen Triebkraft schon verbraucht, und demzufolge ist die totale Energie, welche das Blut nunmehr besitzt, nur ein kleiner Bruchteil



Figur 89. Die kubische Erweiterung der Vena cava inferior (Katze) bei gleich großer Steigerung des inneren Druckes, nach Roy.

von derjenigen, die es beim Herausströmen aus dem Herzen besaß. Der größte Teil davon ist während der Blutströmung durch die Arterien und Kapillaren in Wärme umgesetzt worden.

Der Seitendruck in den Venen muß daher bedeutend geringer als in den Arterien sein. In den zentralen Venen ist der Blutdruck bei unversehrtem Brustkasten negativ, wegen der in der Brusthöhle stattfindenden Ansaugung. In mehr peripheren Venen wird er positiv und ist um so höher, je ferner die untersuchte Vene vom Herzen liegt, z. B. beim Schaf: Jugularis dextra 0.2, Facialis externa 3.0, Facialis interna 5.2, Brachialis 4.1, ein Ast derselben 9.0, Cruralis 11.4 mm Hg (JACOBSON), und beim Hunde: Vena cava superior nahe ihrem Eintritt in den rechten Vorhof — 3.0, dieselbe Vene, distale Portion — 1.4, Jugularis externa dextra — 0.1, Jugularis externa sinistra 0.5, Brachialis dextra 3.9, Facialis sinistra 5.1, Femoralis sinistra 5.4, Saphena sinistra 7.4 (BURTON-OPITZ). Wie ersichtlich stimmen die Beobachtungen am Schafe und am Hunde im großen und ganzen nahe überein.

Nach Eröffnung des Brustkastens und dabei stattfindendem Aufheben des negativen intrathorakalen Druckes steigt der Druck in allen Venen erheblich an, und keine negativen Druckwerte lassen sich nunmehr nachweisen.

Um den Druck in einer Vene zu bestimmen, muß man jede Stauung vermeiden; man benutzt daher eine seitenständige T-Kanüle und, wegen des geringen Druckes, statt Quecksilber eine Sodalösung im Manometer.

Wie im arteriellen Systeme so ist auch in den Venen der Druck von der in der Zeiteinheit aus dem Herzen strömenden Blutmenge und vom Widerstande abhängig. Stoßen die Venen bei ihrer Entleerung auf einen großen Widerstand, so steigt der Druck in ihnen. Dies findet z. B. statt bei einer Verlangsamung oder einem Stillstande des Herzens infolge einer Vagusreizung: hier vermag das rechte Herz nicht, alles Blut, das sich in den Venen ansammelt, weiter zu treiben, es staut sich dort, und der venöse Druck steigt. Wenn trotz der Verlangsamung das rechte Herz dennoch in der Zeiteinheit ebensoviel Blut als vorher hinaustreibt, so erleidet der Venendruck keine Veränderung. — Ebenso wird der Druck in den Venen gesteigert, wenn die Lungen unter einem genügend starken Druck aufgeblasen werden, denn dadurch wird die Strömung des Blutes in die intrathorakalen Venen verhindert und die Entleerung der rechten Herzkammer erschwert.

Auf der anderen Seite sinkt der Venendruck zufolge aller der Umstände herab, welche die Rückkehr des Blutes nach dem rechten Herzen und dessen Entleerung begünstigen, z. B. bei der Beschleunigung nach Vagusdurchschneidung, wenn das Herz dabei in der Zeiteinheit eine größere Blutmenge als vorher austreibt.

Diese Einflüsse machen sich in erster Linie auf die zentralen Venen geltend. Bei den peripheren hängt der Druck wesentlich von den Variationen der Blutfülle und des Widerstandes in den Arterien ab. Wenn eine Arterie vollständig zugeklemmt wird, so sinkt der Druck in der entsprechenden Vene, bis er sich mit dem Minimaldruck in demjenigen größeren Venenstamm, in welchen sie mündet, ins Gleichgewicht stellt. Wenn eine Vene gebunden wird, so steigt der Druck peripher von der Ligatur, weil in diesem Falle die Vene nur ein blindes Endstück der Arterie darstellt.

Die im Vorhof und in den Hohlvenen entstehenden Druckschwankungen veranlassen in den größeren Venen des Rumpfes und der Extremitäten pulsatorische Schwankungen, welche sich daselbst mit einer Geschwindigkeit von 1—3 m pro Sekunde zentrifugal fortpflanzen. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit durch die V. jugularis ist größer als diejenige durch die V. cava zur V. cruralis (MORROW).

Damit keine Störungen in der Blutbewegung stattfinden mögen, ist es notwendig, daß das Blut in den Venen in gleichgroßer Menge nach dem Herzen strömt, wie es aus dem Herzen in die Arterien hineingetrieben wird, was auch durch direkte Beobachtungen von CYON und STEINMANN, sowie von BURTON-OPITZ erwiesen worden ist. Das Stromvolumen ist also in entsprechenden Arterien und Venen etwa dasselbe; wegen der größeren Lichtung der letzteren ist aber die Geschwindigkeit hier eine geringere, beim Hunde in der V. jugularis externa 147 mm, in der V. femoralis 62 mm pro Sekunde. Nach Durchschneidung der Vagi steigt das Stromvolumen in der Jugularvene 2.8 mal an, nimmt aber bei Kompression der beiden Karotiden um 57 Proz. ab, usw. (BURTON-OPITZ).

b. Mechanismen, welche die Blutströmung in den Venen erleichtern.

Die Blutströmung in den Venen kann leicht durch allerlei äußere Einflüsse gestört werden. Ihrer Wirkung wird jedoch durch mehrere besondere Mechanismen entgegengewirkt.

Ein derartiger Mechanismus ist die schon besprochene Ansaugung in der Brusthöhle, sowie die vom Herzen selbst ausgeübte Saugwirkung.

Hierzu kommen noch andere Umstände, welche in Verbindung mit den Venenklappen der etwaigen Blutstauung in den Venen wesentlich vorbeugen.

Die von FABRICIUS AB AQUAPENDENTE 1574 entdeckten Venenklappen sind halbmondförmige Duplikaturen der inneren Venenhaut und so gestellt, daß sie sich in der Richtung nach dem Herzen öffnen, die Strömung des Blutes in entgegengesetzter Richtung aber verhindern. In der Regel stehen je zwei solcher Klappen einander gegenüber.

Wenn ein äußerer Druck auf eine Vene ausgeübt wird, so wird die zurücklaufende Bewegung des Blutes von der nächsten Klappe gehemmt, und dies ist daher gezwungen, sich in der Richtung nach dem Herzen zu bewegen.

Daher finden wir bei jeder Muskelkontraktion eine Zunahme der aus der entsprechenden Vene strömenden Blutmenge. Ist der Muskel durch sehr frequente Reize zum Tetanus gebracht, so folgt auf diese initiale Beschleunigung eine Verzögerung, welche so lange dauert, bis die krampfartige Kontraktion nachläßt und der davon bedingte Druck auf die Vene aufhört.

So fand BURTON-OPITZ bei einem Versuche das Stromvolumen in der V. femoralis bei ruhenden Muskeln gleich 1.1 cem pro 1 Sekunde; bei 8.1 Sekunden dauernder tetanisierender Reizung des Ischiadicus betrug das Stromvolumen während der Verkürzung 4.0 cem, während des vollständig ausgebildeten Krampfes 0.4 und nach Wiederschließung des Muskels 1.3 cem.

Unter normalen Verhältnissen kommen aber krampfartige Muskelkontraktionen nie vor, sondern bei jeder Körperbewegung finden stets Verkürzung und Erschlaffung der Muskeln wechselweise statt. Die gewöhnlichen Muskelkontraktionen müssen also durch den dabei stattfindenden intermittierenden Druck auf die Venen die Blutbewegung in denselben wesentlich fördern.

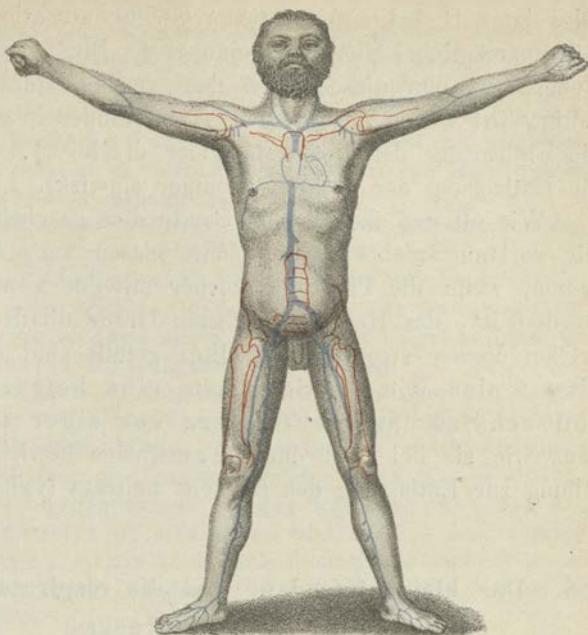
Auch die Lageveränderungen des Körpers stellen ein wichtiges Hilfsmittel für die Rückströmung des venösen Blutes dar.

Die unter dem Lig. Poupartii und in der Fossa ovalis liegende Schenkelvene wird blutleer und fällt zusammen, wenn man den Oberschenkel scharf nach außen rollt und ihn zugleich nach hinten bewegt und dadurch möglichst streckt. Dagegen füllt sie sich wieder strotzend mit Blut; sobald man den Schenkel wieder in seine frühere Lage zurückbringt und ihn dabei noch mehr nach vorn erhebt und möglichst beugt. Diese Lageveränderungen finden bei jedem Schritt statt, den wir tun (BRAUNE).

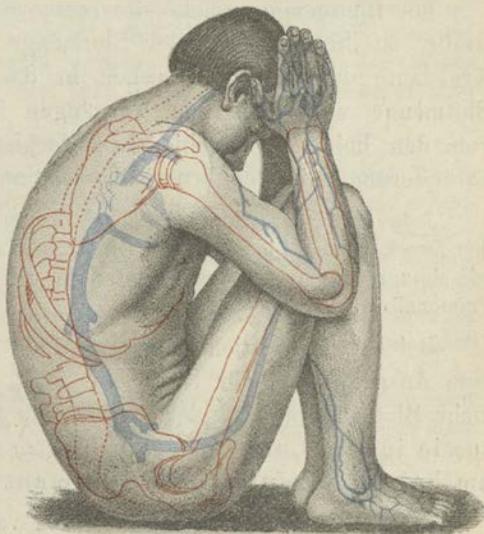
Endlich besitzen wir in Spannungsveränderungen der Venen ein Mittel, das Blut vorwärts zu treiben. Bei Verlängerung wird das Volumen der Vene vergrößert, und die Vene übt also eine Ansaugung aus.

Für das Venensystem der oberen Extremitäten erhält man eine allgemeine Spannung — also Ansaugung — wenn mit geballter und im Handgelenk gebeugter Faust die Arme horizontal ausgestreckt und in dieser Haltung in einer Drehungsebene nach hinten bewegt werden, und eine allgemeine Erschlaffung, wenn mit gestreckten Fingern und dorsalflektierter Hand die im Ellbogengelenk gebeugten Arme an den Thorax gelegt werden. Die Venen der unteren Extremität werden im allgemeinen gespannt, wenn man die Oberschenkel möglichst weit spreizt, womit eine Auswärtsrollung im Hüftgelenk, eine Streckung des Knies und des Fußes verbunden ist. Beugung, Adduktion und Einwärtsrollung des Oberschenkels, Beugung des Knies und Dorsalflexion des Fußes bewirken eine allgemeine Erschlaffung der Hauptstämme. — Die Stellung, bei welcher das Venensystem im allgemeinen möglichst stark gespannt wird, entspricht der Haltung, welche man unwillkürlich annimmt, wenn man nach längerer Arbeit am Schreibtisch sich aufrichtet und ausdehnt (Fig. 90). Es ist also anzunehmen, daß derartige Streckungen und Dehnungen des Rumpfes und der Extremitäten beschleunigend auf die durch hockendes Sitzen (Fig. 91) gestörte Venenzirkulation wirken, und zwar neben der Wirkung der Muskeln und der Fascien durch die allgemeine Spannung der großen Venenstämme (BRAUNE).

Es kann vorkommen, daß zum rechten Herzen eine von demselben nicht zu bewältigende Blutmenge strömt.



Figur 90. Die Stellung des Körpers, bei der das Venensystem im allgemeinen möglichst gespannt ist, nach Braune.



Figur 91. Die Stellung des Körpers bei möglichst erschlafte[m] Venensystem, nach Braune.

Dies ist z. B. bei einer starken Gefäßkontraktion in einem großen Gefäßgebiete möglich. Hier wird eine große Blutmenge aus den Arterien in die Venen und von diesen nach dem rechten Herzen getrieben, und gleichzeitig wird wegen des starken Widerstandes in den kontrahierten Arterien die Entleerung der linken Kammer erschwert, was seinerseits wieder auf die Entleerung der rechten Kammer einwirkt.

Wie oft und in welchem Grade dies geschehen mag, darüber können wir vorläufig nichts sagen. Wir wissen nur, daß nach Exstirpation der Leber, wenn die Pfortader vorher mit der Vena cava inferior verbunden worden ist, das Herz im höchsten Grade dilatiert befunden wird und die großen Venen strotzend mit Blut gefüllt sind (STOLNIKOW). Die Leber nimmt also wie ein Schwamm eine beträchtliche Blutmenge auf und schützt das rechte Herz vor einer zu reichen Blutzufuhr, ganz wie sie bei einer durch Transfusion bewirkten künstlichen Blutüberfüllung zur Entlastung des Herzens beiträgt (vgl. S. 249).

§ 8. Der kleine Kreislauf und die respiratorischen Variationen des Blutdruckes.

a. Die Lungenzirkulation.

In Bezug auf den kleinen Kreislauf gelten natürlich im allgemeinen dieselben Gesetze, die wir beim Studium der Blutbewegung im großen Kreislauf kennen gelernt haben. Also ist auch hier der Druck von der von der Herzkammer herausgetriebenen Blutmenge und von dem Widerstand in den Gefäßen abhängig.

Die Blutmenge, welche die rechte Kammer in die Lungenarterie hineintreibt, ist ihrerseits von der Blutmenge abhängig, welche aus dem großen Kreislaufe durch die Hohlvenen in das rechte Herz hineinströmt. Diese Blutmenge wird teils von Vorgängen im Aortasysteme, teils aber auch von den bei den verschiedenen Respirationsphasen stattfindenden Druckveränderungen in der Brusthöhle bestimmt.

Jedes größere Hindernis für die Strömung des Blutes in den Hohlvenen setzt also den Druck in der Lungenarterie herab; eine größere Blutzufuhr zum rechten Herzen, wie sie z. B. durch eine starke Kontraktion der Bauchgefäße bewirkt wird, steigert den Pulmonaldruck.

Bei der Inspirationsbewegung findet, wie schon hervorgehoben wurde, eine Ansaugung in der Brusthöhle statt, die rechte Kammer bekommt also mehr Blut als während der Inspiration, der Druck in derselben (TALMA) sowie in der Lungenarterie (KNOLL) sinkt dessenungeachtet herab, um bei der Expiration wieder anzusteigen.

Diese Druckvariationen sind zum Teil von dem Einfluß, welchen die intrathorakalen Druckveränderungen auf die dünnwandige rechte Kammer ausüben, zum Teil aber auch von den gleichzeitigen Variationen der Weite der Lungengefäße abhängig.

Diese nimmt nämlich, wie D'ARSONVAL, DE JAGER, HEGER und andere nachgewiesen haben, bei der während der Inspiration stattfindenden Entfaltung der Lungen zu, und bei dem im Expirationsstadium erscheinenden Zusammenfallen derselben ab. Da also die Veränderungen des auf das Herz leistenden intrathorakalen Druckes in derselben Richtung den Pulmonaldruck beeinflussen als die zu gleicher Zeit vorkommenden Schwankungen der Gefäßweite, erübrigt es festzustellen, welchem von diesen beiden Faktoren hierbei die größere Bedeutung zuzuschreiben ist.

Wir müssen daher untersuchen, von welchem Umfange die von den verschiedenen Respirationsphasen bedingten Widerstandsveränderungen tatsächlich sind.

Direkt läßt sich diese Frage allerdings nicht beantworten; wir besitzen aber Erfahrungen, welche sehr deutlich zeigen, daß der Widerstand in der Lungengefäßbahn im allgemeinen so gering ist, daß nur ziemlich große Veränderungen der Gefäßweite einen merkbaren Einfluß ausüben dürften.

In erster Linie gehören hierher die Ermittlungen LICHTHEIMS über den Einfluß, welchen die Ausschaltung großer Bezirke der Lungengefäße auf den kleinen Kreislauf ausübt. Bei diesen stellte es sich nämlich heraus, daß bei Hunden, welche künstliche Atmung durch rhythmisches Aufblasen der Lungen erhielten, etwa $\frac{3}{4}$ des Gefäßgebietes der Lungenarterie ausgeschaltet werden können, ohne daß die Blutzufuhr zu der linken Kammer im mindesten abnimmt. — Am natürlich atmenden Kaninchen hat man erst die linke Pleurahöhle eröffnet und dann die ganze linke Lunge am Hilus abgebunden, in der Regel aber keine Abnahme des Druckes im großen Kreislaufe dabei beobachtet.

Es genügt also die Hälfte und, bei kurarisierten Tieren, ein noch geringerer Teil der Lungenstrombahn, um das linke Herz mit einer völlig genügenden Blutmenge zu speisen. Die Ursache dieses Verhaltens könnte in einer Drucksteigerung im kleinen Kreislaufe und einer dadurch bewirkten größeren Erweiterung der noch offenen Lungengefäße zu suchen sein; die Drucksteigerung ist aber nur ganz unbedeutend (sie beträgt höchstens einige mm Hg) und es ist sehr fraglich, ob sie wirklich genügt, um die betreffende Erscheinung zu erklären. Man könnte möglicherweise an einen vasomotorischen Einfluß auf die Lungengefäße denken: die Erfahrungen, welche wir in dieser Hinsicht bis jetzt besitzen, dürften indes kaum dafür sprechen, daß diese Gefäße in einem höheren Grade vom zentralen Nervensystem direkt beeinflusst werden. Endlich wäre es auch möglich, daß die Lungen unter normalen Umständen nicht gleichförmig mit Blut gefüllt würden, sondern daß gewisse Gebiete verhältnismäßig leer wären und sich bei den jetzt besprochenen Gelegenheiten dem durchströmenden Blute eröffneten.

Dem sei nun, wie ihm wolle; aus den jetzt besprochenen Erfahrungen geht jedenfalls hervor, daß der Widerstand in den Lungengefäßen ein sehr geringer sein muß. Diese Folgerung wird noch durch die Erfahrungen bestätigt, welche wir über die Stromgeschwindigkeit in den Lungen besitzen. STEWART hat nämlich nachgewiesen, daß eine in die V. jugularis injizierte körperfremde Flüssigkeit in 3—4 Sekunden den kleinen Kreislauf passiert. Wenn die Lungen durch einen genügend starken positiven Druck aufgeblasen werden und die Blutströmung in ihren Gefäßen dadurch aufgehoben wird, so steigt nach Freigebung der Lungen der Druck im großen Kreislauf in 3—4 Sekunden auf seine normale Höhe wieder an.

Angesichts dieses geringen Widerstandes in den Lungengefäßen läßt sich nicht gern annehmen, daß die bei der spontanen Atmung stattfindenden Veränderungen ihrer Weite für die Druckschwankungen im kleinen Kreislaufe die hauptsächlichste Rolle spielen könnten. Vielmehr sind die durch die Atmung bedingten Veränderungen des intrathorakalen Druckes in erster Linie in Betracht zu ziehen. Der Druck in der rechten Kammer sinkt bei der Inspiration nicht hauptsächlich dadurch, weil sich die Lungengefäße ein klein wenig erweitern, sondern weil die inspiratorische Ansaugung das rechte Herz ausdehnt, und umgekehrt.

Wegen des geringen Widerstandes in der Lungengefäßbahn ist der Blutdruck in der Lungenarterie sehr niedrig und beträgt durchschnittlich beim Hunde etwa 20, bei der Katze etwa 18 und beim Kaninchen etwa 15 mm Hg. Bei allen diesen Tieren fallen die Grenzwerte des Druckes ziemlich genau zusammen (vgl. S. 205).

Wie oben erwähnt, kann der Druck im großen Kreislaufe bei einem und demselben Individuum von dem einen Augenblick zum anderen sehr große Variationen darbieten. Der Lungenkreislauf verhält sich ganz andersartig, im großen und ganzen sind die daselbst erscheinenden Druckschwankungen sehr gering, und größere Variationen als etwa 10—15 mm dürften unter normalen Verhältnissen kaum vorkommen.

Infolge dieser Konstanz des Pulmonaldruckes ist es nicht möglich, eine Verhältniszahl zwischen dem Druck im kleinen und großen Kreislaufe aufzustellen, denn man kann in einem und demselben Versuche Zahlen wie 1 : 12.8 und 1 : 2.6 beobachten.

Aus den hier erwähnten Tatsachen folgt, daß die Arbeit der linken Kammer in einem viel höheren Grade variieren muß als die der rechten, und es zeigt auch die Erfahrung, daß die linke Kammer mehr oder weniger ermüdet, während die rechte fortwährend vollkommen leistungsfähig bleibt.

Der kleine Kreislauf ist nicht allein wegen der Rückströmung des Blutes in die Hohlvenen, sondern auch wegen der Bedingungen der Blutströmung aus dem linken Herzen vom großen Kreislauf abhängig. Wenn z. B. die linke Kammer, wegen eines starken Widerstandes im großen Kreislauf, die gesamte nach ihr strömende Blutmenge nicht herauszutreiben vermag, sondern eine gewisse Menge Blut sich in ihr staut, so muß endlich der Fall eintreten, daß diese Blutstauung auch dem Übergang des Blutes aus dem rechten Herzen hinderlich wird, was in der Tat experimentell nachgewiesen ist (WALLER).

Im allgemeinen ist doch diese Rückwirkung des linken Herzens auf das rechte nur unbedeutend, was wieder mit der großen Kapazität der Lungengefäße zusammenhängt. Hierdurch werden die Lungen in Bezug auf die Blutzufuhr zum linken Herzen denselben Nutzen bringen, wie die Leber in Bezug auf die Blutzufuhr zu dem rechten Herzen.

Ferner hat diese große Kapazität der Lungengefäße den Vorteil, daß bei großer Atemnot, wo die Gefäße des großen Kreislaufes stark kontrahiert sind, eine möglichst große Blutmenge mit der Alveolarluft in Gasaustausch kommt und also die Sauerstoffaufnahme möglichst groß wird. Hierdurch wird das Blut von Verbrennungsprodukten befreit und der Einfluß, welchen diese wegen ihrer Reizung der Gefäßzentren ausüben, einigermaßen vermindert.

b. Die respiratorischen Variationen des Blutdruckes.

Wie der kleine Kreislauf in mehreren Beziehungen von dem großen beeinflußt wird, übt er seinerseits einen nicht geringen Einfluß auf diesen aus. Infolgedessen erscheinen in der Aorta Variationen des Blutdruckes, welche mit den Atembewegungen synchronisch sind und ohne Zweifel von diesen und den Variationen des Lungenkreislaufes abhängen. Der Mechanismus dieser Einwirkungen ist ziemlich kompliziert, und zwar kommen hierbei folgende Umstände in Betracht.

Während der Inspiration bewirken die folgenden Momente eine Zunahme des Aortadruckes:

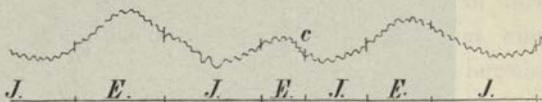
- 1) Die Ansaugung des Blutes nach dem rechten Herzen nimmt zu;
- 2) Die Diastole des Herzens wird erleichtert;
- 3) Die Strömung in den Lungengefäßen ist wegen ihrer Erweiterung erleichtert;
- 4) Der Druck in der Bauchhöhle nimmt wegen des Herabrückens des Zwerchfelles zu, und dadurch wird Blut in vermehrter Menge zum rechten Herzen getrieben.

Folgende Momente streben, den Aortadruck zu erniedrigen:

- 1) Die Herzsystole wird wegen der Zunahme der Ansaugung im Thorax erschwert;
- 2) Im Beginn der Inspiration, während sich die Lungengefäße noch erweitern (vgl. oben 3), muß ein Teil des von der rechten Kammer herausgetriebenen Blutes in den Lungengefäßen zurückbleiben, und dadurch nimmt die zum linken Herzen strömende Blutmenge ab, bis sich die Lungengefäße gefüllt haben, wonach die Zufuhr vermehrt wird.

Bei der Expiration wirken natürlich diese Mechanismen in umgekehrter Richtung.

Unter diesen Faktoren dürften die Veränderungen der Blutzufuhr nach dem rechten Herzen in den Vordergrund zu stellen sein. Die beim ruhig atmenden Hunde stattfindenden respiratorischen Variationen des Aortadruckes (s. Fig. 92) würden daher in folgender Weise erklärt werden können. Bei der Expiration hat das rechte Herz weniger Blut zu seiner Verfügung, das linke Herz bekommt weniger Blut und der Aortadruck sinkt herab.



Figur 92. Die respiratorischen Variationen des Aortadruckes bei natürlicher Atmung beim Hunde, nach de Jager. *J*, Inspiration; *E*, Expiration. Von rechts nach links zu lesen.

Wenn nun die Inspiration einsetzt und die Blutzufuhr zum rechten Herzen größer wird, so kann es eine größere Blutmenge nach dem linken Herzen treiben, und der Aortadruck steigt an. Es muß aber immer eine, wenn auch kurze Zeit vergehen, bis sich diese vermehrte Zufuhr zum rechten Herzen beim linken Herzen und in der Aorta geltend machen kann: daher die Druckabnahme, welche zu Beginn der Inspiration beobachtet wird. Im ersten Anfang der folgenden Expiration hat das rechte Herz noch die größere Blutmenge zu seiner Verfügung: die Drucksteigerung in der Aorta bleibt also einen Augenblick bestehen, bis die geringere Speisung des rechten Herzens ihren Einfluß auf die des linken ausüben kann: der Aortadruck fällt herab.

Wenn die Atmung etwas frequenter ist (vgl. Fig. 93), so kommt der Einfluß der Expiration erst während der folgenden Inspiration zum Vorschein, und umgekehrt; der Aortadruck steigt daher während der Expiration und sinkt bei der Inspiration.

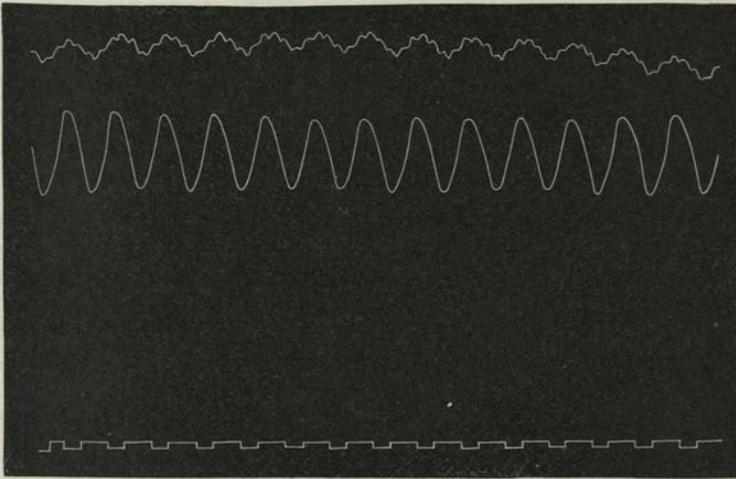
Bei einer noch frequenteren und oberflächlichen Atmung werden die Variationen der Blutzufuhr zum rechten Herzen nur gering sein können; infolgedessen treten im großen Kreislauf fast keine respiratorischen Druckschwankungen hervor.

Außerdem üben auch nervöse Einwirkungen einen unverkennbaren Einfluß auf die respiratorischen Druckschwankungen des Aortadruckes aus. Während der Expiration nimmt die Pulsfrequenz zufolge einer Vaguserregung ab (drucksenkendes Moment) und der Gefäßtonus wegen Reizung der Gefäßnerven zu (druckerhöhendes Moment). Diese Momente machen sich eigentlich nur

bei einem nicht zu schnellen Rhythmus der Respiration geltend und vermögen auch dann nicht, den von den früher besprochenen mechanischen Momenten bewirkten Verlauf der respiratorischen Druckschwankungen in der Aorta seinem Charakter nach zu verändern.

Im Aortasysteme kommen noch andere, mehr oder minder regelmäßige Druckschwankungen vor, welche zum Teil mit periodischen, auf mehrere Respirationen sich erstreckenden Veränderungen in der Frequenz und Tiefe der Atmung einhergehen, zum Teil auch davon unabhängig sein dürften. Eine nähere Erörterung ihrer Natur und der Bedingungen ihres Erscheinens würde uns indes hier zu weit führen.

Auch bei der künstlichen Atmung durch Aufblasen der Lungen durch einen positiven Druck treten Druckschwankungen im Aortasysteme auf. In allen Beziehungen stellt sich diese Atmungsart als eine Umkehrung der natürlichen Atmung dar. Bei dem Aufblasen der Lungen wird die Blutzufuhr nach dem rechten Herzen wegen des positiven intrathorakalen Druckes erschwert, und die



Figur 93. Die respiratorischen Schwankungen des Blutdruckes (Kaninchen), von rechts nach links zu lesen. Die obere Linie Blutdruck, die mittlere Linie Respiration (Inspiration nach unten), die untere Linie Zeit in Sekunden.

Lungengefäße werden verengt. Die Folge davon ist, daß der Aortadruck im Anfang der Aufblasung ansteigt, um im weiteren Verlauf dieser Atemphase wieder abzunehmen. Im Anfang des Zusammenfallens sinkt der Aortadruck noch weiter, um dann anzusteigen.

Die Ursachen der Druckvariationen dürften hier wesentlich in den Veränderungen in der Weite der Lungengefäße liegen. Im Anfang der Aufblasung steigt der Blutdruck wegen der durch diese bewirkten Kompression und Entleerung der Lungengefäße nach dem linken Herzen hin; das folgende Herabsinken des Druckes ist die Wirkung des vermehrten Widerstandes in den Lungengefäßen. Im Anfange des Zusammenfallens bleibt eine gewisse Blutmenge in den sich erweiternden Lungengefäßen zurück, und der Aortadruck sinkt noch weiter, bis sich der Einfluß des verminderten Widerstandes in den Lungengefäßen geltend macht und das linke Herz reichlicher gespeist wird.

§ 9. Die gefäßverengenden Nerven.

Die Gefäßmuskeln stehen unter dem Einfluß von zweierlei Arten Nervenfasern, nämlich solchen, durch deren Reizung sie sich verkürzen

und also die Gefäße verengen (gefäßverengende Nerven), und solchen, bei deren Reizung die Muskeln erschlaffen und also eine Gefäßweiterung erlauben (gefäßweiternde Nerven). Erstere wurden von CLAUDE BERNARD und BROWN-SÉQUARD (1851, 1852), letztere von SCHIFF (1855) und CLAUDE BERNARD (1858) entdeckt. Die Bedeutung der Gefäßnerven für den Kreislauf wurde vor allem von LUDWIG (1864) klar gestellt.

Wenn man den Halssympathicus durchschneidet, so beobachtet man unter anderem, daß die Gefäße des Ohres sich erweitern und kleine Arterien und Venen, welche früher nicht sichtbar waren, nun deutlich hervortreten. Wird der Rand des Ohres eingeschnitten, so strömt das Blut viel stärker aus der Wunde, als vor der Durchtrennung des Nerven. Die Temperatur des Ohres ist höher als die des Ohres an der entgegengesetzten Seite. Das Blut strömt viel rascher als sonst durch das Organ und hat keine Zeit, sich in dessen Kapillaren wie sonst zu verändern; die Farbe des venösen Blutes ist daher heller, und seine Eigenschaften sind denen des arteriellen Blutes ähnlicher.

Wenn nun das Kopfende des Halssympathicus gereizt wird, so verengen sich die Arterien, bei starker Reizung sogar so, daß ihre Lichtung verschwindet; das venöse Blut strömt langsam und hat eine dunkle Farbe; beim Schnitt in den Ohrrand fließt nur wenig Blut heraus, und die Temperatur des Organs nimmt ab.

Da die Durchtrennung des Halssympathicus eine Gefäßweiterung im Ohr bedingt und seine Reizung dieselben Gefäße verengt, folgt, daß sich in diesem Nerven Fasern vorfinden müssen, welche die Gefäßmuskeln im Ohr zur Kontraktion bringen, d. h. gefäßverengende Nerven für das Ohr darstellen, und ferner daß diese Nerven durch einen vom zentralen Nervensystem ausgehenden Impuls tonisch, d. h. kontinuierlich, erregt sein müssen.

Nach allen oder wenigstens den meisten Arteriengebieten des Körpers verlaufen nun Nerven, welche dieselben Eigenschaften wie die soeben besprochenen haben. Der durch ihre stetige Erregung unterhaltene Gefäßtonus ist für den Körper von entscheidender Bedeutung. Bei erschlafften Gefäßen sammelt sich in den Gefäßen und besonders in den Venen, wegen ihrer großen Kapazität, eine so große Blutmenge, daß die zum Herzen zurückströmende Blutmenge nicht genügt, dasselbe in dem erforderlichen Grade zu speisen; der Blutdruck sinkt sehr tief herab, und obgleich das Herz eine Zeit lang weiter arbeitet, so vermag es nichts zu leisten. Dies alles hängt damit zusammen, daß die Blutmenge des Körpers zu gering ist, um bei erschlafften Gefäßen die Gefäßhöhle in genügendem Grade zu füllen.

Die gefäßverengenden Nerven treten vom zentralen Nervensystem in die vorderen Nervenwurzeln aus und verbreiten sich in sympathischen Bahnen durch den ganzen Körper. Ihren Verlauf betreffend hat man bis jetzt folgendes ermittelt.

Die gefäßverengenden Nerven treten zum größten Teil aus dem Brustteil des Rückenmarkes aus.

Die nach dem Kopfe verlaufenden Nerven entstammen den I.—V. Brustnerven, gehen in den Halssympathicus über und verteilen sich dann nach den verschiedenen Teilen des Kopfes, wie man sich dadurch überzeugt hat, daß eine Reizung des Halssympathicus eine Gefäßverengerung in sämtlichen Organen des Kopfes bedingt. Nur in Bezug auf das Gehirn sind die Ergebnisse unsicher; während einige Autoren angeben, daß sie im Halssympathicus gefäßverengende Nerven für das Gehirn gefunden haben, sind andere Forscher, obgleich Nervenfasern für die Hirngefäße nachgewiesen worden sind, zu dem Resultat gekommen, daß das Gehirn überhaupt keine Gefäßnerven hat, sondern daß die Blutzufuhr nach dem Gehirn nur von den Veränderungen der Blutverteilung nach den übrigen Organen des Körpers beeinflußt wird.

Hinsichtlich des weiteren Verlaufes dieser Nerven besitzt man nur sehr unvollständige Angaben. Nach einigen gehen diese Nerven in die die Gefäße umspinnenden sympathischen Geflechte über, nach anderen vereinigen sie sich mit den Cerebralnerven. Letzteres ist wenigstens für die Zunge nachgewiesen, deren gefäßverengende Nerven zum großen Teil wenigstens im N. hypoglossus verlaufen.

Die gefäßverengenden Nerven der vorderen Extremitäten treten in den III.—X. Brustnerven vom Rückenmark heraus, die der hinteren Extremitäten in den XI. Brust- bis zum III. Lendennerven. Es wird auch angegeben, daß die gefäßverengenden Nerven der Zehen in den VI. Lenden- und I. Sacralnerven enthalten sind.

Der Schwanz bekommt seine gefäßverengenden Nerven von den III.—IV. Lendennerven und die Rückseite des Rumpfes die ihren von den hinteren Zweigen der entsprechenden Rückenmarksnerven.

Von ihrem Ursprung gehen die betreffenden Nerven durch den Grenzstrang des Sympathicus und von da zum großen Teil wenigstens nach den Hauptnervenstämmen der betreffenden Körperteile.

Die gefäßverengenden Nerven der Baueingeweide treten vom III. Brustnerven bis zum I. oder III. Lendennerven aus dem Rückenmark, verlaufen zum großen Teil in den Splanchnici und verteilen sich dann nach den verschiedenen Organen der Bauchhöhle hin. Die Nerven des Dickdarms treten in den VII. Brustnerven bis zum II. Lendennerven aus dem Rückenmark; die der Leber in dem VI. Brustnerven bis zum II. Lendennerven; die des Pankreas in dem V. Brustnerven bis zum I. Lendennerven.

Die gefäßverengenden Nerven der Generationsorgane treten in den letzten Lenden- und im I. Sacralnerven aus dem Rückenmark und gehen durch den Plexus hypogastricus weiter nach ihrer Endverästelung.

Auch die Lunge besitzt gefäßverengende Nerven; nach der Mehrzahl der Autoren treten sie in den II.—V. Brustwurzeln vom Rückenmark aus und begeben sich dann in sympathischen Bahnen nach der Lunge. In letzterer Zeit wird wiederum das Vorhandensein von Vasomotoren für die Lungen gänzlich bestritten.

Gefäßverengende Nerven scheinen auch in anderen Bahnen zu verlaufen. So findet man in dem II. und III. Nerven des Cervicalplexus gefäßverengende Nerven für die Spitze und die Seitenteile des Ohres, welche im N. auricularis cervicalis verlaufen. Ferner wird angegeben, daß der Vagus gefäßverengende Nerven nach dem Herzen, dem Magen, den Därmen (nicht von allen Autoren konstatiert) und den Nieren führt, wie auch daß in ihm gefäßverengende Fasern für die Lungen enthalten sind. Es ist ja nicht ganz unmöglich, daß diese Fasern doch dem Sympathicus entstammen könnten, etwas Sicheres

weiß man aber nicht darüber, und es wäre auch denkbar, daß sie in der Tat den betreffenden Nerven von Hause aus angehören (betreffend die gefäßverengenden Nerven im *Auricularis cervicalis* wird bestimmt angegeben, daß sie dem *Brustsympathicus* entstammen und durch das *Ganglion stellatum* verlaufen).

Unter den Gefäßnerven spielen die *Splanchnici* wegen des großen von ihnen besorgten Gefäßgebietes die wesentlichste Rolle. Daher sinkt der Blutdruck nach beiderseitiger Durchschneidung dieser Nerven beträchtlich herab und zeigt bei der *Splanchnicus*-reizung eine sehr große Zunahme.

Auch für die Venen hat man das Vorhandensein verengender Nervenfasern nachgewiesen. Wenn die Aorta unmittelbar unter dem Ursprung der *A. subclavia sinistra* verschlossen und also die Blutzufuhr zum hinteren Teil des Körpers größtenteils aufgehoben wird, so treibt die Reizung des *Splanchnicus* durch die *V. cava inferior* in das rechte Herz eine Blutmenge hinein, welche sich auf 27 Proz. der gesamten vom Tiere beherbergten Blutmenge beläuft, und nach MALL wesentlich durch die bei der Reizung bewirkten Kontraktion des Pfortadersystems bedingt ist.

Von verschiedenen Autoren werden konstriktorische Nervenwirkungen noch auf andere Venen erwähnt; demgegenüber hat aber R. F. FUCHS Versuche mitgeteilt, laut denen weder bei direkter Reizung der Venen selbst, noch bei elektrischer Reizung der Nerven irgend welche aktive Verengung an den Venen erfolgt, weshalb er das Vorhandensein venomotorischer Nerven gänzlich verneint.

Endlich ist zu bemerken, daß sich die Gefäßmuskulatur infolge eines erhöhten inneren Druckes kontrahiert und infolge einer Druckabnahme erschlafft; nach BAYLISS sind diese Veränderungen unabhängig vom zentralen Nervensystem und können sowohl unter natürlichen Verhältnissen, als auch bei ausgeschnittenen Arterien nachgewiesen werden.

§ 10. Die gefäßweiternden Nerven.

Wenn man den *N. lingualis* reizt und die *Submaxillardrüse* beobachtet, kann man wahrnehmen, wie sich die Gefäße der Drüse erweitern; die Drüsenvene schwillt an, das darin strömende Blut erhält eine immer hellere Farbe, und bald treten wirkliche Pulsationen dort auf. Hieraus folgt, daß dieser Nerv Fasern enthält, durch deren Reizung die Gefäße der Drüse erweitert werden. Man bezeichnet diese Nerven als gefäßweiternde Nerven.

Wo diese Nerven, ohne mit gefäßverengenden Nerven gemischt zu sein, vorkommen, begegnet es keiner Schwierigkeit, sie nachzuweisen; wo sie aber mit solchen Nerven für dasselbe Organ gemischt sind, ist es notwendig, besondere Versuchsanordnungen zu treffen, weil die gefäßweiternden Nerven oft, wenn auch nicht immer, während der Reizung von den gefäßverengenden überwunden werden. Bei gleichzeitiger Reizung der beiden Arten von Gefäßnerven tritt aber als Nachwirkung eine starke Gefäßweiterung hervor. Diese Nerven sind also keine reinen Antagonisten, sondern sie müssen die Gefäße in verschiedenen Punkten angreifen, ganz wie die beiden Arten von Herznerven verschiedene Angriffspunkte im Herzen haben (v. FREY).

Dagegen wird eine schwache Reizung der verengenden Nerven von einer stärkeren Reizung der erweiternden überwunden, wie daraus z. B. hervorgeht, daß bei unverzehrtem Halssympathicus, wo also die Gefäße der Submaxillardrüse unter dem Einfluß der dort enthaltenen verengenden Fasern stehen, eine Reizung des Lingualis dennoch eine Gefäßerweiterung bewirkt.

Wenn man einen Nervenstamm durchschneidet und das Tier am Leben läßt, so tritt eine Degeneration des peripheren Stumpfes binnen kurzem ein. Reizt man nun den degenerierenden Nerven etwa vier Tage nach der Durchschneidung, so erhält man eine Gefäßerweiterung (GOLTZ), während die Reizung des frisch durchschnittenen Nerven eine Gefäßkontraktion bedingt. Die erweiternden Nerven behalten also ihre Erregbarkeit viel länger als die verengenden, nachdem sie vom Zusammenhange mit dem zentralen Nervensystem getrennt worden sind.

Auch am frisch durchschnittenen Nerven kann man durch zweckmäßige Variation der Reizung die Gegenwart von erweiternden Nerven demonstrieren. Es hat sich nämlich herausgestellt, daß die letzteren, wenn die Reizung schwach ist oder in langsamem Rhythmus erfolgt, erregbarer als die verengenden Nerven sind (OSTROUMOFF, BOWDITCH).

Endlich hat man gefunden, daß auch dann, wenn die beiden Arten von Gefäßnerven in demselben peripheren Nervenstamm verlaufen, sie in verschiedene Wurzeln des Rückenmarkes austreten und dadurch voneinander getrennt werden können (DASTRE und MORAT).

Andere Eigentümlichkeiten der erweiternden Nerven sind folgende. Die Latenzdauer der Erregung scheint bei ihnen etwas, wenn auch nicht viel länger als bei den verengenden Nerven zu sein. Das Maximum der Wirkung wird bei Reizung der verengenden Nerven schnell, bei den erweiternden Nerven dagegen langsam erreicht; auf der anderen Seite dauert bei diesen die Nachwirkung viel länger als bei jenen.

Der Verlauf der gefäßerweiternden Nerven. Unter den gefäßerweiternden Nerven haben wir bereits diejenigen, welche im Lingualis nach der Unterkieferdrüse verlaufen, kennen gelernt. Diese entstammen dem N. facialis und gehen von ihm durch die Chorda tympani auf den Lingualis über. In derselben Bahn verlaufen auch die erweiternden Nerven für die vorderen $\frac{2}{3}$ oder $\frac{3}{4}$ der Zunge. Die erweiternden Fasern für den hinteren Teil der Zunge, für die vorderen Gaumenbögen und die Tonsillen verlaufen im Stamm des Glossopharyngeus.

Die gefäßerweiternden Fasern der Schleimhaut der beiden Lippen, der Wangen, des harten Gaumens und der Nasenöffnungen sowie der entsprechenden Gebiete der Gesichtshaut kommen von den II.—V. Brustnerven, gehen durch den Halssympathicus und vereinigen sich zum größten Teil wenigstens mit dem Trigeminus, welcher auch selber bei seinem Austritt aus dem Gehirn derartige Fasern für das Gesicht sowie für das Auge führt (DASTRE und MORAT).

Das Ohr bekommt seine erweiternden Nerven vom VIII. Hals- und I. Brustnerven.

Die erweiternden Nerven der vorderen Extremität treten im V.—VIII. Brustnerven aus dem Rückenmark heraus.

Die erweiternden Nerven der hinteren Extremität kommen etwa von den II.—IV. Lendennerven. Hier zeigt sich aber das sehr merkwürdige Verhalten, daß diese ausschließlich in die hinteren Wurzeln der Lendennerven ausgehen (STRICKER,

BAYLISS; vgl. Kap. XXII). Auch in den hinteren Wurzeln des Plexus brachialis wird die Gegenwart von gefäßerweiternden Nerven angegeben.

Über die erweiternden Nerven der Organe der Baucheingeweide besitzen wir folgende Angaben. Der II.—XIII. Brustnerv sowie der I.—II. Lendennerv enthalten beim Hund nebst gefäßerengenden Nerven auch gefäßerweiternde in reichlicher Menge. Von letzteren findet sich im XII. und XIII. Brustnerven eine Anzahl in den hinteren Wurzeln. Auch der Splanchnicus sowie die obersten Brustnerven enthalten gefäßerweiternde Fasern für die Organe der Bauchhöhle.

Der Vagus soll erweiternde Nerven für die Kranzarterien des Herzens führen. Die meisten erweiternden Nerven erhalten die Herzgefäße indes in sympathischen Bahnen; diese kommen wahrscheinlich aus dem Rückenmark, passieren das Ganglion stellatum und gelangen von dort zum Herzen.

Nach einigen Autoren sollen die Lungen aus dem Halssympathicus sowie aus dem Vagus erweiternde Nerven bekommen.

Die Gefäße der Larynxschleimhaut werden vom N. laryngeus sup. mit erweiternden Nerven versorgt.

Zum Penis gehen gefäßerweiternde Nerven, welche bei der Erektion eine wesentliche Rolle spielen, von den vorderen Wurzeln des I.—III. Sacralnerven, vereinigen sich mit dem Plexus hypogastricus und verlaufen dann nach dem Penis (ECKHARD).

§ 11. Die Gefäßreflexe.

Wie die Herznerven, so werden auch die Gefäßnerven durch zentripetale Nerven reflektorisch erregt und dadurch sowohl die Blutzufuhr nach den verschiedensten Organen, als auch der arterielle Blutdruck in vielfacher Weise beeinflusst.

Verschiedene Erfahrungen zeigen, daß Gefäßreflexe von den Gefäßen selbst ausgelöst werden können und daß also die Gefäße ihrerseits bei der reflektorischen Regulation der Blutströmung beteiligt sind.

Übrigens werden sie von allen möglichen zentripetalen Nerven reflektorisch in Tätigkeit versetzt.

Diese Wirkung erstreckt sich in erster Linie auf das Gefäßgebiet, welches dem zur Zeit erregten zentripetalen Nerven entspricht. Zu derartigen Reflexen gehören möglicherweise die längst bekannte Kongestion, die bei Berührung oder Erwärmung der Haut auftritt, die Gefäßkongestion, die sich beim Öffnen der Bauchhöhle im Darm zeigt, usw.

Im allgemeinen tritt bei den lokalisierten Reflexen eine Gefäßerweiterung ein, unter Umständen ist jedoch eine Gefäßverengung das Resultat.

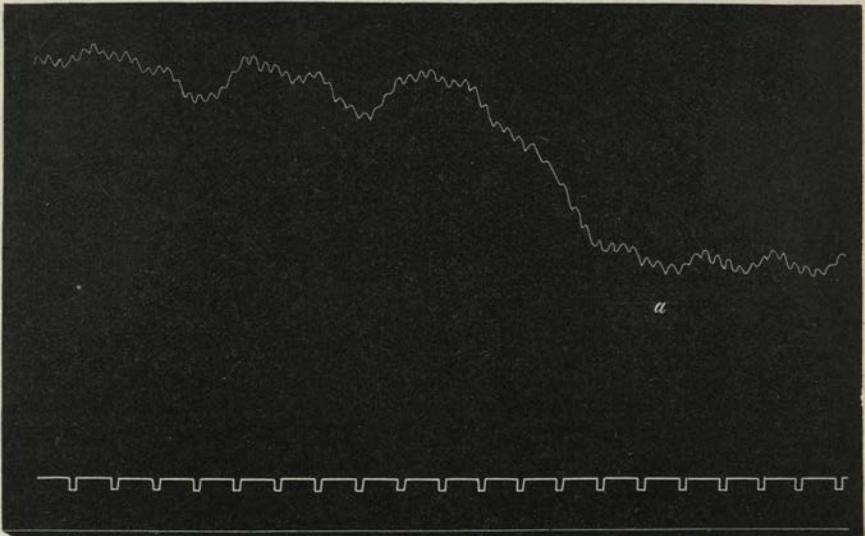
Der Reflex kann sich auch auf den entsprechenden Körperteil der anderen Seite erstrecken.

Nicht selten ereignet es sich, daß Körperteile, welche vom Verbreitungsgebiet des zur Zeit gereizten zentripetalen Nerven weit entfernt liegen, bei sensibler Reizung eine reflektorische Verengung oder Erweiterung ihrer Gefäße zeigen. So wird das große vom Splanchnicus innervierte Gefäßgebiet von allen möglichen sensiblen Nerven her äußerst leicht verengt, es kann aber auch infolge einer sensiblen Erregung erweitert werden.

Die Gefäße der Skelettmuskeln scheinen sich bei einer sensiblen Reizung in der Regel zu erweitern. Dabei erscheint die Erweiterung zunächst in den Muskeln, welche mit dem gereizten Nerven in einem näheren funktionellen Zusammenhang stehen; auch bei Reizung entfernt verlaufender zentripetaler Nerven können sich aber die Muskelgefäße reflektorisch erweitern.

Wenn diese reflektorischen Wirkungen sich nicht auf ein zu kleines Gefäßgebiet erstrecken, so machen sie sich auch bei dem allgemeinen Blutdruck geltend.

Weil bei fast jeder zentripetalen Reizung einige Gefäße verengt und andere erweitert werden, ist es einleuchtend, daß die Druckschwankung sowohl in positiver als in negativer Richtung erfolgen kann.



Figur 94. Reflektorische Blutdrucksteigerung (Kaninchen), von rechts nach links zu lesen. Bei *a* wird die Haut gereizt.

In der Regel ruft jede zentripetale Reizung eine reflektorische Drucksteigerung hervor (Fig. 94). Unter gewissen Umständen erhält man aber statt dessen eine Druckabnahme. Dies findet statt, wenn der gereizte zentripetale Nerv der Kälte ausgesetzt wird, wenn er sich nach vorhergegangener Durchtrennung in einem gewissen Stadium der Regeneration befindet, wenn die Reizung schwach ist usw.

Zur Zeit ist es noch nicht möglich, bestimmt darüber zu entscheiden, ob diese verschiedenen Reflexe durch zweierlei verschiedene Arten von reflektorisch wirkenden Nerven, oder von dem Verhalten der Gefäßzentren einer verschieden starken Reizung gegenüber bedingt sind.

Es gibt aber Nerven, welche, so weit sich unsere Erfahrung bis jetzt erstreckt, bei jeder Stärke der Reizung nur eine

§ 12. Die Zentren der Gefäßnerven.

Über die Lage der Zentren für die gefäßerweiternden Nerven liegen noch keine bestimmten Angaben vor. Man hat diese Nerven weit in das zentrale Nervensystem verfolgt, und es ist sehr wahrscheinlich, daß ihr Hauptzentrum, wie die Zentren der übrigen vegetativen Verrichtungen, im Kopfmark liegt.

Das Hauptzentrum der gefäßverengenden Nerven liegt im Kopfmarke, und zwar bildet es beim Kaninchen auf beiden Seiten einen kleinen prismatischen Raum; beim Menschen erscheint es auf einem Durchschnitte in der Gegend des Facialisaustrittes als eine oder mehrere Anhäufungen von grauer Substanz an der medialen Seite des Facialisstammes.

Von diesem Zentrum steigen die Gefäßnerven hauptsächlich, aber nicht ausschließlich, in direkten Bahnen nach abwärts, um in den oben erwähnten Nervenwurzeln aus dem Rückenmark herauszutreten. Das Zentrum ist, wie wir gesehen haben, tonisch erregt: wenn es mittels Durchschneidung des Halsmarkes ausgeschaltet wird, so sinkt der Gefäßtonus in einem erheblichen Grade, und infolgedessen nimmt auch der Blutdruck beträchtlich ab.

Jedoch ist der Gefäßtonus nicht völlig aufgehoben. Im Gegenteil zeigt es sich, daß auch das Rückenmark in seiner ganzen Ausdehnung, mit alleiniger Ausnahme des Halsmarkes und des untersten Teiles des Lendenmarkes, Zentren für die gefäßverengenden Nerven enthält, welche sowohl durch reflektorische Einwirkungen, als auch durch Erstickung erregt werden können. Diese Zentren scheinen weniger erregbar als das Gefäßzentrum im Kopfmark zu sein (was indes bestritten wird), ihre Tätigkeit hat einen mehr ausgezogenen Verlauf, sie reagieren nicht so schnell wie dieses, scheinen jedoch vermöge ihrer größeren Ausdauer von keiner geringen Bedeutung für den Gefäßtonus zu sein.

Die Erfahrung hat endlich gezeigt, daß auch nach Zerstörung eines großen Teiles des Rückenmarkes der Tonus der Gefäßmuskeln allmählich wieder hergestellt wird. Die Gefäße, deren verengende Nerven vom zerstörten Teil des Rückenmarkes austreten, werden zuerst ganz erlahmt und ad maximum erweitert; allmählich kehrt indessen ihr Tonus wieder, sie reagieren bei lokaler Applikation von Kälte oder Wärme, etwa wie dies im normalen Zustande der Fall ist, werden aber nicht von entfernteren Körperstellen beeinflusst (GOLTZ und EWALD). Es muß also entweder die Gefäßwand selbst die Eigenschaft haben, sich tonisch zu kontrahieren, auch wenn sie vom zentralen Nervensystem ganz isoliert ist, oder wird diese Kontraktion durch die im peripheren Verlauf der Gefäßnerven eingestreuten Ganglienzellen, die also die Rolle von Gefäßzentren dritter Ordnung spielen würden, bewirkt. Eine bestimmte Entscheidung zwischen diesen beiden Möglichkeiten ist noch nicht möglich, und die innere Wahrscheinlichkeit der einen oder anderen

gestaltet sich natürlich ganz anders, je nachdem man geneigt ist, den peripheren Ganglien überhaupt eine größere oder geringere Bedeutung zuzuschreiben.

Tatsache bleibt jedenfalls, daß die vom zentralen Nervensystem völlig isolierten Gefäße ihren Tonus wiedererhalten können. Auch die Wirkungen der gefäßerweiternden Nerven sprechen dafür, daß der Gefäßtonus zum Teil wenigstens peripheren Ursprungs ist. Wir kennen ja keine Muskeln, durch deren Kontraktion die Gefäße erweitert werden könnten. Die Erweiterung bei Nervenreizung muß daher von einer Erhaltung der Ringmuskelfasern der Gefäße bedingt sein, d. h. die gefäßerweiternden Nerven sind eine Art von hemmenden Nerven. Nun üben diese Nerven ihre charakteristische Wirkung auf die Gefäße auch in dem Falle aus, wenn sämtliche nach dem betreffenden Körperteil verlaufende gefäßverengende Nerven durchschnitten worden sind. Es ist daher nach der Durchschneidung ein gewisser Tonus der betreffenden Gefäße zurückgeblieben. Dieser Tonus wird durch Reizung der erweiternden Nerven aufgehoben.

Wir können uns also hinsichtlich der Gefäßinnervation zur Zeit folgende Vorstellung bilden. Die Gefäßmuskeln stehen unter dem Einfluß vom zentralen Nervensystem und von peripheren Gebilden. In jenem findet sich das Gefäßzentrum im Kopfmark, welches das Hauptzentrum der gefäßverengenden Nerven bildet. Die im Rückenmark verbreiteten Gefäßzentren stellen Zentren zweiter Ordnung dar und die peripheren Ganglien bzw. die Gefäßmuskulatur selbst solche dritter Ordnung. Letztere können, auch wenn sie von den anderen isoliert sind, eine starke Wirkung entfalten. In der Regel sind die Gefäßmuskeln wegen der von diesen miteinander kettenartig verbundenen Zentren ausgehenden Erregung in einem größeren oder geringeren Grade kontrahiert. Diese Kontraktion wird aber durch die Erregung der gefäßerweiternden Nerven mehr oder weniger geschwächt, indem diese Nerven auf die peripheren Gefäßmechanismen eine hemmende Wirkung ausüben.

Auch die vor dem Kopfmark liegenden Teile des Gehirns und ganz besonders die motorische Zone der Großhirnrinde üben eine deutliche Einwirkung auf die Gefäße aus. In Bezug auf diese Einwirkung glaube ich mit FR. FRANCK, daß sie in gleicher Weise wie die auf die Herznerve verursachte aufzufassen ist, d. h. daß das Gefäßzentrum des Kopfmarkes von diesen Hirnteilen aus reflektorisch in Tätigkeit versetzt wird, ganz in derselben Weise, wie es durch zentripetale Nerven von den übrigen Teilen des Körpers aus erregt wird. Und ebenso wie wir gesehen haben, daß die bei der Muskeltätigkeit auftretende Beschleunigung der Herzschläge durch diese Einwirkung des Großhirns auf das Kopfmark bedingt ist, so können wir aus den darüber vorliegenden Erfahrungen entnehmen, daß die bei der Muskelarbeit stattfindenden Veränderungen in dem Gefäßtonus wesentlich durch einen entsprechenden Einfluß erzielt werden.

§ 13. Allgemeines über die Blutverteilung im Körper.

Die Blutverteilung im Körper ist teils von rein mechanischen Bedingungen, teils und in erster Linie von den Gefäßnerven abhängig.

a. Mechanische Einwirkungen.

Zu diesen gehört in erster Linie der Durchmesser der zuführenden Arterien: je weiter diese sind, um so größer wird, *ceteris paribus*, die Blutzufuhr zum betreffenden Organ sein müssen.

Ferner spielt die Körperstellung besonders bei der Strömung in den Venen eine hervorragende Rolle. Bei aufrechter Körperstellung z. B. werden die Venen der unteren Extremitäten wegen des hydrostatischen Druckes der Blutsäule erweitert und fassen eine größere Blutmenge. Beim Übergang des Körpers von vertikaler zu horizontaler Lage nimmt daher der Blutreichtum der unteren Extremitäten ab. Die Blutmenge, welche auf diese Weise umgelagert wird, beträgt bei einem erwachsenen Menschen etwa 100 g (Mosso).

Der Einfluß der Atembewegungen an und für sich auf den Kreislauf ist schon früher erörtert. Bei positivem Druck in der Brusthöhle, z. B. bei einer starken körperlichen Anstrengung mit stark gefüllten Lungen und geschlossener Stimmritze, wird die Zurückströmung des Blutes nach dem Herzen verhindert, und die Blutfüllung der Extremitäten nimmt zu.

Wenn die Splanchnici durchschnitten sind und also das große Gefäßgebiet der Baueingeweide erlahmt ist und zu gleicher Zeit die Atmung unterbrochen wird, so hört bei vertikal, den Kopf nach oben placiertem Körper, der Kreislauf auf; dies ist davon bedingt, daß die erweiterten Gefäße des Bauches jetzt eine so große Blutmenge fassen, daß das Herz die genügende Blutzufuhr nicht mehr bekommt. In diesem Fall kann aber die Zirkulation, wenn auch in einer verhältnismäßig geringen Stärke, durch Atembewegungen wiederhergestellt werden: durch die bei der Inspiration stattfindende Ansaugung wird nun Blut von den Bauchvenen aus nach dem Herzen angesaugt (HILL und BARNARD).

Die bei verschiedener Lagerung des Körpers auftretende Abnahme oder Zunahme der Blutfülle in einem gewissen Körperteil ruft selbstverständlich in anderen Körperteilen die entgegengesetzten Veränderungen hervor. Das Volumen des einen Armes wird größer, wenn der andere Arm passiv erhoben wird; das Volumen der Hand nimmt bei Kompression der beiden Aa. femorales zu usw.

Hierbei tritt auch nicht selten eine reflektorische Tätigkeit der Gefäßnerven auf, welche das Resultat mehr oder weniger beeinflusst.

b. Die Einwirkung der Gefäßnerven.

Diese üben den wichtigsten Einfluß auf die Blutverteilung im Körper aus. Im allgemeinen kann man sagen, daß jeder Körperteil unter normalen Verhältnissen gerade die Blutmenge erhält, die er nötig hat, und daß ein Körperteil durch Erweiterung seiner Gefäße um so mehr Blut bekommt, je kräftiger die in ihm augenblicklich stattfindende Tätigkeit ist. Gleichzeitig werden die Blutgefäße in anderen Körperteilen verengt, und solcher Art wird der für das Leben notwendige normale Blutdruck durch eine ununterbrochene Wechselwirkung zwischen den verschiedenen Gefäßgebieten unterhalten.

Bei körperlicher Ruhe enthalten die Organe der Brust- und Bauchhöhle einen verhältnismäßig großen Teil, in der Regel mehr als die Hälfte der gesamten Blutmenge des Körpers. In Prozent des Gewichts der Organe beträgt ihr Blutgehalt etwa 20, während

der Blutgehalt der Haut, des Skeletts, der Muskeln und der Nervensubstanz nur etwa 2—3 Proz. ihres Gewichtes beträgt (RANKE u. a.).

Das in den inneren Organen aufgespeicherte Blut wird dann denjenigen Organen zur Verfügung gestellt, welche wegen ihrer Tätigkeit eine größere Blutzufuhr nötig haben.

So werden bei der Muskelarbeit die Muskel- und Hautgefäße erweitert, während gleichzeitig die vom N. splanchnicus innervierten Gefäße verengt werden, und zwar, wie es scheint, im allgemeinen in einem höheren Grade, als dies der Gefäßerweiterung in der Haut und in den Muskeln entspricht. Infolgedessen steigt der Blutdruck in der Regel, wenn auch nicht immer, an.

Unter Anwendung der zur Bestimmung der Blutgeschwindigkeit konstruierten Apparate hat man die in der Zeiteinheit durch einige Organe strömende Blutmenge direkt gemessen (vgl. auch S. 253). Am Hunde hat TSCHUEWSKY das Minutenvolumen Blut pro 100 g Organgewicht für die hinteren Extremitäten bei normaler Innervation gleich 3.4 und nach Durchschneidung der Nerven gleich 9.0 cem gefunden. Der Kopf bekam 16.6 cem Blut pro Minute, Muskeln mit undurchschnittenen Nerven 13 cem, die Schilddrüse sogar 590.9 cem Blut — alles pro Minute und 100 g Organgewicht.

Beim Pferde betrug in Versuchen von CHAUVEAU und KAUFMANN die minutlich durch den M. levator labii superioris proprius strömende Blutmenge bei Ruhe durchschnittlich 17.5 cem pro 100 g Organgewicht; bei der Tätigkeit des Muskels stieg diese Menge auf 85 cem. — Das Hundeherz erhält nach BOHR und HENRIQUES pro 100 g und Minute durchschnittlich etwa 30 cem Blut.

Angesichts ihrer Aufgabe, die N-haltigen Produkte des Stoffwechsels aus dem Körper zu entfernen, erhält die Niere eine verhältnismäßig große Blutmenge, und zwar besonders, wenn durch Transfusion harntreibender Mittel (vgl. Kap. XIII) große Anforderungen an die Niere gestellt werden. Dann fließt durch die Niere (Hund) pro Minute eine Blutmenge, welche bis zu 140 Proz. (durchschnittlich 96 Proz.) ihres eigenen Gewichtes beträgt. Am Hunde kann die pro Minute aus dem linken Herzen herausgetriebene Blutmenge auf Grund vorliegender Beobachtungen auf etwa 10 Proz. des Körpergewichtes geschätzt werden. Bei kräftiger Diurese wäre also die Blutzufuhr zu der Niere verhältnismäßig 14 mal größer als die zu den übrigen Organen.

Übrigens bietet die Blutfüllung der verschiedenen Körperteile unaufhörliche, von den Gefäßnerven bedingte Schwankungen dar, welche teils mit der in den Organen stattfindenden Tätigkeit, teils mit der Wärmeregulation des Körpers zusammenhängen, denn der Wärmeverlust des Körpers wird wesentlich von den Gefäßnerven geregelt (vgl. Kap. XIV).

Die Blutströmung zum Gehirn erfordert eine besondere Erörterung.

Bei dem noch nicht vollständig verknöcherten Schädel des Kindes macht die große Fontanelle Bewegungen, welche mit den Herzschlägen und den Atembewegungen unzweifelhaft zusammenhängen und die da zeigen, daß die Blutzufuhr zum Gehirn verschiedene Schwankungen darbieten kann.

Inwiefern dasselbe auch bei dem unversehrten, vollständig verknöcherten Schädel der Fall ist, darüber hat man vielfach gestritten. Die Schädelhöhle sei starr und allseitig geschlossen, und die Substanz des Gehirns lasse sich fast gar nicht zusammendrücken. Darum müsse zu jeder Zeit im Kopf immer eine gleiche Blutmenge enthalten sein, bloß diejenigen Fälle ausgenommen, wo Wasser oder eine andere Materie ausgetreten oder von den Blutgefäßen abgesondert worden sei, denn in diesen Fällen werde ein Quantum Blut, das der ergossenen Materie gleich sei, aus der Schädelhöhle herausgepreßt, sonst mache das aus den Venen abströmende Blut dem durch die Arterien zuströmenden Platz.

Es hat sich aber gezeigt, daß diese Schlußfolgerung nicht richtig ist und daß die Blutmenge des Gehirns in der Tat zu- oder abnehmen kann. Die Schädelhöhle

ist nämlich nicht allerseits von festen, knöchernen Wänden umgeben. Vielmehr kommuniziert sie mit dem Rückgratskanal, zwischen dessen Innenfläche und der Außenfläche des Duralsackes zahlreiche Venengeflechte liegen, die mit dem gesamten venösen Gefäßsystem kommunizieren. — Die Foramina intervertebralia sind von einem lockeren Gewebe ausgefüllt, welches nach außen gedrängt werden kann. — Der Subduralraum kommuniziert mit den tiefen Lymphgefäßen und Lymphdrüsen des Halses, sowie mit den Lymphbahnen der peripheren Nerven. Die Subarachnoidealräume stehen ebenfalls mit Saftbahnen der peripheren Nerven im Zusammenhang usw. Die Schädelrückgratshöhle muß also als eine starrwandige Höhle mit einem elastischen Verschuß aufgefaßt werden.

Nun hat es sich, sowohl durch Experimente an Tieren, wie durch physikalische Versuche (GRASHEY) und mathematische Berechnungen ergeben (LEWY), daß die Regelung der Blutzufuhr zum Gehirn ganz in derselben Weise wie bei den übrigen Organen erfolgt, d. h. Erweiterung der Arterien bewirkt Vermehrung, Verengerung dagegen Verminderung der Blutströmung. Jede venöse Stauung bewirkt arterielle Anämie, ebenso jede akute Kompression z. B. durch einen in die Schädelhöhle eingedrungenen Fremdkörper, wie auch eine gewisse Grenze überschreitende, z. B. durch einen Entzündungsreiz hervorgerufene Erweiterung der Arterien usw. Solange es sich aber nur um die Änderungen im Arterienvolumen handelt, welche den physiologischen Schwankungen des Blutbedarfs entsprechen, ist der Umstand, daß das Gehirn von einer festen, unnachgiebigen Kapsel umschlossen ist, von unwesentlicher Bedeutung.

Betreffend die Größe der Blutzufuhr zum Gehirn hat JENSEN gefunden, daß dieselbe beim Kaninchen pro 100 g Organgewicht und 1 Minute durchschnittlich 136 cem (Grenzwerte 60, bezw. 278 cem) beträgt. Beim Hunde fand er im Mittel aus zwei Versuchen die Blutzufuhr gleich 138 cem. Das Gehirn bekommt also verhältnismäßig mehr Blut als alle übrigen bisher untersuchten Organe mit Ausnahme der Schilddrüse.

Literatur. R. TIGERSTEDT, Lehrbuch der Physiologie des Kreislaufes. Leipzig 1893.

SIEBENTES KAPITEL.

Die Verdauung.

Die Aufgabe der Verdauung ist, die in der Kost enthaltenen Nahrungsstoffe in der Weise zu verändern, daß sie geeignet werden, ins Blut überzugehen und beim Stoffwechsel verwertet zu werden.

Zu diesem Zwecke wird die Kost in unseren Verdauungswerkzeugen einer mechanischen Zerteilung und einer chemischen Veränderung unterworfen.

Von den brennbaren Bestandteilen unserer Kost ist nur der Zucker im Wasser löslich. Die Stärke ist im Wasser unlöslich, das geronnene Eiweiß ebenfalls. Durch die Verdauung werden die Nahrungsstoffe in der Weise verändert, daß sie in eine Lösung übergeführt werden können.

Ebenso wird das Fett, welches ja auch im Wasser unlöslich ist, in der Weise verwandelt, daß es aus der Höhle des Verdauungsapparates ins Blut aufgenommen werden kann.

Auch die an und für sich löslichen organischen Nahrungsstoffe erleiden im Verdauungsrohre Veränderungen, durch welche sie dem Bedarf des Stoffwechsels angepaßt werden.

Die nicht brennbaren Bestandteile unserer Kost, das Wasser und die Aschebestandteile, bedürfen dagegen keiner Veränderung, um ins Blut überzugehen.

Beim Menschen wird die Arbeit des Verdauungsapparates durch die Zubereitung der Speisen wesentlich unterstützt, indem dadurch die in der Kost enthaltenen Nahrungsstoffe den Verdauungsflüssigkeiten leichter zugänglich gemacht werden.

Die Wärme, bei welcher Fleisch gekocht oder gebraten wird, bringt das Bindegewebe, welches die Muskelfasern zusammenhält, zum Quellen und verwandelt es teilweise in Leim. Dadurch wird das Fleisch lockerer, und erst in diesem Zustand läßt es sich von unseren Zähnen genügend bewältigen. Beim Kochen der pflanzlichen Nahrungsmittel werden durch die Wärme die Häutchen gesprengt und die Stärkekörner teilweise in löslicher Modifikation übergeführt. Beim Brotbacken wird der Teig durch die beim Gären gebildete Kohlensäure gelockert; in einem noch höheren Grade findet dies durch die Wärme im Backofen statt, durch welche übrigens die Stärkekörner in derselben Weise wie beim Kochen verändert werden.

Erster Abschnitt.

Die Verdauungssäfte.

§ 1. Allgemeine Übersicht.

Von den Verdauungsdrüsen werden Säfte abgesondert, welche teils die chemische Beschaffenheit der Nahrungsstoffe in der Weise verändern, daß sie zur Resorption geeignet werden, teils in anderer Hinsicht für die Prozesse im Verdauungskanal von Bedeutung sind. Endlich werden mit den Verdauungsflüssigkeiten Produkte abgegeben, welche aus dem Körper eliminiert werden sollen. In diesem Zusammenhange werden wir hauptsächlich die bei der Verdauung bedeutungsvollen Bestandteile berücksichtigen.

Um die chemische Beschaffenheit und die Einwirkung der verschiedenen Verdauungssäfte zu studieren, benutzt man teils Extrakte aus den betreffenden Drüsen, teils die natürlichen aus den Ausführungsgängen strömenden Sekrete. Im letzteren Falle verlegt man den betreffenden Ausführungsgang in der Weise, daß er sich als eine Fistel an der äußeren Oberfläche des Körpers öffnet, und leitet also die Absonderung nach außen ab.

Die erste Fistel einer Verdauungsdrüse, welche Gegenstand einer eingehenden wissenschaftlichen Untersuchung wurde, bezieht sich auf einen kanadensichen Jäger, der einen Flintenschuß in den Magen bekommen hatte. Infolge dieses Unglücksfalles behielt der Jäger sein Leben lang im oberen Teil des Bauches eine Magenfistel; durch diese konnte das Innere des Magens beobachtet und Magensaft erhalten werden. Während jahrelanger Beobachtungen sammelte BEAUMONT (1825—1833) an diesem Manne eine große Menge wichtiger Erfahrungen über den Verdauungsprozeß im Magen und über die Magenbewegungen.

Später lehrten BASSOW und BLONDLOT (1842), wie man an Tieren künstliche Magen fisteln anlegen soll, und seitdem hat man auch an Menschen, bei welchen wegen irgend einer Krankheit diese Operation nötig wurde, solche Fisteln zu therapeutischen Zwecken angelegt und dieselben zum Studium der Verdauung im Magen benutzt.

Der Pankreassaft wird erhalten, indem man eine Kanüle in dem Ductus Wirsungianus befestigt oder den eröffneten Gang in die Bauchwand einheilt oder endlich das Darmstück, in welches dieser einmündet, aus der Kontinuität des Darmes ausschaltet und dasselbe vor die Bauchwand vorlagert.

Um die Gallenabsonderung zu untersuchen legt man Fisteln an der Gallenblase an. Dabei kann man entweder den Ductus choledochus binden und also die Galle von dem Darm vollständig ausschließen, oder ihn auch offen lassen, in welchem Falle die Galle wie gewöhnlich in den Darm fließt und nur, wenn die Fistel geöffnet wird, nach außen strömt (amphibole Gallen fisteln). Auch kann man das Darmstück, in welches der Ductus choledochus einmündet, aus der Kontinuität des Darmes ausschalten und dasselbe vor die Bauchwand vorlagern. Nach der letzteren Methode läßt sich vor allem die Art und Weise verfolgen, in welcher sich die Galle bei verschiedener Nahrung in den Darm ausgießt.

Um reinen Darmsaft zu erhalten, schaltet man ein längeres oder kürzeres Stück des Darmes aus der Kontinuität mit dem übrigen Darm aus und näht das eine Ende dieses Stückes an die Haut, während das andere Ende geschlossen wird (THURYS Darmfistel). Oder man näht auch die beiden Enden des isolierten Darmstückes an die Haut (VELLAS Darmfistel). Im letzteren Falle ist der Darm natürlich leichter zugänglich.

Die wichtigsten Bestandteile der Verdauungssäfte sind gewisse Enzyme, welche in drei Hauptgruppen, eiweißlösende (proteolytische), zuckerbildende (diastatische oder amylolytische) und fettspaltende (lipolytische) Enzyme, eingeteilt werden können. Sämtliche von den Enzymen hervorgerufene Prozesse stimmen darin überein, daß dabei die organischen Nahrungsstoffe unter Aufnahme von den Bestandteilen des Wassers in einfachere Verbindungen gespalten werden (hydrolytische Spaltung).

Die betreffenden Enzyme werden in verschiedenen Drüsen des Verdauungsrohres gebildet, und zwar entstehen proteolytische Enzyme in den Drüsen der Magenschleimhaut und in dem Pankreas, amylolytische Enzyme in den Speicheldrüsen, im Pankreas und in den Lieberkühnschen Drüsen des Dünndarms, lipolytische Enzyme in der Magenschleimhaut und im Pankreas.

Auch wenn zwei Enzyme denselben Nahrungsstoff verändern, ist damit nicht gesagt, daß alle beide identisch sind, im Gegenteil können wir ganz bestimmt sagen, daß wenigstens einige unter denselben, trotz der wesentlich gleichen Wirkung, doch verschieden sind. Dies geht ohne weiteres daraus hervor, daß z. B. das proteolytische Enzym des Magens, das Pepsin, nur in saurer Lösung seine eiweißlösende Eigenschaft

zu entwickeln vermag, während das entsprechende Enzym des Pankreas, das Trypsin, in neutraler und alkalischer, sowie auch in saurer Lösung seine Tätigkeit entfaltet. — Auch die zuckerbildenden Enzyme im Speichel und im Pankreassaft bieten deutliche Unterschiede dar.

Die Enzyme werden, soviel man jetzt weiß, in den Drüsen selbst gebildet. Im nüchternen Zustande werden sie in den Drüsen aufgespeichert, um bei stattfindender Verdauung von der Drüse abgesondert zu werden.

Indessen dürfen wir uns nicht vorstellen, daß sich die fertigen Enzyme in der ruhenden Drüse vorfinden. Dort sind nämlich nur Vorstadien der Enzyme, sogen. Zymogene abgelagert; dieselben werden entweder bei der Sekretion selbst oder erst in dem abgegebenen Sekret in Enzyme verwandelt (s. unten).

Um die Einwirkung der Verdauungsflüssigkeiten auf die Nahrungsstoffe zu untersuchen, benutzt man vielfach die sogen. künstliche Verdauung, d. h. man mischt die betreffenden Nahrungsstoffe entweder mit dem aus der Drüse abgesonderten Saft oder mit einem Extrakt der Drüse und hält die Mischung eine Zeit lang bei Körpertemperatur. Durch dieses Verfahren hat man allerdings eine große Menge wichtiger Tatsachen kennen gelernt, die Ergebnisse der künstlichen Verdauung können aber nicht ohne weiteres auf die natürliche Verdauung im Körper übertragen werden. Denn es gibt mehrere wichtige Unterschiede zwischen der natürlichen und der künstlichen Verdauung, auch wenn wir von der im Verdauungskanal stattfindenden mechanischen Bearbeitung der Nahrung, welche nicht allein in der Mundhöhle, sondern auch im Magen und Darm eine große Rolle bei dem Verdauungsgeschäft spielt, ganz und gar absehen. Bei der natürlichen Verdauung wird der Verdauungssaft immer weiter und auch in veränderter Qualität abgesondert, je nach dem stattfindenden Bedürfnis, während die Verdauungsflüssigkeit bei der künstlichen Verdauung eine für allemal bestimmte Menge beträgt und eine und dieselbe Beschaffenheit hat. Bei der natürlichen Verdauung werden die Verdauungsprodukte, sobald sie entstehen, durch Resorption weggeführt, bei der künstlichen bleiben sie im Verdauungsgemisch zurück. Dies ist von keiner geringen Bedeutung, denn teils wird der Verlauf der Verdauung von der Gegenwart der Verdauungsprodukte in einem sehr erheblichen Grade beeinflußt (vgl. S. 45 und 294), teils werden die bis zu einer gewissen Grenze veränderten Nahrungsstoffe durch die Resorption der weiter gehenden Zersetzung entriickt. — Bei der natürlichen Verdauung können endlich verschiedene Verdauungsflüssigkeiten einander beeinflussen und also, wie später näher auszuführen ist, die von einer einzelnen hervorgerufenen Wirkungen wesentlich modifizieren.

Als quantitatives Maß des in einer Verdauungsflüssigkeit befindlichen proteolytischen Enzyms benutzt MERT folgende Methode. Er saugt flüssiges frisches Eiereiweiß in eine enge Glasröhre, taucht diese Röhre in Wasser von 95° und läßt sie langsam abkühlen. Hierauf zerfeilt er die Röhre in Einzelstücke. Diese werden in den zu prüfenden Saft hineingetan und dessen Leistungsfähigkeit an der während einer bestimmten Zeit erfolgenden Längenabnahme des Eiweißzylinders gemessen. — Die amylolytische Wirkung wird in entsprechender Weise durch die Längenabnahme eines in einer Röhre eingeschlossenen, gefärbten Stärkekleisters und die lipolytische Wirkung durch Bestimmung der während einer gewissen Zeit aus einer bestimmten Menge eines neutralen Fettes freigemachten Fettsäuren erhalten. — Sonstige zur Untersuchung der Verdauungsflüssigkeiten angewandte Methoden müssen hier unerwähnt gelassen werden.

§ 2. Der Speichel.

Der Speichel wird von den in der Schleimhaut der Mundhöhle befindlichen kleinen Speicheldrüsen sowie von den drei Paaren großer Speicheldrüsen, die sich in der Umgebung der Mundhöhle befinden und ihr Sekret durch ihre Ausführungsgänge in die Mundhöhle ausgießen, abgesondert.

Die Absonderung hat, je nachdem sie verschiedenen Drüsen entstammt, eine verschiedene Zusammensetzung, und die Speicheldrüsen werden auf Grund der charakteristischen Eigenschaften ihres Sekretes in zwei große Gruppen geteilt. Die Drüsen der einen Gruppe liefern ein dünnflüssiges Sekret, welches nur Eiweißstoffe, Salze und in gewissen Fällen diastatisches Enzym enthält. Man nennt diese Drüsen Eiweißdrüsen. Hierher gehören die Ohrspeicheldrüse aller Säugetiere, die Unterkieferdrüse des Kaninchens, ein Teil der Drüsen der Nasen- und Zungenschleimhaut, sowie auch die Tränendrüse. Die Drüsen der zweiten Gruppe — die Schleimdrüsen — sondern eine mehr oder weniger fadenziehende Flüssigkeit ab, welche neben Salzen und geringen Eiweißmengen als charakteristischen Hauptbestandteil Mucin enthält. Diese Gruppe umfaßt die Unterkieferdrüse (mit wenigen Ausnahmen), die Unterzungendrüse, sowie einen Teil der Drüsen der Mundhöhle, die Drüsen des Schlundes, der Kehlkopf-, Luftröhren- und Speiseröhrenschleimhaut. Zwischen beiden Gruppen kommen nicht selten Mischformen vor, in denen ein Teil der Drüse dem einen, ein anderer Teil dem anderen Typus folgt, wie z. B. die Unterkieferdrüse des Menschen.

Der Parotisspeichel des Menschen bildet eine bald klare, bald durch Ausfallen von Calciumkarbonat sich trübende dünne, nicht fadenziehende Flüssigkeit, die außer einigen Epithelzellen keine festen Gebilde enthält. Die Reaktion des Parotisspeichels wird als alkalisch, neutral oder schwach sauer angegeben; das spezifische Gewicht ist 1.003—1.012. Der Parotisspeichel enthält als charakteristische Bestandteile Eiweiß, diastatisches Enzym und Rhodankalium. Die Sekretion der beiden Ohrspeicheldrüsen wird zu etwa 300 ccm pro 24 Stunden angegeben.

Der Submaxillarisspeichel des Menschen ist unmittelbar nach seiner Absonderung wasserhell und dünnflüssig, wird aber später viel zäher, was beim Parotisspeichel nicht vorkommt. Die Reaktion ist gegen Lackmus immer alkalisch; spezifisches Gewicht 1.003. Der Submaxillarisspeichel enthält Mucin, Eiweiß, diastatisches Enzym und Rhodankalium, letzteres nicht konstant und jedenfalls in geringerer Menge als der Parotisspeichel.

Der Sublingualisspeichel ist eine alkalische und sehr zähe Flüssigkeit; er enthält viel Mucin und außerdem Rhodankalium. Der Wassergehalt ist etwa gleich groß und der Gehalt an organischen Bestandteilen soll geringer sein als der des Submaxillarisspeichels. Auch ist der Sublingualisspeichel stärker alkalisch als der Submaxillarisspeichel.

Der gemischte Speichel des Menschen, welcher aus dem Speichel der drei Paare großer Speicheldrüsen und der kleinen Drüsen in der Schleimhaut der Mundhöhle gemischt ist, ist eine farblose oder hellbläuliche, trübe, geruchlose, schlüpfrigzähe und fadenziehende Flüssigkeit, die sich nach einigem Stehen in eine obere durchsichtige und eine untere trüb gelb-

weiße Schicht scheidet, welche letztere aus Schleimflocken, Speicherkörperchen, Mundhöhlenepithel usw. besteht. Die Reaktion ist regelmäßig schwach alkalisch, jedoch kann sie auch neutral oder schwach sauer sein. Es wird angegeben, daß die Reaktion früh morgens schwach sauer, neutral oder amphoter ist, daß sie nach jeder Mahlzeit alkalisch wird und nachher allmählich wieder neutral oder schwach sauer wird. Spezifisches Gewicht 1.002—1.009.

Die Hauptbestandteile des gemischten Speichels sind Eiweiß, Mucin, diastatisches Enzym, Rhodankalium. Außerdem finden wir dort anorganische Salze, Gase und Spuren von Ammoniak, salpetriger Säure, Harnstoff usw. Auch werden gewisse Arzneien im Speichel abgesondert.

Nach den vorhandenen Analysen enthält der Speichel des Menschen 98.8—99.5 Proz. Wasser und 0.5—1.2 Proz. feste Stoffe, darunter 0.1 bis 0.4 Proz. organische Substanz; der Salzgehalt beträgt 0.1—0.2 Proz. und der Gehalt an Rhodankalium 0.003—0.01 Proz.

Die Menge des gemischten Speichels wird beim Menschen auf etwa 1500 ccm pro 24 Stunden geschätzt.

1. Der Rhodanwasserstoff (CNSH), dessen Gegenwart im Speichel TREVIRANUS (1814), TIEDEMANN und GMELIN (1826) nachwiesen, kommt hauptsächlich als Kaliumsalz im Speichel vor. Seine Menge ist bei Rauchern erheblich größer als bei Nichtrauchern (KRÜGER). — Wie das Rhodan im Körper entsteht, darüber wissen wir noch nichts Bestimmtes. Nur so viel läßt sich sagen, daß es als N- und S-haltig wahrscheinlich vom Eiweiß abstammen muß. Man hat angenommen, daß das Rhodan im Speichel eine antiseptische Wirkung ausübe, was sich indessen nicht bestätigt hat.

2. Das diastatische Enzym. Im Jahre 1831 fand LEUCHS, daß der Speichel Stärkemehl allmählich löst und dasselbe in lösliche Kohlehydrate, Dextrin und Zucker, verwandelt. Diese Wirkung wird einem Enzym, dem Ptyalin, zugeschrieben.

Das Stärkemehl ist nicht löslich, schwillt aber in warmem Wasser zu Kleister auf. Bei Erhitzung von Stärke mit Glyzerin auf 190° oder beim Sauerwerden des Kleisters wird die Stärke in lösliche Stärke verwandelt. Auch bei der Einwirkung des Ptyalins auf die Stärke tritt sie als erstes Produkt der Verdauung auf.

Im weiteren Verlauf der Ptyalineinwirkung wird die lösliche Stärke unter Wasseraufnahme in Dextrin, Isomaltose und Maltose gespalten. Aus der Maltose wird durch ein im Speichel in sehr geringer Menge vorkommendes invertierendes Enzym, die Maltase,¹⁾ eine geringe Menge Dextrose gebildet (RÖHMANN). Der nähere Verlauf dieser Umwandlung der Stärke ist in großen Zügen etwa folgender. Zuerst wird die lösliche Stärke in das mit Jod sich rotfärbende Erythro-dextrin und Maltose gespalten.

¹⁾ Im allgemeinen werden die Enzyme jetzt so bezeichnet, daß das Suffix -ase dem Namen der Substanz zugefügt wird, auf welche sie einwirken. Indes finden sich mehrere Ausnahmen von dieser Regel vor, was wesentlich davon bedingt ist, daß die schon längst einbürgerten älteren Namen noch immer benutzt werden.

Unter dem fortgesetzten Einfluß des Ptyalins entsteht aus dem Erythro-dextrin ein mit Jod nicht färbbares Achroodextrin und Maltose, das Achroodextrin geht seinerseits wieder in ein anderes Achroodextrin und Zucker über usw. Betreffs der Einzelheiten dieser Umsetzungen herrschen noch Meinungsverschiedenheiten.

Bei der künstlichen Verdauung von Stärke mit Speichel kann erstere niemals vollständig in Zucker verwandelt werden. Wenn man aber den Versuch derartig anordnet, daß der gebildete Zucker durch Dialyse aus der Mischung entfernt wird, kann man die Zuckerbildung beträchtlich weiter als sonst treiben (LEA). Der Zucker beeinträchtigt also die Einwirkung des Enzyms auf die Stärke. Da nun im Körper die bei der Verdauung entstehenden Produkte, je nachdem sie entstehen, durch Resorption aus der Höhle des Verdauungsrohres entfernt werden, ist es wenigstens sehr wahrscheinlich, daß bei der natürlichen Verdauung die gesamte Menge von Stärke in Zucker verwandelt wird, natürlich unter der Voraussetzung, daß das Ptyalin Gelegenheit hat, genügend lange die Stärke zu beeinflussen.

Auf das Glykogen wirkt das Ptyalin in ganz derselben Weise als auf gewöhnliche Stärke ein.

Der menschliche Speichel wirkt sehr rasch: schon nach mehreren Sekunden oder wenigen Minuten ist in gequollener, gekochter Stärke unter Verflüssigung die Bildung einer Kupferoxyd reduzierenden Substanz nachzuweisen. Wenn gleiche Volumina von Speichel und Stärkekleister gemischt werden, so ist bei Körpertemperatur die Stärke schon nach $2\frac{1}{2}$ Stunden vollständig verschwunden. Übrigens spielt hierbei auch die Beschaffenheit der Stärke eine wichtige Rolle; so wird z. B. rohe Stärke nur sehr langsam, gekochte viel schneller angegriffen; pulverisierte rohe Stärke wird schneller als nichtpulverisierte gelöst. Endlich übt auch die Menge der Stärke einen wesentlichen Einfluß aus, indem der Umfang der Zuckerbildung mit derselben zunimmt.

Das Ptyalin übt bei etwa $30-45^{\circ}$ C. die kräftigste Wirkung aus; wird auf $\frac{1}{10}$ verdünnter Speichel auf etwa 60° C. erwärmt, so verliert er seine Leistungsfähigkeit. Beim nichtfiltrierten und nichtverdünnten Speichel wird die Leistungsfähigkeit des Ptyalins erst bei 75° C. aufgehoben. Auf der anderen Seite verdaut es die Stärke noch bei 0° C., obgleich nur sehr schwach.

Das Ptyalin scheint bei neutraler oder schwach saurerer Reaktion seine kräftigste Wirkung auszuüben; seine Leistungsfähigkeit nimmt also zu, wenn der alkalische Speichel durch Zusatz von Säure neutralisiert wird. Da der Speichel Eiweißkörper enthält, welche als Basen wirken und sich also mit Säuren verbinden, so trifft es ein, daß Zusatz von Säure in Überschuß die zuckerbildende Wirkung des Speichels erhöht, wenn nicht die Menge der so gebildeten Säure-Eiweißverbindungen einen gewissen Betrag überschreitet, in welchem Falle die diastatische Wirkung leicht vermindert wird. Von Beimengungen möglichst gereinigtes Ptyalin wird schon durch 0.0007—0.0012 prozentige Salzsäure in ihrer Wirkung auf dialysierte Stärke geschwächt (COLE).

Auch die Konzentration des benutzten Stärkekleisters spielt in Bezug auf den Einfluß der Säure eine wesentliche Rolle, indem die Hemmung um so später, d. h. bei um so stärkerer Säurekonzentration eintritt, je dicker der Stärkekleister ist. Bei einer 4proz. Stärkelösung erscheint die Hemmung bei einem Gehalt von 0.036 Proz. HCl in der Mischung, bei einer 1prozentigen Lösung aber schon bei einem Gehalt von 0.009 Proz. HCl (KÜBEL).

Zusatz von geringen Mengen Pepton zum neutralisierten Speichel erhöht seine Leistungsfähigkeit, und bei Gegenwart von Pepton kann man, ohne die verdauende Kraft des Speichels herabzusetzen, ziemlich viel Salzsäure hinzutun. Letzteres ist wohl zum Teil davon abhängig, daß das Pepton sich mit der Säure verbindet.

Endlich ist zu erwähnen, daß der Speichel, aber keine andere Verdauungsflüssigkeit, aus Rettich, Radieschen usw. Schwefelwasserstoff entbindet (STICKER).

§ 3. Der Magensaft.

Der Magensaft, der aus einer gewöhnlichen Magenfistel herausfließt, kann selbstverständlich nie vollkommen rein erhalten werden, denn auch wenn Nahrungsreste usw. ausgeschlossen werden können, so wird doch immer eine Zumischung von verschlucktem Speichel stattfinden.

Bei Hunden kann man indessen diesen Übelstand vermeiden, indem man nebst der Magenfistel auch eine Fistel an der Speiseröhre anlegt (PAWLOW). In diesem Falle tritt sowohl das gefressene Futter als der Speichel durch die Öffnung der Speiseröhre heraus, und der aus der Magenfistel strömende Saft ist ganz rein. Auch kann man den ganzen Magen von der Kontinuität mit dem Oesophagus und dem Duodenum trennen, letztere miteinander zusammennähen und also den aus dem isolierten Magen fließenden Saft rein bekommen (FRÉMONT).

Ein solcher Magensaft ist, wenn er durch Filtration vom Magenschleim befreit wird, ganz wasserhell, sauer, ohne fremden Geschmack; spezifisches Gewicht 1.003 — 1.0059. Er dreht in einer 20 cm langen Schicht die Polarisationsebene um $0.70-0.73^{\circ}$ nach links. Der Trockenrückstand beträgt 0.29 — 0.60 Proz., die Asche 0.10 — 0.17 Proz. Er enthält weder Pepton, noch Leucin oder Tyrosin, konstant aber Eiweiß und zuweilen Spuren von Fettsäuren. Bei niedriger Temperatur trübt er sich schnell und teilt sich dann bei Stillstehen in drei Lager: das obere ist klar, das mittlere trübe, und das untere besteht aus einer Fällung von kleinen homogenen, stark lichtbrechenden Körnchen.

Die von SCHUMOW-SIMANOWSKY ausgeführte Analyse eines solchen reinen Magensaftes (vom Hund) ist in der folgenden Tabelle aufgenommen:

Säure	0.46—0.58 Proz.
Chlor	0.49—0.62 „
Trockenrückstand	0.43—0.60 „
Asche	0.09—0.16 „
Koagulation durch Alkohol	0.14—0.19 „
Koagulation durch Kochen	0.13—0.18 „
Fällung bei 0° C.	0.011—0.003 „
Phosphorsäure	0.004 „

Der Magensaft invertiert Rohrzucker, verdaut Eiweiß, Leim und leimbildende Substanzen, bringt die Milch zum Gerinnen und spaltet emulgierte Fette in Fettsäure und Glycerin.

Das Invertieren des Rohrzuckers wird durch die Säure des Magensaftes bewirkt, die Verdauung von Eiweiß usw. wird durch das

Pepsin, die Gerinnung der Milch durch das Labenzym, die Spaltung der emulgierten Fette vielleicht durch ein drittes Enzym, das Magensteapsin, besorgt. Wir haben daher die Säure und die Enzyme des Magensaftes näher zu untersuchen.

a. Die Säure des Magensaftes.

Schon im Jahre 1824 wurde von PROUT der Nachweis erbracht, daß die saure Reaktion des Magensaftes von freier Salzsäure herrührte. Man wollte jedoch im allgemeinen nicht gern glauben, daß eine so starke Mineralsäure von der Magenschleimhaut abgesondert werden könnte, und erst als C. SCHMIDT 1852 seine hierher gehörigen Untersuchungen veröffentlichte und durch bindende Analysen feststellte, daß wenigstens im Magensaft des Hundes und des Schafes sich Chlor in größerer Menge vorfand, als zur Bindung sämtlicher anorganischen Basen inkl. Ammoniak nötig ist, wurde als eine bestehende Tatsache angenommen, daß freie Salzsäure als ein integrierender Bestandteil im Magensaft enthalten ist. Indessen hat man sogar in den letzten Jahren noch vielfach die Ansicht ausgesprochen, daß auch andere Säuren, vor allem Milchsäure, von der Magenschleimhaut abgesondert werden sollten. Es scheint jedoch, daß die Milchsäure, wenn sie im Mageninhalt erscheint, nicht der Magenschleimhaut entstammt, sondern durch bakterielle Zersetzung der verzehrten Kohlehydrate entstanden ist.

Der Salzsäuregehalt des Magensaftes ist bei verschiedenen Tieren ungleich groß. Beim Hunde beträgt er, wie schon bemerkt, 0.46—0.58 Proz., beim Menschen war er nach Beobachtungen an einem sonst gesunden Knaben mit undurchdringlicher Oesophagusstriktur und Magenfistel gleich 0.37—0.57 Proz. An anderen Magenfistelkranken hat man einen Salzsäuregehalt von 0.05—0.3 Proz. beobachtet.

Wenn Eiweißstoffe in den Magen gebracht werden, so verbindet sich die Salzsäure mit denselben und mit den daraus entstandenen Verdauungsprodukten (SJÖQUIST). Auf Grund dessen und weil sich die Salzsäure mit den in der Nahrung vorkommenden Phosphaten unter Freiwerden von Phosphorsäure umsetzt, begegnet es großen Schwierigkeiten, die Salzsäure im Mageninhalt quantitativ zu bestimmen und die Variationen der Salzsäuremenge quantitativ zu verfolgen. Jedenfalls bildet die Magenschleimhaut mehr Salzsäure, als zu den Eiweißverbindungen notwendig ist, und daher kann man wenigstens bei gewissen Stadien der Verdauung im Magen immer freie Salzsäure nachweisen.

Die mit Eiweißstoffen verbundene Salzsäure scheint jedoch zum Teil wenigstens ihre verdauenden Eigenschaften zu bewahren, und die Auffassung, daß nur die freie Salzsäure bei der Verdauung Bedeutung hätte, wäre demnach nicht stichhaltig.

Über die Art und Weise, in welcher die Salzsäure auf Kosten des etwa neutral reagierenden Blutes entsteht, sind mehrere Hypothesen aufgestellt worden, welche indes noch keine befriedigende Erklärung des Sachverhalts gegeben haben und daher hier unberücksichtigt bleiben müssen.

b. Das Pepsin.

Nachdem SPALLANZANI (um 1780) dargetan hatte, daß der Magensaft auch außerhalb des Körpers chemische Veränderungen der Nahrungsstoffe bewirken kann, zeigte zuerst EBERLE (1834), daß der Extrakt der Magenschleimhaut dieselben Wirkungen ausübt, und SCHWANN wies (1836) nach, daß es sich hier um eine in der Magenschleimhaut gebildete Substanz handelt, die er Pepsin nannte.

Unter Pepsin bezeichnet man ein Enzym, welches in saurerer Lösung gequollene Eiweißstoffe, Leim und leimgebendes Gewebe unter Wasseraufnahme in einfachere Verbindungen spaltet. In neutraler Lösung übt das Pepsin keine verdauende Wirkung aus, und in einer Sodalösung wird es zerstört.

Aus reinem Hundemagensaft haben NENCKI und SIEBER sowie PEKELHARING durch Dialyse ein sehr reines Pepsin dargestellt. Dasselbe ist ein Eiweißkörper und enthält 51—52 Proz. C, 6.7—7.1 Proz. H, 14.4 Proz. N, 1.5 bis 1.6 Proz. S, 0.5 Proz. Cl. In demselben fand sich außerdem Eisen. Bei seiner Spaltung sind eine Pentose, Purinbasen und eine Säure, die Pepsinsäure (50.8 Proz. C, 7.0 Proz. H, 14.4 Proz. N, 1.1 Proz. S) erhalten worden. Da in kräftig wirkenden Präparaten kein Phosphor oder nur Spuren davon nachgewiesen werden konnten, kann das Pepsin nicht zur Gruppe der Nukleoproteide gezählt werden. Dagegen ist es möglich, daß es sich mit Lecithin zu einer dem Jecorin (s. S. 93) analogen Verbindung paart.

Das Pepsin kommt in der Magenschleimhaut nur in einem Vorstadium, Pepsinogen, vor. Wie oben bemerkt, wird das Pepsin durch Soda zerstört. Wenn man aber durch eine schwache Sodalösung die Magenschleimhaut extrahiert und dann das Extrakt mit Salzsäure ansäuert, so bekommt man eine pepsinhaltige, gut verdauende Flüssigkeit (LANGLEY). In der Magenschleimhaut muß also eine Substanz vorhanden sein, die durch Soda nicht zerstört und durch Behandlung mit Säuren in Pepsin verwandelt wird.

Betreffend die Wirkungsweise des Pepsins hat man bei künstlicher Verdauung unter anderem folgende Erscheinungen beobachtet.

1. Die Temperatur. Das Optimum entspricht etwa der Körpertemperatur oder liegt etwas höher. Wird eine saure Pepsinlösung auf 60° C. erwärmt, so verliert das Pepsin seine Leistungsfähigkeit. In trockenem Zustande kann man es auf 100° C. erhitzen, ohne es zu zerstören. Bei Abnahme der Temperatur unter 35° C. nimmt auch das Verdauungsvermögen des Pepsins ab, und wenn die Temperatur auf 0° C. herabgesetzt wird, übt das Pepsin keine Wirkung mehr aus. Indessen verträgt es, ohne zerstört zu werden, stundenlang eine Temperatur von —5° C.

2. Die Pepsinmenge. Die Menge an Enzym, welche notwendig ist, um eine sehr kräftig verdauende Flüssigkeit zu erhalten, ist nur eine sehr geringe. So hat man z. B. in einem vortrefflich digerierenden künstlichen Magensaft nur 0.067 Proz. organische, nichtflüchtige Substanz gefunden.

Wenn man bei konstanter Salzsäure- und Eiweißmenge die Pepsinmenge des künstlichen Magensaftes variiert und in bestimmten Zeiten die Menge des gelösten Eiweißes bestimmt, so findet man, daß die Geschwindigkeit der Verdauung mit zu-

nehmender Pepsinmenge zunimmt, und zwar ist die Digestionsgeschwindigkeit bis zu einer gewissen Grenze der Quadratwurzel aus den Pepsinkonzentrationen proportional (SCHÜTZ). Dasselbe Gesetz gilt auch für die im Pankreassekret enthaltenen Enzyme (WALTHER).

3. Der Gehalt an Säure. Wenn man bei konstanter Pepsin- und Eiweißmenge die Menge der Salzsäure variieren läßt, so findet man: a) daß das Optimum des Säuregehaltes bei verschiedenen Eiweißstoffen ein verschiedenes ist und b) daß ein zu großer oder zu geringer Säuregehalt die Verdauung ganz aufhebt. Für das Fibrin wird etwa 0.09 Proz. HCl als die kräftigste Konzentration angegeben, bei 0.13 und 0.02 Proz. war die Wirkung nur sehr schwach. Dagegen übt der künstliche Magensaft bei 0.16—0.25 Proz. die kräftigste Wirkung auf geronnenes Eiereiweiß aus. Innerhalb gewisser Grenzen ist, nach SCHÜTZ und HUPPERT, die Digestionsgeschwindigkeit der Quadratwurzel aus den Säurekonzentrationen proportional.

4. Die Art der Säure. Von allen bis jetzt in dieser Hinsicht geprüften Säuren wirkt in äquivalenten Mengen die Salzsäure am kräftigsten; über die Reihenfolge anderer Säuren lauten die Angaben verschiedener Autoren ziemlich verschieden; im allgemeinen kann man doch sagen, daß die anorganischen Säuren (HCl, HNO₃, H₂SO₄ sowie die Oxalsäure) kräftiger wirksam sind als die organischen. Am schwächsten scheinen die Essigsäure, Buttersäure und Valeriansäure zu wirken.

5. Die Art des Eiweißes und vor allem sein Quellungsvermögen übt auf die Geschwindigkeit der Pepsinverdauung einen sehr erheblichen Einfluß aus. Am leichtesten wird frisches Fibrin verdaut. Nach KLUG jun. soll im künstlichen Magensaft von Hundepepsin das Pflanzenkasein am besten verdaut werden; dann folgen in absteigender Reihe Alkalbuminat, Serumalbumin, Syntonin, Milchkasein, Serumglobulin, Fibrin, Legumin, Eiereiweiß und Fleischpulver — alle diese, mit Ausnahme des gekochten Eiereiweißes, wurden trocken, als Pulver, der Verdauungsflüssigkeit ausgesetzt.

6. Die Menge des Eiweißes. Gleiche Pepsinmengen verdauen um so mehr Eiweiß, je größer die Menge desselben ist. Prozentual ist die Menge des verdauten Eiweißes dagegen um so größer, je geringer die absolute Eiweißmenge ist.

7. Die Gegenwart der Verdauungsprodukte wirkt auf die Pepsindigestion, wie überhaupt auf die Verdauung, störend ein. Dieses hat bei der künstlichen Verdauung wahrscheinlich eine viel größere Bedeutung als bei der natürlichen, denn bei der letzteren werden die Verdauungsprodukte allmählich resorbiert, je nachdem sie gebildet werden. Wird bei der künstlichen Verdauung die Flüssigkeit durch Wasserzusatz verdünnt, so erfolgt die Verdauung sogleich bedeutend besser.

8. Auch gewisse anorganische Salze stören die Pepsindigestion, einige weil sie die Quellung der zu digerierenden Eiweißstoffe verhindern, andere dadurch, daß sie mit dem Eiweiß Fällungen geben, welche das Pepsin aus der Lösung mit sich ziehen.

Bei der Umsetzung des Eiweißes unter dem Einfluß des Pepsins entsteht durch stufenweise stattfindende Spaltungen eine große Anzahl von verschiedenen Substanzen, deren chemische Zusammensetzung immer einfacher wird, je weiter die Spaltung fortschreitet.

Zur Trennung dieser Substanzen bedient man sich in erster Linie der fraktionierten Fällung mit Ammonsulfat. Diejenigen Substanzen, welche bei einem Sättigungsgrad von 24—42 Proz. gefällt werden, heißen primäre Albumosen (Heteroalbumose, Protoalbumose). Die erst bei stärkerer Konzentration des Sulfats ausfallenden werden als sekundäre oder Deuteroalbumosen bezeichnet. Die durch Salz nicht fällbaren, aber noch Biuretreaktion darbietenden, leicht diffusiblen Produkte sind Peptone. Nach Ansäuern der Lösung werden diese, obgleich nicht in reinem Zustande, durch Füllen mit Pikrinsäure von den übrigen Endprodukten der Verdauung getrennt.

Bei der peptischen Spaltung des Eiweißes entstehen in erster Reihe (neben Acidalbuminat) zwei primäre Albumosen (die Hetero- und die Protoalbumose) sowie eine Deuteroalbumose (PICK, ZUNZ).

Die primären Albumosen zeigen einen höheren C- und N-, einen niedrigeren O-Gehalt als der ursprüngliche Eiweißkörper selbst (z. B. finden sich in Fibrin 52.7 Proz. C, 16.9 Proz. N, 1.1 Proz. S und 22.5 Proz. O, während die genannten Albumosen im Mittel 55.4 Proz. C, 17.8 Proz. N, 1.2 Proz. S und 19.1—18.7 Proz. O enthalten). Sie weichen teils durch ihre Löslichkeitsverhältnisse usw., teils durch eine ziemlich große Verschiedenheit in ihrem chemischen Bau voneinander ab. Die Heteroalbumose enthält (bei Fibrin) 39 Proz. des Gesamtstickstoffs in basischer Form und 57 Proz. als Monoaminostickstoff, während die entsprechenden Zahlen für die Protoalbumose 25 bzw. 68 Proz. betragen. Die Heteroalbumose enthält die aromatische Gruppe nur zum kleinsten Teil in einer Form, die bei der Spaltung zu Tyrosin- oder Indolbildung führt, und liefert sehr reichlich Leucin sowie erhebliche Mengen Glykokoll. Dagegen gibt die Protoalbumose sehr reichlich Tyrosin, Indol und Skatol, aber nur wenig Leucin und kein Glykokoll.

Das dritte direkte Verdauungsprodukt ist eine Deuteroalbumose (Synalbumose), welche vor allem dadurch charakterisiert ist, daß sie die Kohlehydratgruppe enthält, wenn überhaupt eine solche sich im Molekül des betreffenden Eiweißkörpers vorfindet. Ihre quantitative Zusammensetzung ist von derjenigen der primären Albumosen wesentlich verschieden: 48.7 Proz. C, 13.8 Proz. N, 30.5 Proz. S + O.

Bei weiterer Spaltung durch das Pepsin geben die primären Albumosen sekundäre Albumosen, welche, wie es scheint, sehr zahlreich sind. Unter denselben ist die Thioalbumose, wegen ihres großen Gehaltes an Schwefel (3.0 Proz.), besonders zu erwähnen.

Die Deuteroalbumosen werden ihrerseits in Peptone verwandelt; das Molekül der letzteren ist verhältnismäßig klein, nach der Gefrierpunkts-erniedrigung nur etwa 500, während die der Deuteroalbumose etwa 3200 beträgt.

Nach KÜHNE würde die durch das Pepsin bewirkte Spaltung des Eiweißes nur bis zur Bildung des Peptons fortschreiten. Später hat man indes gefunden, daß schon vom Beginn der Spaltung ab Stoffe auftreten, welche keine Biuretreaktion mehr darbieten.

Unter diesen finden sich in ihrem Bau den Peptonen vergleichbare Zwischenstufen, Peptoide, aus welchen bei sehr lange fortgesetzter Verdauung endlich die Endprodukte hervorgehen. Zu den letzteren gehören vielleicht alle bei der hydrolytischen Spaltung der Eiweißkörper überhaupt erscheinende Substanzen, denn in solchen Verdauungsgemischen sind bis jetzt schon Leucin, Asparaginsäure, Kadaverin, Putrescin, Glutaminsäure, Tyrosin, Aminovaleriansäure, Dihexosamin, Lysin, Pentamethyldiamin, Phenylalanin, Cystin, α -Pyrrolidinkarbonsäure, Tryptophan nachgewiesen worden (PFAUNDLER, LAWROW, LANGSTEIN, SALASKIN, FISCHER und ABDERHALDEN).

Bei verschiedenen Eiweißkörpern ist das relative Verhältnis zwischen den primären Verdauungsprodukten verschieden. Auch entstehen dabei verschiedene Arten von

Albumosen, welche alle unter dem gemeinschaftlichen Namen Proteosen zusammengefaßt werden.

Durch Einwirkung von Magensaft werden die leimgebenden Substanzen in Leim und dieses in sogen. Leimpepton verwandelt.

Dieselben Zersetzungen, welche die Eiweißstoffe durch die Verdauung erleiden, zeigen sich auch bei deren Behandlung mit Säuren oder Alkalien oder mit überhitztem Wasserdampf, sowie bei den von Bakterien hervorgerufenen Fäulnisprozessen. Ja sogar schwache Salzlösungen können auf frisches Fibrin eine verdauende Wirkung ausüben (DASTRE). Die Einwirkung der Verdauungsenzyme nimmt also keine besondere Ausnahmestellung ein.

Bei intravenöser Einspritzung von Albumosen usw. fand SCHMIDT-MÜHLHEIM, daß das Blut sein Koagulationsvermögen verlor, der Gefäßtonus nahm, wegen Lähmung der peripheren Gefäßmechanismen, erheblich ab und beim Tier (Hund) entwickelte sich ein von schnarchender Atmung, auffallender Schläfheit und Widerstandslosigkeit der Glieder begleiteter, soporöser Zustand. Diese Wirkungen sind indes nicht von den genannten Verbindungen an und für sich bedingt, sondern scheinen von einer oder einigen ihnen beigemischten Stoffen, Peptozymen, hervorgerufen zu werden (PICK und SPIRO). — Das Gerinnungsvermögen des Blutes wird dadurch aufgehoben, daß sich unter dem Einfluß des Peptozyms, hauptsächlich in der Leber, eine gerinnungshemmende Substanz bildet (CONTEJEAN, GLEY).

c. Das Labenzym.

Schon längst weiß man, daß die Milch durch Berührung mit der Magenschleimhaut oder Vermischung mit dem Extrakte der Magenschleimhaut gerinnt, indem das in der Milch enthaltene Kasein ausfällt. Da auch Säuren die Milch koagulieren, stellte man sich vor, daß die Fällung durch Magenschleimhaut von einer Säurewirkung bedingt sei. Erst die Untersuchungen von SELMI und HEINZ sowie vor allem die von HAMMARSTEN (1872) und ALEXANDER SCHMIDT ergaben, daß die Gerinnung der Milch durch das Extrakt der Magenschleimhaut auch bei neutraler und alkalischer Reaktion erfolgt, daß also die Säure ganz überflüssig ist und daß die Gerinnung der Milch durch ein besonderes Enzym bewirkt wird, welches Labenzym oder Chymosin genannt wird.

Das Labenzym kommt wie das Pepsin als ein Vorstadium, Labzymogen, in der Magenschleimhaut vor. Das Labzymogen, welches, ganz wie das Pepsinogen, Alkalien gegenüber resistenter ist als das Enzym selbst, kann mit Wasser aus der Magenschleimhaut ausgezogen werden und wird durch Zusatz von Salzsäure in wirksames Labenzym umgewandelt.

Das Labenzym verhält sich betreffs seiner Eigenschaften ganz wie die übrigen Verdauungsenzyme. Ein Teil (unreines) Labenzym kann 400 000 bis 800 000 Teile Kasein koagulieren.

Ogleich das Labenzym sogar bei sehr schwach alkalischer Reaktion die Milch koaguliert, so geschieht dies schneller bei Gegenwart von freier Säure, und zwar übt hier, ganz wie beim Pepsin, die Salzsäure die kräftigste Wirkung aus (PFLEIDERER). Dagegen schädigen Säuren in höherer Konzentration und bei genügend langer Einwirkung das Labenzym (LÖSCHER).

Die bis zum Eintritt der Gerinnung erforderliche Zeit verhält sich der Konzentration des Enzyms umgekehrt proportional (FULD).

Nicht gekochte Milch gerinnt rascher als gekochte oder auf eine höhere Temperatur erhitzte.

Die Labgerinnung ist zwischen 10° und 50—60° möglich. Das Optimum liegt etwa bei 44° C.

Saure Reaktion erhöht, ganz wie dies mit dem Pepsin der Fall ist, die Resistenz des Labenzym gegen höhere Temperatur (LÖSCHER).

Trotz Abkühlung auf —180° C. während 30 Minuten behält das Labenzym nach Auftauen jedoch seine gerinnungserzeugende Eigenschaft bei (CHANOZ und DOYON).

Nach den Erfahrungen BANGS kommt das Labenzym bei den Wirbeltieren in wenigstens zwei verschiedenen Arten vor, welche sich durch ihr Verhalten bei Verdünnung der Lösung, beim Erhitzen, beim Zusatz von Alkalien oder Chlorcalcium voneinander unterscheiden.

Bei der von dem Labenzym hervorgerufenen Gerinnung erleidet das Kasein erst eine Spaltung in Parakasein (Käse) und eine albumosenartige Substanz, das Molkeneiweiß, und dann fällt jenes, welches das Hauptprodukt darstellt, in fester Form aus, wenn in der Lösung Calciumsalze gegenwärtig sind. Sind diese aus der Milch entfernt, so tritt unter der Einwirkung des Labenzym die erwähnte Spaltung allerdings ein, es entsteht aber dabei keine Gerinnung.

Auch bei Zusatz von einer Säure zur Milch entsteht eine Fällung; sie ist aber kein Gerinnsel, sondern besteht aus unverändertem Kasein, welches bei dem Neutralisieren wieder gelöst wird. Eine wirkliche Gerinnung findet statt, wenn die Milch angesäuert und dann gekocht wird: die dabei ausfallende Substanz ist indessen nicht mit der unter Einwirkung von Labenzym entstandenen identisch.

Wenn Chymosin einer Lösung der Verdauungsprodukte des Eiweißes zugeführt wird, so entsteht, wie zuerst von DANILEWSKY nachgewiesen wurde, ein Niederschlag, Plastein, welcher von mehreren Autoren als Ausdruck einer Rückbildung von Eiweiß aufgefaßt worden ist, während andere darin die einfache Gerinnung einer Albumose oder auch die Kondensation einer Anzahl gleicher oder verschiedener Bruchstücke des Eiweißmoleküls sahen. Die Angaben der Autoren über diejenigen Substanzen, aus welchen das Plastein entsteht, gehen noch weit auseinander, und nach BAYER würde es sogar nur aus den Peptoiden (vgl. S. 299) herzuleiten sein und selber ein solches von vermutlich sehr einfacher Zusammensetzung darstellen. Er gibt aber noch die Möglichkeit davon zu, daß die plasteinbildende Substanz bei Anwesenheit von Albumosen durch Lab zu anderen Produkten führt, als wenn sie vorher annähernd isoliert ist. Kurz, weder über die chemische Konstitution noch über die Bildungsweise und die Bedeutung des Plasteins läßt sich zur Zeit etwas Bestimmtes sagen.

Ob es tatsächlich das Chymosin ist, welches die Plasteinbildung verursacht, oder ob ein spezifisches Enzym dabei tätig ist, kann noch lange nicht als entschieden erachtet werden. Ebensovienig ist die Frage nach der Individualität des Pepsins und des Chymosins erledigt. Im allgemeinen stellt man sich ja vor, daß hier zwei verschiedene Enzyme vorliegen; in der letzten Zeit sind aber PAWLOW und NENCKI für die Identität derselben entschieden eingetreten. Eine nähere Erörterung dieser Frage würde uns indes hier zu weit führen.

d. Das Magensteapsin.

Nachdem schon MARCET, CASH und OGATA eine Zerlegung von Neutralfett im Magen nachgewiesen hatten, machte VOLHARD nähere Untersuchungen

über diesen Gegenstand und stellte dabei diese Eigenschaft des Magensaftes fest, jedoch mit der Beschränkung, daß sich die betreffende Wirkung nur auf emulgierte Fette erstreckt, auf diesen aber sehr kräftig ist.

Auch vom Magensteapsin gilt die Regel, daß es proportional der Quadratwurzel aus seiner Konzentration auf das Substrat einwirkt. Es wird bei stark saurem Magensaft schnell zerstört. Zu bemerken ist noch, daß das reine Pepsin von PEKELHARING keinen fettspaltenden Einfluß ausübte, was entschieden für die Selbständigkeit des Magensteapsins spricht.

§ 4. Der Pankreassaft.

Je nachdem man den Pankreassaft aus einer kurz vor dem Versuch angelegten oder aus einer permanenten Fistel (s. S. 290) erhält, zeigt er eine verschiedene Beschaffenheit. In jenem Falle ist er klebrig, fast fadenziehend, geht bei Kälte in eine durchsichtige Gelée über, aus welcher sich eine dünne Flüssigkeit ausscheidet. Bei 0° C. entsteht aus demselben ein gallertartiger, flockiger, in verdünnten Säuren leicht löslicher Niederschlag. Unter Umständen ist das Sekret so reich an Eiweiß, daß es bei Erwärmung vollständig gerinnt. — Das Sekret bei den permanenten Fisteln ist dünnflüssiger und enthält eine geringere Menge fester Bestandteile.

Nach PAWLOW ist letzteres als das normale Pankressekret aufzufassen. Das dickflüssige, sirupöse Sekret bei frisch angelegten Fisteln ist, seiner Erfahrung nach, durch die Einwirkung der Operation auf die für alle Eingriffe ungemein empfindliche Drüse entstanden.

Die Menge des täglich abgesonderten Pankreassaftes kann ebensowenig wie die des Magensaftes mit irgend welcher Genauigkeit angegeben werden. In Fällen von Pankreasfistel beim Menschen betrug die tägliche Absonderung 293—840, im Mittel etwas mehr als 400 cem.

Der Pankreassaft reagiert immer alkalisch und enthält Eiweiß oft in sehr reichlicher Menge, wie aus der folgenden Zusammenstellung einiger Analysen hervorgeht.

	Hund		Mensch	
	Kudrewetzky Proz.	Zawadsky Proz.	Schumm Proz.	Glaessner Proz.
Trockenrückstand	1.13—11.6	13.59	1.24—1.54	1.25—1.27
Alkalizität (die zur Neutralisation von 100 cem nötige Menge von HCl in g)	0.05—0.89	—	—	—
Organische Substanz	—	13.25	0.38—0.68	0.50—0.54
Eiweiß	—	9.21	—	0.13—0.17
Asche	—	0.34	0.86	0.57—0.70

Die wichtigsten Bestandteile des Pankressekretes sind die Enzyme, zwei oder drei amylolytische, ein proteolytisches und ein lipolytisches.

Wahrscheinlich kommen alle in der Drüse als Vorstadien, Zymogene, vor. Daß sie wirklich verschiedene Enzyme darstellen, dürfte daraus folgen, daß die amylolytischen, proteolytischen und lipolytischen Wirkungen des Pankreassekretes, bezw. -extraktes sich durchaus nicht parallel verändern.

a. Die amylolytischen Enzyme.

VALENTIN (1844) wie BOUCHARDAT und SANDRAS (1846) fanden, daß das Pankreassekret Stärke in Zucker verwandelt. Hierbei treten ganz dieselben Spaltungen auf, wie bei der Einwirkung von Ptyalin auf die Stärke.

Außerdem enthält der Pankreassaft ein Enzym (Maltase), welches die Maltose in Dextrose verwandelt (RÜHMANN), sowie nach WEINLAND eine den Milchzucker in Dextrose und Galaktose spaltende Laktase.

Beim menschlichen Pankreassekret konnte GLAESSNER keine Wirkung auf Rohrzucker, Maltose und Milchzucker nachweisen.

Die Wirkung des amylolytischen Enzyms wird durch kleine Mengen Salzsäure und von der Galle unterstützt (RACHFORD).

b. Das proteolytische Enzym, das Trypsin,

unterscheidet sich von dem Pepsin wesentlich dadurch, daß es die Eiweißkörper bei alkalischer Reaktion verdaut. Schon PURKINJE und PAPPENHEIM (1836) wie CL. BERNARD haben die proteolytische Wirkung des Pankreassekretes angedeutet, als ihr eigentlicher Entdecker muß jedoch CORVISART (1857) angesehen werden. Später hat sich besonders KÜHNE große Verdienste um die Kenntnis des Trypsins erworben.

In der Drüse kommt kein Trypsin, sondern nur ein Enzym vor, welches wie auch sonst die Enzyme gegen allerlei schädliche Einwirkungen wesentlich widerstandsfähiger als das Enzym selber ist. Aber sogar der sezernierte Saft enthält kein Trypsin und ist auf Eiweiß vollkommen unwirksam, wenn er nicht durch ein im Darmsaft vorkommendes Enzym, die Enterokinase (PAWLOW), aktiviert wird. Die Bildung des Trypsins aus dem Zymogen setzt also die Gegenwart eines besonderen Enzyms voraus, und nach DELEZENNE, POPIELSKI, BAYLISS und STARLING gibt es überhaupt kein anderes Mittel, um diese Veränderung zu vollbringen. (Der nicht aktivierte Saft verdaut jedenfalls gekochtes Fibrin und Kasein, welche indes nur sehr langsam gelöst werden.)

Diesen Erfahrungen gegenüber stehen aber andere, nach welchen aus der Drüse ein kräftig wirksames Extrakt erhalten wird, z. B. wenn die Drüse vor der Extraktion 24 Stunden lang liegen bleibt. Nach HERMA würde es sich hier um eine Einwirkung von Bakterien auf das Zymogen handeln, denn bei Anwendung von antiseptischen Flüssigkeiten konnte keine Trypsinbildung beobachtet werden.

Nach SCHIEF und HERZEN soll auch die Milz auf die Trypsinbildung einen mächtigen Einfluß ausüben, indem Zusatz von Milzinfus oder Milzvenenblut ein an und für sich unwirksames Pankreasextrakt aktiviert. Dies würde nach HERZEN davon bedingt

sein, daß von der Milz aus durch eine Art innerer Sekretion eine Substanz dem Blute abgegeben würde, welche die Verwandlung des Zymogens in Trypsin bewirken sollte.

Bei künstlicher Verdauung wird die Trypsinwirkung durch 0.02—0.01 Proz. Salzsäure herabgesetzt und durch 0.1—0.3 Proz. Salzsäure ganz verhindert. Auch Zusatz von Na_2CO_3 übt auf das Trypsin eine schädliche Wirkung aus; schon wenn die Lösung nur 0.4 Proz. davon enthält, nimmt die verdauende Kraft in einer Stunde um 68 Proz. ab. Dagegen übt die Milchsäure in kleinen Mengen keine Hemmung aus, und in einer Mischung von 0.02 Proz. Milchsäure, 2 Proz. Kochsalz und Galle hat das Trypsin eine sehr kräftige Wirkung.

Die Spaltung der Eiweißstoffe, welche durch das Trypsin bewirkt wird, geschieht in derselben Weise, wie die durch das Pepsin hervorgerufene, nur mit dem Unterschied, daß die entfernteren Digestionsprodukte bei der Trypsindigestion in kürzerer Zeit als bei der Pepsinverdauung gebildet werden. Indes wird die hydrolytische Spaltung des Eiweißes weiter getrieben, wenn die peptische Verdauung der tryptischen vorangeht (GÜRBER).

Unter der Einwirkung des Trypsins werden nach SIEGFRIED zwei Peptone, $\text{C}_{10}\text{H}_{17}\text{N}_3\text{O}_5$, $\text{C}_{11}\text{H}_{19}\text{N}_3\text{O}_5$ (Molekulargewicht 259 bzw. 273) sowie nach FISCHER und ABDERHALDEN ein komplizierter, alle die Monoaminosäuren enthaltender Rest gebildet, welche der weiteren Aufspaltung durch das Trypsin hartnäckig widerstehen.

Das Trypsin löst auch den Leim, die elastische Substanz und strukturlose Membranen; ferner die leimgebende Substanz, wenn sie zuvor mit Säure behandelt oder auf 70°C . erwärmt wurde; usw. Beim Leim scheint die Spaltung verhältnismäßig wenig tiefgehend zu sein. BOKAI gibt an, daß das Trypsin keine Wirkung auf die Nukleine ausübe; dem gegenüber fand aber KUTSCHER bei Selbstverdauung des Pankreas Xanthin, Hypoxanthin und Guanin, d. h. gerade die Zerfallsprodukte der Nukleinsäuren. — Blutserum und Serumglobulin werden vom Trypsin allein nicht angegriffen, während alle beide unschwer vom Magensaft verdaut werden.

Das Pankreassekret bringt bei vielen Säugetieren (unsicher ob beim Menschen) auch die Milch zum Gerinnen, was nach VERNON von einem besonderen Enzym verursacht wird. Das hierbei entstehende Gerinnsel ist indes nicht wirkliches Parakasein, sondern unterscheidet sich in vielen Beziehungen von diesem und stellt wahrscheinlich ein Zwischenprodukt zwischen diesem und dem Kasein dar (Metakasein). Durch Labenzym wird es in wahres Parakasein umgewandelt (HALLIBURTON und BRODIE). Nach ROBERTS wäre das Metakasein das erste tryptische Verdauungsprodukt des Kaseins. — Auch eine Plasteinbildung findet unter dem Einfluß des Pankreassaftes statt.

c. Das lipolytische Enzym, das Steapsin.

Im Jahre 1846 bemerkte CL. BERNARD, daß beim Hunde das Fett so gleich nach dem Eintritt ins Duodenum digestive Veränderungen erlitt, während dies beim Kaninchen etwas weiter vom Pylorus stattfand. Die Ursache dieser Differenz fand er darin, daß sich beim Hund der Hauptausführungsgang des Pankreas zusammen mit dem Ductus choledochus ganz nahe dem Pylorus in den Darm eröffnet, während er beim Kaninchen etwa 30—35 cm unterhalb des Ductus choledochus einmündet.

Das Pankreassekret mußte also bei der Fettverdauung eine große Wirkung haben, und die fortgesetzten Versuche hierüber haben gezeigt, daß diese Wirkung in einer Spaltung der Fette in Glycerin und freie Fettsäuren liegt. Die Bedeutung dieser Spaltung werden wir beim Studium der Verdauung im Darne näher erörtern.

§ 5. Die Galle.

Die menschliche Galle ist, so wie sie aus der Leber fließt, eine schön rotgelbe oder gelbbraune oder grüne, alkalisch reagierende Flüssigkeit, die sobald sie einige Zeit mit der Luft in Berührung steht, eine grüne oder grünliche Farbe annimmt. Sie enthält eine nicht unbedeutende Menge Mucin, und die Menge der festen Bestandteile beträgt 1.5—4 Proz. oder mehr, worunter 0.7—0.8 Proz. Mineralstoffe.

Die täglich abgesonderte Menge der Galle beträgt nach Beobachtungen an Menschen mit Gallen fisteln 500—1100 ccm pro 24 Stunden.

Bei nüchternem Zustande fließt die Galle nicht in den Darm hinein, sondern sammelt sich in der Gallenblase, wo sie durch Resorption von Wasser und Beimengung von Blasenschleim konzentrierter wird, so daß ihr Gehalt an festen Bestandteilen bis auf 16—17 Proz. und höher steigen kann. Das spezifische Gewicht der Blasengalle ist 1.01—1.04.

Die wichtigsten Bestandteile der Galle sind, außer dem schon erwähnten Mucin, die gallensauren Salze und die Gallenfarbstoffe.

Die Gallensäuren kommen in der Galle nie frei, sondern als Alkalisalze vor. Sie sind Paarlinge von Glykokoll und Taurin (Aminoäthylsulfonsäure: $\text{NH}_2 \cdot \text{C}_2\text{H}_4 \cdot \text{SO}_2\text{OH}$) mit einer Cholalsäure. Bemerkenswert ist, daß die Galle eines und desselben Tieres immer die gleichen Cholalsäuren enthält. Die Glykocholsäure ($\text{C}_{26}\text{H}_{43}\text{NO}_6$) und die Taurocholsäure ($\text{C}_{26}\text{H}_{45}\text{NSO}_7$) kommen bei verschiedenen Gallen in wechselnden relativen Mengen vor, beim Menschen wenigstens ist die erstere immer in größerer Menge vorhanden. Außer der gewöhnlichen Cholalsäure, deren

Zusammensetzung der Formel $\text{C}_{20}\text{H}_{31}$ $\left\{ \begin{array}{l} \text{CHOH} \\ (\text{CH}_2\text{OH})_2 \\ \text{COOH} \end{array} \right.$ entspricht, sind in der

menschlichen Galle noch zwei andere Säuren nachgewiesen worden, nämlich die Choleinsäure ($\text{C}_{24}\text{H}_{40}\text{O}_4$) und die Fellinsäure ($\text{C}_{23}\text{H}_{40}\text{O}_4$). Aus den Gallensäuren hat man zahlreiche Derivate darstellen können.

Die Gallenfarbstoffe sind sehr zahlreich und werden durch verschiedene Einwirkungen in wieder andere Farbstoffe verwandelt. Unter physiologischen Verhältnissen kommen eigentlich nur zwei solche Farbstoffe in der Galle vor, nämlich das rotgelbe Bilirubin und das grüne Biliverdin. Ersteres, welches leicht zu rhombischen Tafeln krystallisiert, ist als die Muttersubstanz des Biliverdins und aller übrigen Gallenfarbstoffe zu betrachten.

Das Bilirubin hat die Formel $C_{10}H_{18}N_2O_3$ (MALY). Durch Oxydation wird dasselbe in das grüne Biliverdin $C_{10}H_{18}N_2O_4$ verwandelt, und umgekehrt kann letzteres durch Reduktion wieder in Bilirubin übergehen. Als Zwischenstufe zwischen diesen ist nach DASTRE und FLORESCO das grüne Biliprasin zu bezeichnen. — Von Wasserstoff in statu nascendi wird Bilirubin in Hydrobilirubin $C_{32}H_{40}N_4O_7$ übergeführt, welches bisweilen auch in der Menschengalle vorkommt. Da Bilirubin und Biliverdin in der Regel gleichzeitig in der Galle anwesend sind, hat die Galle eine zwischen rot und grün liegende Farbe, die, je nachdem der eine oder andere Farbstoff vorherrscht, mehr ins rötliche oder mehr ins grünliche zieht.

In der Galle finden sich noch Mucin, Cholesterin, Jecorin, Lecithin, Neutralfette und Seifen, Ätherschwefelsäuren, gepaarte Glukuronsäuren, Cholin, Glycerinphosphorsäure (die beiden letzteren wohl Zersetzungsprodukte des Lecithins), sowie verschiedene mineralische Bestandteile (außer dem Alkali, an welches die Gallensäuren gebunden sind, Chlornatrium und Chlorkalium, Calcium- und Magnesiumphosphat und Eisen; Sulfate kommen entweder gar nicht oder nur in sehr geringer Menge vor). Auch hat man bei einigen Tieren in der Galle ein diastatisches und ein fibrinverdauendes Enzym nachgewiesen; es ist indes nicht ganz sicher, daß dieselben in der Leber gebildet werden, denn sie könnten auch resorbierte und in der Galle wieder ausgeschiedene Enzyme darstellen.

Über die quantitative Zusammensetzung der menschlichen Galle gibt die folgende Zusammenstellung einiger Analysen Aufschluß.

	Blasengalle Proz.	Lebergalle Proz.
Wasser	82.3—89.8	96.5—98.8
Feste Stoffe	10.2—17.7	1.2—3.5
Mucin und Farbstoff	1.3—2.5	0.1—0.5
Gallensaure Alkalien	3.0—6.8	0.2—1.8
Taurocholat	0.9—1.9	0.05—0.3
Glykocholat	2.1—4.9	0.2—1.6
Fettsäuren aus Seifen	1.6—0.8	0.02—0.14
Cholesterin	0.3—0.4	0.05—0.16
Lecithin	1.2—0.4	0.005—0.13
Fett		0.01—0.10
Lösliche Salze	—	0.7—0.9
Unlösliche Salze	—	0.02—0.05

Bei der Verdauung hat die Galle, wie es scheint, ihre größte Bedeutung darin, daß sie, vermöge ihrer gallensauren Salze, freie Fettsäuren aufzulösen und die Löslichkeit der Seifen zu steigern vermag, worüber Näheres bei dem Studium der Resorption im Darne.

Da die Paarlinge der Cholalsäure, das Glykokoll und das Taurin, N-haltig sind, müssen sie aus Eiweiß entstehen. Über die Entstammung der Cholalsäure selbst weiß man nichts Sicheres.

Daß die Gallenfarbstoffe zum allergrößten Teil wenigstens in der Leber gebildet werden, geht daraus hervor, daß man bei Vögeln, an welchen die Leber extirpiert oder sämtliche Gefäße der Leber wie die Gallengänge gebunden wurden, keine Spur von Gallenfarbstoffen hat nachweisen können.

Die Gallenfarbstoffe werden allgemein als Derivate des Blutfarbstoffes, des Hämoglobins, aufgefaßt. Dafür sprechen unter anderem folgende Tatsachen. In Blutextravasaten hat man einen Farbstoff, Hämatoïdin, kennen ge-

lernt, der dem Bilirubin sehr nahe steht und vielleicht damit identisch ist. — Als erstes Oxydationsprodukt des Hämatins entsteht, wenn die Oxydation bei möglichst niedriger Temperatur stattfindet, die Hämatinsäure ($C_8H_9NO_4$), welche mit der Biliverdinsäure, einem Oxydationsprodukt des Bilirubins, identisch zu sein scheint (KÜSTER). — Wenn aufgelöstes Hämoglobin ins Blut hineingespritzt wird oder Substanzen, welche das Hämoglobin aus den Blutkörperchen auflösen, dem Körper einverleibt werden, so wird die Menge der in der Galle abgesonderten Farbstoffe wesentlich gesteigert, und man hat auch angegeben, daß die Zahl der Blutkörperchen in der Lebervene viel geringer als in der Pfortader sei, was beweisen sollte, daß Blutkörperchen in großer Menge in der Leber zugrunde gehen. Es ist jedoch hinsichtlich dieser Ergebnisse zu bemerken, daß die Operationen, welche zur Entnahme der Blutproben notwendig sind, die normale Zirkulation durch die Leber mehr oder weniger beeinträchtigen und daher eine bedeutende Fehlerquelle darstellen.

Da es sich nun ferner bei diesen und anderen Versuchen gezeigt hat, daß die Absonderung der Gallenfarbstoffe niemals derjenigen der Gallensäuren parallel geht, folgt endlich, daß diese beiden Hauptbestandteile der Galle nicht Spaltungsprodukte derselben Substanzen sein können.

§ 6. Der Darmsaft.

Der Darmsaft des Menschen ist eine dünne, helle, Leukocythen, Epithelien, Bakterien und Fettkrystalle enthaltende Flüssigkeit von stark alkalischer Reaktion, welche durch Zusatz von Säure aufbraust. Der nach Zentrifugieren von festen Bestandteilen befreite Saft enthält etwa 0.2 bis 0.5 Proz. Na_2CO_3 , 0.2—0.6 Proz. Cl und etwa 1.1 Proz. Trockenrückstand. Spezifisches Gewicht etwa 1.007 (HAMBURGER und HERMA).

Der Darmsaft übt auf Stärke nur eine verhältnismäßig geringe Wirkung aus. Er invertiert Rohrzucker, spaltet Maltose und, bei jungen Tieren wenigstens, den Milchzucker. Nach RÖHMANN und NAGANO ist die Einwirkung des sezernierten Hundedarmsaftes auf Rohrzucker und Malzzucker viel geringer als die der Dünndarmschleimhaut; es dürfte also die Spaltung dieser Zuckerarten wesentlich in der Schleimhaut selbst stattfinden, wenn nicht die alleinige Berührung mit der Schleimhautoberfläche zu diesem Zwecke schon genügen könnte. Ob eine Spaltung des Milchzuckers bei erwachsenen Tieren stattfindet, darüber läßt sich zur Zeit nichts Sicheres sagen.

Vom Darmsaft werden, wie es scheint, emulgierte Fette in einem nicht ganz unbeträchtlichen Umfange angegriffen.

An und für sich werden die nativen Eiweißkörper (mit Ausnahme des Kaseins und Fibrins) vom Darmsaft nicht verdaut. Dagegen spaltet das Extrakt aus der Dünndarmschleimhaut bei schwach alkalischer oder neutraler Reaktion Albumosen und Peptone in einfachere Verbindungen, NH_3 , Leucin, Tyrosin, Lysin, Arginin, Histidin usw. (COHNHEIM). Diese Spaltung wird durch Erwärmen der Lösung aufgehoben und ist daher als die Wirkung eines besonderen Enzyms, des Erepsins, aufzufassen. Auch der sezernierte Darmsaft (Hund, Mensch) übt denselben Einfluß, aber in geringerem Umfange aus. Daraus läßt sich vielleicht

schließen, daß die durch das Erepsin bewirkte Spaltung der ersten Verdauungsprodukte wesentlich in der Darmschleimhaut stattfindet.

Es ist nicht unmöglich, obgleich noch lange nicht erwiesen, daß die unter Einwirkung des Magensaftes und des Trypsins stattfindende, bis zur Bildung von kristallinen Endprodukten fortschreitende Zersetzung der Eiweißkörper gerade vom Vorhandensein eines besonderen erepsinartigen Enzyms in diesen Verdauungssäften bedingt wäre.

Die Nukleinsäuren werden durch das Trypsin an sich nicht zerlegt. Werden sie aber mit Erepsin behandelt, so spalten sie sich in Phosphorsäure und Purinbasen, was seinerseits für die Spezifität des Erepsins kräftig spricht (NAKAYAMA).

Im Darmsaft hat PAWLOW endlich ein Enzym, die Enterokinase, entdeckt, welche, wie schon erwähnt (S. 303), das im sezernierten Pankreassaft enthaltene Vorstadium des Trypsins in das aktive Enzym umwandelt. Daß dasselbe mit dem Erepsin nicht identisch ist, geht daraus hervor, daß (im menschlichen Darmsaft) letzteres schon bei Erwärmen auf 59° C. zerstört wird, während die Enterokinase erst bei 67° C. zugrunde geht.

Betreffend die im Duodenum befindlichen Brunnerschen Drüsen, die einen ganz anderen Bau als die Lieberkühnschen Drüsen haben, geben GACHET und PACHON, sowie GLAESSNER an, daß ihr Sekret eine ausgesprochene proteolytische Wirkung entfaltet.

Die Drüsen des Dickdarmes sondern kein Enzym, sondern nur Schleim ab.

Zweiter Abschnitt.

Die Absonderung der Verdauungssäfte.

§ 1. Allgemeine Übersicht.

Der Absonderungsprozeß bietet bei allen Verdauungsdrüsen eine in vielen wesentlichen Punkten sehr große Ähnlichkeit dar. Deswegen ist es angezeigt, erst die allgemeinen Züge des Sekretionsprozesses darzustellen, bevor wir die bei den einzelnen Drüsen erscheinenden Eigentümlichkeiten erörtern.

Im Jahre 1851 zeigte LUDWIG, daß die Durchtrennung der cerebralen Drüsennerven eine totale Aufhebung der Sekretion der Speicheldrüsen (Submaxillaris, Parotis) zur Folge hatte: stundenlang traten auch nicht die geringsten Spuren von Flüssigkeit in das Rohr, welches in den Ausführungsgang der betreffenden Drüse eingesetzt war. Sobald aber der cerebrale Drüsennerv gereizt wurde, quoll der Speichel aus dem Ausführungsgange hervor. Durch eine eingehende Untersuchung, über welche unten (§ 2) näher berichtet werden soll, wies LUDWIG noch nach, daß diese Sekretion

nicht ein Filtrat aus dem Blute darstellte, sondern von einer durch den Nerven hervorgerufenen spezifischen Tätigkeit der Drüsenzellen bedingt war.

Diese Erfahrungen standen mehrere Jahrzehnte hindurch ganz vereinzelt da. Allerdings hatte man einige Beobachtungen gesammelt, aus welchen mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit hervorzugehen schien, daß auch die Absonderung der Magendrüsen und des Pankreas von sekretorischen Nerven wesentlich beeinflußt war (HEIDENHAIN, RICHEL u. a.). Erst vor wenigen Jahren ist die Existenz solcher Nerven durch PAWLOW zu voller Evidenz nachgewiesen worden.

Indessen können wir zur Zeit noch nichts Bestimmtes darüber sagen, inwiefern die übrigen Verdauungsdrüsen, die Lieberkühnschen und die Brunnerschen Drüsen im Dünndarm und die Leber, in derselben Weise wie die schon genannten hinsichtlich ihrer Sekretion unter dem Einfluß von sekretorischen Nerven stehen, und man kann sich darüber verschiedene aprioristische Ansichten bilden, welche aber, angesichts unserer mangelhaften Kenntnis der hierher gehörigen Tatsachen, hier keine nähere Berücksichtigung beanspruchen können.

Es wäre von sehr großem Interesse, die anatomische Verbindung zwischen den sekretorischen Nerven und den zelligen Elementen der Drüsen genau zu kennen. Die vielfachen Bemühungen der Anatomen haben aber in dieser Hinsicht das erstrebte Ziel noch nicht vollständig erreicht; in der letzten Zeit gibt man indessen an, daß die Nerven die Membrana propria der Acini durchbohren und in besondere, den sezernierenden Zellen anliegende Endapparate auslaufen. Die letzteren haben entweder die Form maulbeerförmiger Klumpen, oder sie stellen verzweigte Ranken dar, welche mit feinen Knöpfchen besetzt sind.

Die Sekretion derjenigen Verdauungsdrüsen, welche nachweislich unter dem direkten Einfluß des zentralen Nervensystemes stehen, wird unter normalen Verhältnissen durch reflektorische Einwirkungen, welche in vielen Fällen wenigstens durch ganz bestimmte chemische Substanzen ausgelöst werden (PAWLOW) und die wir bei der detaillierten Darstellung des Sekretionsvorganges bei den verschiedenen Drüsen näher erörtern sollen, hervorgerufen. Diese reflektorischen Einwirkungen stehen in der Regel zu der Nahrungsaufnahme in einem sehr nahen Verhältnis, und im allgemeinen kann man sagen, daß im nüchternen Körper, wenn keine Eßlust vorhanden ist, Verdauungsflüssigkeiten nur in einem sehr geringen Grade abgesondert werden.

Von dieser Regel bildet jedoch die Galle eine Ausnahme; auch bei nüchternen Tieren, ja im Hunger wird sie gebildet und von der Leber abgegeben, was möglicherweise damit im Zusammenhange steht, daß die Galle nicht allein eine Verdauungsflüssigkeit darstellt, sondern auch verschiedene Produkte enthält, welche, so weit sich unsere jetzigen Kenntnisse erstrecken, bei der Verdauung keine Bedeutung haben, sondern als wirkliche Abfallsprodukte aufgefaßt werden müssen und ununterbrochen ausgeschieden werden, ganz wie es mit den im Harn und in der expirierten Luft enthaltenen Zersetzungsprodukten der Fall ist. Indessen tritt auch die Galle nur nach Nahrungsaufnahme in das Verdauungsrohr; während der Zwischenzeiten sammelt sie sich in der Gallenblase.

Im Jahre 1868 teilte HEIDENHAIN die wichtige Beobachtung mit, daß die Submaxillardrüse bei anhaltender lebhafter Tätigkeit anatomische Veränderungen erfährt, und konstatierte einige Jahre später, daß dasselbe auch bei der Parotis und den Fundusdrüsen des Magens der Fall ist. Die Untersuchungen in dieser Richtung wurden von mehreren anderen Autoren fortgesetzt, und durch diese Arbeiten ist es erwiesen, daß sich in der ruhenden Drüse eine in Form von kleinen Körnchen abgelagerte Substanz findet, welche während der Tätigkeit der Drüse in einem größeren oder geringeren Grade verschwindet. Diese Substanz muß daher als die Quelle der spezifischen Bestandteile der Drüsensekrete aufgefaßt werden.

Bei der Sekretion bilden die Drüsen Wärme. Die Temperatur des Lebervenenblutes fand CL. BERNARD (1856) konstant höher als die des Pfortaderblutes; zur Zeit der lebhaftesten Gallenabsonderung stieg die Differenz auf $0.7-0.9^{\circ}$ C. Im folgenden Jahre beobachteten LUDWIG und SPIESS, daß die Temperatur des Submaxillarisspeichels um mehr als 1° C. höher als diejenige des Blutes in der gleichseitigen Carotis sein kann. Ein Zeichen des starken Stoffwechsels bei der arbeitenden Drüse stellt auch die große Zunahme des Sauerstoffverbrauches und der Kohlensäurebildung dar; beide sind bei starker Tätigkeit der Submaxillarisdrüse etwa 3—4 mal größer als bei der Ruhe (BARCROFT).

Ich habe schon oben erwähnt, daß die Drüsen bei ihrer Tätigkeit auch elektrische Erscheinungen darbieten (vgl. S. 57).

Betreffs der Speicheldrüsen geben BAYLISS und BRADFORD an, daß beim Hunde die Reizung der cerebralen Absonderungsnerven eine starke elektrische Stromschwankung sowohl in der Submaxillaris als in der Parotis hervorrief, und zwar wurde dabei die Oberfläche der Drüse dem Hilus gegenüber negativ. Die Reizung des Sympathicus bewirkte an derselben Drüse eine entgegengesetzte Stromschwankung, indem jetzt die Oberfläche zum Hilus positiv wurde. Ferner zeigten sie, daß diese elektrischen Erscheinungen weder von den gleichzeitigen Veränderungen der Gefäßweite, noch von der Strömung des Sekretes durch die Drüsengänge bedingt ist. Auf Grund dieser und anderer Beobachtungen schließen die genannten Autoren, daß die Negativität der Oberfläche dem Hilus gegenüber wahrscheinlich von der Passage der Flüssigkeit durch die Wand der Acini oder durch die Veränderungen der zelligen Drüsenelemente, welche von der Reizung der sekretorischen Nerven ausgelöst werden und der Flüssigkeitsströmung vorangehen, hervorgerufen werden. Die durch Sympathicusreizung erzeugte Positivität der Oberfläche wäre der Ausdruck derjenigen Veränderungen in den Drüsenzellen, durch welche die organischen Bestandteile des Sekretes gebildet werden.

Der einsteigende Strom der Magenschleimhaut wurde von BOHLEN näher untersucht. Bei Reizung des Vagus unterhalb des Abganges der Herzäste fand er beim Kaninchen fast unmittelbar nach dem Beginn der Reizung eine geringe positive (gleichsinnige) Schwankung, die nach einigen Sekunden in eine negative umschlug. Diese Wirkung blieb nach Atropinisierung des Tieres aus. Wie dieser Einfluß der Vagusreizung im einzelnen erklärt werden soll, läßt BOHLEN vorläufig unentschieden; nimmt aber als wahrscheinlicher an, daß derselbe sich auf die eigentlichen Verdauungsdrüsen und nicht auf das Oberflächenepithel bezieht.

§ 2. Die Speicheldrüsen.

a. Die Absonderungsnerven.

Die Speicheldrüsen bekommen ihre Nerven in zwei verschiedenen Bahnen, nämlich teils in cerebralen, teils in sympathischen Bahnen. Die ersteren wurden, wie schon bemerkt, von LUDWIG nachgewiesen; die Entdeckung, daß auch der Sympathicus eine Speichelsekretion hervorrufen kann, verdanken wir ECKHARD.

Beim Hunde kommen die cerebralen Absonderungsnerven der Gl. submaxillaris und der Gl. sublingualis aus dem N. facialis, gehen durch die Chorda tympani zum Ramus lingualis trigemini und von diesem Nerven längs des Ausführungsganges zu der Drüse. Die cerebralen Absonderungsnerven der Parotis entstammen beim Hunde dem N. glossopharyngeus und erreichen den N. auriculo-temporalis durch den N. Jacobsonii, N. petrosus sup. min. und das Gangl. oticum.

Die sympathischen Absonderungsnerven verlaufen im Hals-sympathicus zum obersten Halsganglion und gehen von da, die Hilusgefäße begleitend, nach der Drüse.

Im peripheren Verlauf dieser Nerven sind Ganglienzellen eingeschaltet, und zwar für die sympathischen Fasern der Sublingualis und der Submaxillaris in dem obersten Halsganglion; die Ganglienzellen der cerebralen Absonderungsnerven für die Sublingualisdrüse finden sich als kleine Ganglia über die ganze Drüse verbreitet (zu diesen Ganglien gehört das Gangl. submaxillare); diejenigen der Absonderungsnerven für die Submaxillaris liegen zum größten Teil im Hilus der Drüse selbst (LANGLEY).

Bei Reizung geben die verschiedenen Absonderungsnerven ganz verschiedene Resultate, welche von der einen Tierart zur anderen Variationen darbieten. Hier wollen wir nur die Verhältnisse beim Hunde berücksichtigen.

Die Reizung der cerebralen Absonderungsnerven ruft fast augenblicklich eine reichliche Sekretion einer an festen Bestandteilen verhältnismäßig armen Flüssigkeit hervor, welche bei zweckmäßig unterhaltener Reizung stundenlang dauern kann.

Die durch den Sympathicus in der Submaxillaris hervorgerufene Sekretion erscheint nur spät, es treten einige Tropfen einer an festen Bestandteilen reichen Flüssigkeit aus dem Ausführungsgange hervor, dann stockt die Sekretion, um bei fortgesetzter Reizung wieder zu erscheinen. Die Parotis gibt bei Reizung des Sympathicus in der Regel gar keine Sekretion, wahrscheinlich weil das dickflüssige Sekret den Ausführungsgang verstopft (vgl. unten S. 312).

Da die Reizung der cerebralen Absonderungsnerven auch eine beträchtliche Erweiterung der Blutgefäße der Drüse und sogar eine bis 6mal vermehrte Blutzufuhr (vgl. S. 254) bewirkt, während die Sympathicusreizung eine Gefäßkontraktion und eine davon abhängige beträchtliche Abnahme der Blutzufuhr hervorruft, könnte man sich denken, daß die Ursache dieser Verschiedenheit der Sekretion gerade in der verschieden großen Blutzufuhr zu der Drüse liege. Dem ist aber nicht so. Denn wenn man die Arterien der Drüse verschließt und dann den cerebralen Absonderungsnerven reizt, so bekommt man allerdings nur eine verhältnismäßig geringe Menge Speichel, derselbe hat aber alle Eigenschaften des normalen cerebralen Speichels, und sein prozentiger Gehalt an festen Bestandteilen ist nicht größer als bei unbehinderter Zirkulation.

HEIDENHAIN hat, allerdings unter aller Reservation, versucht, die betreffenden Erscheinungen in folgender Weise zu erklären. Er stellt sich vor, daß jede Drüse

von zweierlei Absonderungsnerven versorgt sei: 1) Nerven, welche die Abgabe des Wassers und der Salze besorgen („sekretorische Nerven“), und 2) Nerven, die der Bildung der löslichen Sekretbestandteile und dem Zuwachs des Protoplasma vorstehen („trophische Nerven“). Diese Nerven kommen in den verschiedenen Drüsenerven in verschiedener Menge vor, und zwar derart, daß der cerebrale Absonderungsnerv beim Hunde verhältnismäßig arm an trophischen und reich an sekretorischen Fasern sei, während der sympathische Nerv umgekehrt nur wenige sekretorische, statt dessen aber viele trophische Nerven enthalte.

Es ist nicht zu leugnen, daß HEIDENHAIN zur Stütze dieser Auffassung mehrere Tatsachen beigebracht hat, unter welchen diejenige, daß die gleichzeitige Reizung des Sympathicus und des Glossopharyngeus beim Hunde den prozentigen Gehalt an festen Bestandteilen im Parotissekret beträchtlich steigert, von ganz besonders großer Bedeutung erscheint. Es ist aber nicht möglich, alle die bis jetzt bekannten Tatsachen über den Nerven einfluß auf die Speichelsekretion aus diesem Gesichtspunkte zu deuten. Wenn man z. B. die Drüse mit einer nicht allzugroßen Dosis Atropin vergiftet, so wird die Chordareizung ganz erfolglos zu einer Zeit, wo die Sympathicusreizung noch vollständig wirksam ist. Nun ist es sehr wahrscheinlich, daß das Atropin durch Lähmung der Endapparate des cerebralen Absonderungsnerven wirkt. Die hier erwähnte Tatsache lehrt also, daß dieses Gift in verschiedener Weise die Endapparate der beiden Nerven beeinflußt. Dann kann man doch nicht sagen, daß der Sympathicus und die Chorda aus Fasern derselben Art aber in verschiedener relativer Menge zusammengesetzt sind (LANGLEY).

In diesem Sinne sprechen auch die Erfahrungen GERHARDT'S über die morphologischen Veränderungen in der Submaxillaris nach Durchschneidung des Sympathicus oder der Chorda. Im ersten Falle bleibt das Zellprotoplasma unverändert, während der Zellkern, obgleich nicht in allen Zellen, schrumpft; nach Chorda-Durchschneidung bleibt der Kern normal, das Protoplasma erleidet aber in zahlreichen Zellen bedeutende Veränderungen und wird trübe, fein granuliert und undurchsichtig.

Eine weitere Schwierigkeit für die Theorie der Innervation der Speicheldrüsen bietet die von CL. BERNARD entdeckte sogen. paralytische Sekretion. Etwa 24 Stunden nach Durchschneidung des cerebralen Absonderungsnerven der Submaxillarisdrüse beginnt die Drüse zu sezernieren, anfangs langsam, später immer schneller, so daß nach einer Woche 1 Tropfen in etwa 20 Minuten aus dem Ausführungsgange hervortritt. Dabei ist es gleichgültig, ob der Sympathicus unversehrt ist oder nicht. Die Durchtrennung des Sympathicus ruft an und für sich keine paralytische Sekretion hervor. Im Laufe der Zeit nimmt die Größe der Drüse sowohl nach Sympathicus- als nach Chorda-Durchschneidung allmählich ab, die Drüse bekommt ein wachartiges Aussehen usw.

Von vornherein könnte man sich vorstellen, daß die Sekretion nur eine in den Kapillaren stattfindende Filtration aus dem Blute darstellt. Schon die chemische Beschaffenheit der Sekrete bereitet aber einer solchen Annahme große Schwierigkeiten, denn mehrere der Stoffe, die wir in denselben und in den Drüsen vorfinden, finden sich gar nicht im Blute und müssen sich also in den Drüsenzellen selbst bilden. Dies bezeugen übrigens auch die später zu besprechenden Erfahrungen in Bezug auf die bei der Sekretion in den Drüsen auftretenden morphologischen Veränderungen.

Hierzu kommt aber noch folgendes. Wenn man den Ausführungsgang der Submaxillarisdrüse mit einem Hg-Manometer verbindet und dann den cerebralen Absonderungsnerven reizt, so kann das Quecksilber in dem

Manometer innerhalb einer sehr kurzen Zeit, sogar nach 25 Sekunden, bis zu etwa 100 mm höher als das Quecksilber in einem mit der A. carotis verbundenen Manometer steigen.

Der in solcher Weise bestimmte Absonerungsdruck stellt aber noch nicht das Maximum der von den Drüsenzellen entwickelten Druckkräfte dar, denn bei dem hohen Druck, der unter diesen Umständen in den Drüsengängen waltet, tritt eine nicht unerhebliche Filtration von innen nach außen durch deren Wände hervor, wodurch das weitere Ansteigen des Quecksilbers natürlich verhindert wird.

Man könnte sich denken, daß die Blutgefäße der Drüse durch rhythmische Kontraktionen ihrer Wände den Blutdruck in die Höhe treiben könnten und solcher Art eine wirkliche Filtration ermöglichen. Dies ist aber nicht der Fall, denn der Blutdruck in den Drüsenvenen war bei einem Versuch von LUDWIG vor und während der Reizung der Drüsenerven ganz unverändert und stieg nach Erfahrungen von BINDER höchstens auf 37 mm Hg, was ja nicht der Fall sein könnte, wenn hier accessorische Druckkräfte ins Spiel kommen sollten.

Für die direkte Beteiligung der Drüsenzellen bei der Abgabe des Sekretes spricht ferner auch die Tatsache, daß die Drüse trotz der bei Chordareizung stattfindenden Gefäßerweiterung infolge der Sekretion an Größe abnimmt (BUNCH).

Endlich wird auch die letzte Möglichkeit, die Sekretion als einen Filtrationsvorgang aufzufassen, dadurch aufgehoben, daß bei verbluteten Tieren die Reizung der Absonerungserven eine Speichelabsonderung hervorruft, selbst wenn aus durchschnittenen größeren Arterien kein Tropfen Blut mehr hervordringt.

Bei der Nervenreizung werden nicht allein die in den Drüsenzellen während der Ruhe abgelagerten Bestandteile abgesondert, sondern zu gleicher Zeit die betreffenden Stoffe in vermehrter Menge neugebildet, wie dies am deutlichsten daraus hervorgeht, daß die N-Menge der sezernierenden Submaxillardrüse + des abgesonderten Speichels größer ist als die der ruhenden Drüse der anderen Körperhälfte (PAWLOW). Wenn man die Drüsenerven mit verschiedenen starken Reizen reizt, so steigt zu gleicher Zeit nicht allein die absolute Menge des Sekrets und die festen Bestandteile desselben, sondern es nimmt auch der prozentige Gehalt an letzteren mit steigender Sekretionsgeschwindigkeit zu. Diese Steigerung erstreckt sich immer auf die Aschebestandteile, auf die organischen Bestandteile des Sekretes dagegen nur dann, wenn nicht die Drüse infolge anhaltender Arbeit ermüdet worden ist. In diesem Falle kann der prozentige Gehalt an organischen Stoffen bei größerer Sekretionsgeschwindigkeit sogar abnehmen.

Die Folgerung, daß die Nervenreizung auch die Bildung der spezifischen Sekretbestandteile begünstigt, wird ferner dadurch gestützt, daß eine zwischen zwei schwache Reizungen eingeschobene stärkere Reizung den prozentigen Gehalt an organischen Bestandteilen bei der letzten schwachen Reizung erhöht.

Wir können also die durch die Nervenreizung in der Drüse hervorgerufenen Tätigkeitsäußerungen in folgender Weise kurz zusammenfassen. In den Drüsenzellen findet eine Veränderung statt, durch welche diese die bei der Sekretion erscheinenden Kräfte entfalten; zu

gleicher Zeit tritt auch eine gesteigerte Bildung der spezifischen Sekretbestandteile auf; wenn die Reizung eine längere Zeit dauert und die Drüse allmählich ermüdet, so ist die Abgabe von Sekretionsprodukten größer als die Neubildung von spezifischen Bestandteilen.

Unter normalen Verhältnissen wird die Speichelabsonderung durch eine reflektorische Einwirkung hauptsächlich von der Mundhöhle aus hervorgerufen. Dabei wird, wie PAWLOW an Hunden gezeigt hat, sowohl die Quantität als die Qualität des Speichels je nach der Beschaffenheit der in die Mundhöhle eingeführten Substanzen in außerordentlich zweckmäßiger Weise abgepaßt.

Die mechanische Reizung der Mundhöhlenschleimhaut scheint an und für sich nicht unbedingt eine Speichelsekretion hervorzurufen. Wenn man z. B. eine Handvoll kleiner Kieselsteine in das Maul des Hundes wirft, so wird der Hund sie bewegen, in der Mundhöhle hin und her schieben, es tritt aber keine Speichelabsonderung auf, oder kommen höchstens ein bis zwei Tropfen heraus. Wenn dagegen Sand in das Maul geschüttet wird, so wird der Speichel in reichlicher Menge sezerniert. Im letzteren Falle fließt der Speichel offenbar darum, weil Sand nicht anders als durch einen Strom von Flüssigkeit wegzubringen ist.

Bei Zufuhr von Wasser oder Schnee tritt wiederum kein Speichelfluß ein, wohl aber bei Säuren, Salzen, bitteren und ätzenden Substanzen, welche verdünnt oder aus der Mundhöhle fortgeschwemmt werden sollen.

In allen diesen Fällen ist der Speichel dünnflüssig, wässerig und enthält nur Spuren von Mucin. Dagegen wird nach allen eßbaren Substanzen ein zäher, schleimreicher Speichel abgesondert, der hier tatsächlich notwendig ist, um das Verschlucken des Bissens zu erleichtern. Außerdem steht die Menge des Speichels bei Nahrungszufuhr in enger Beziehung zur Trockenheit des Futters: je trockener dasselbe, um so mehr Speichel.

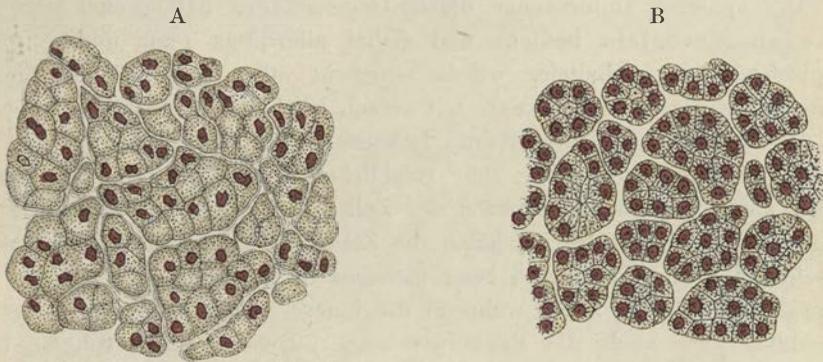
Um Speichelabsonderung hervorzurufen, ist es indes nicht nötig, die Reizmittel tatsächlich in die Mundhöhle zu bringen. Vielmehr genügt hierzu sowohl Anblick als Geruch derselben, ja, wie es Erfahrungen am Menschen zeigen, sogar die alleinige Vorstellung. In Bezug auf Qualität und Quantität des Speichels treten hierbei genau dieselben Verschiedenheiten wie bei Einführung der betreffenden Substanzen in die Mundhöhle zum Vorschein, woraus sich schließen läßt, daß bei der Speichelsekretion ein nicht gering zu schätzender psychischer Einfluß sich geltend macht, obgleich dieselbe nicht durch direkte Einwirkung des Willens hervorgerufen werden kann.

Die Zentren der Speichelnerven liegen im Kopfmark. Nach Durchschneidung des Gehirns im Pons Varolii wird noch eine reflektorische Absonderung von Speichel erhalten. Ebenso erfolgt nach Einstich ins Kopfmark Speichelsekretion. Einseitige Verletzung am Boden der 4. Hirnkammer, etwas hinter dem Ursprung des Trigemini, bedingt Sekretion bei den beiden Submaxillardrüsen und der gleichseitigen Parotis. Hierbei treten sowohl die cerebralen als die sympathischen Absonderungsnerven in Tätigkeit. Es ist nicht unmöglich, daß die Speicheldrüsen jeder Körperhälfte ihre eigenen Zentren haben, welche durch Kommissuren untereinander verbunden sind (BECK).

Auch bei künstlicher Reizung der Großhirnrinde (etwa der motorischen Zone entsprechend) können die Speicheldrüsen in Tätigkeit versetzt werden. Es ist sehr wahrscheinlich, daß der oben erwähnte psychische Einfluß auf die Speichelsekretion wesentlich von diesem Rindenfeld abhängt.

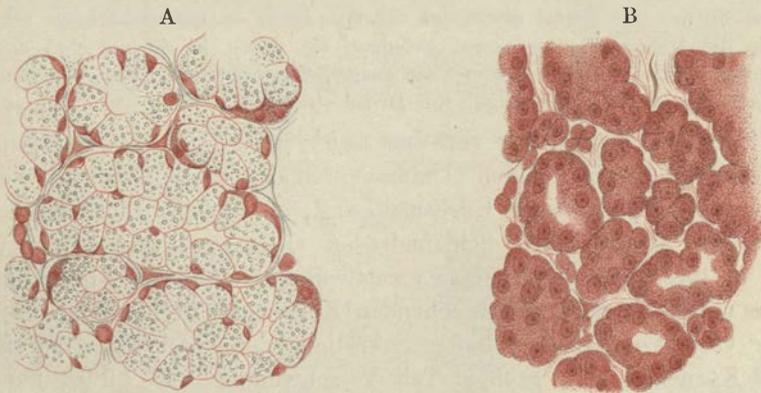
b. Die bei der Sekretion auftretenden morphologischen Veränderungen.

An Alkoholkarminpräparaten zeigen nach HEIDENHAIN die Zellen der Eiweißdrüsen (Fig. 96) im Ruhezustande in einer hellen, ungefärbten Grundlage eine



Figur 96. Parotis des Kaninchens, Alkoholkarminpräparat, nach Heidenhain. A, die Drüse im Ruhezustande. B, die Drüse nach Reizung des Hals-sympathicus.

spärlich feinkörnige Substanz und einen kleinen, unregelmäßig zackigen, rot gefärbten Kern ohne deutliches Kernkörperchen. Nach Reizung, wenn einige Kubikzentimeter eiweißreichen Sekretes entleert worden sind, haben sich alle Teile der Zelle verändert:



Figur 97. Orbitaldrüse des Hundes, Alkoholkarminpräparat, nach Lavdovsky. A, Ruhe. B, stärkster Grad der Veränderung bei der Tätigkeit.

ihre Größe hat mehr oder weniger abgenommen; der Kern ist nicht mehr zackig, sondern rund und zeigt scharf hervortretende Kernkörperchen; die Menge der hellen Grundsubstanz hat ab-, die der körnigen Substanz dagegen mehr oder weniger zugenommen, am meisten in der Umgebung des Kernes; deshalb ist die Zelle im ganzen trüber geworden.

Bei den Schleimdrüsen (Fig. 97) sind in ähnlichen Präparaten die ruhenden Zellen groß, hell, zeigen abgeplattete, wandständige Kerne, umgeben von einer geringen

Menge Protoplasma, von welcher aus sich äußerst feine Fädchen durch das Innere der Zelle in großmaschigem Netze fortsetzen. Der bei weitem größte Teil der Zelle wird von einer hellen Substanz eingenommen, welche die Maschen des Protoplasmanetzes anfüllt und das Absonderungsmaterial darstellt. Nach mäßiger Tätigkeit werden die Zellen rund, zeigen deutliche Kernkörperchen und rücken mehr nach der Mitte der Zellen hin. Die letzteren beginnen sich zu verkleinern, indem die helle Substanz allmählich aus den Zellen verschwindet, und sich gleichzeitig durch Vermehrung des Protoplasmas zu trüben, Veränderungen, welche mit der Dauer der Zeit immer weiter fortschreiten.

Die späteren Untersucher dieses Gegenstandes haben sich wesentlich frischen Materials bedient und dabei allerdings ganz andere mikroskopische Bilder erhalten, welche aber in allem wesentlichen dieselbe Deutung als die von HEIDENHAIN mit seinen Methoden erzielten erlauben.

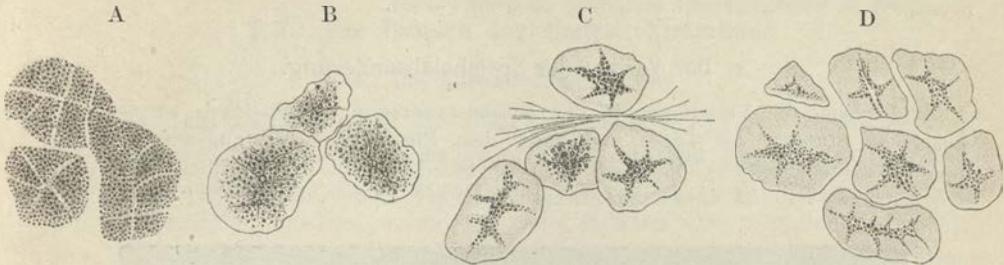
Bei den Eiweißdrüsen fand LANGLEY (Fig. 98), daß in der ruhenden Drüse die Zellen von einer sehr reichlichen Menge kleiner Körnchen angefüllt sind, welche die Grenzen der Zellen verdecken. Wenn die Drüse einige Zeit sezerniert hat, nehmen die Zellen an Größe ab, die Körnchen verschwinden allmählich, und zwar meistens in der äußeren, der Membrana propria zugewandten Zone, während die innere, den Drüsenhöhlräumen zugewandte Zone noch die Körnchen zeigt. Diese Veränderungen treten konstant hervor, gleichviel wie die Drüse zur Absonderung gebracht wird: bei der natürlichen Sekretion, nach Pilokarpininjektion oder durch Nervenreizung.

Nach E. MÜLLER handelt es sich hierbei um einen Übergang der stark lichtbrechenden Körnchen in schwächer lichtbrechende, welche letztere als kleine kugelförmige Tröpfchen, Sekretvakuolen, in das Sekret übergehen (Fig. 99). Bei starker Sekretion würden die zuerst erwähnten Körner direkt in Sekretvakuolen übergehen. Wenn sie die Drüsenzelle verlassen, gelangen sie zuerst in die zwischen den Zellen verlaufenden Sekretkapillaren, wo sie aufgelöst werden, und von woher das Sekret weiter nach den Ausführungsgängen der Drüse strömt.

Bei frischen Präparaten von den Schleimdrüsen begegnen wir ganz entsprechenden Erscheinungen. Untersucht man eine Zungendrüse von *Rana esculenta* in 0.6 prozentiger Kochsalzlösung, so findet man (BIEDERMANN) in den gehörig ausgedehnten Schleimdrüsen (Fig. 100) fast immer Zellen, welche in ihrem dem Drüsenlumen zugewandten vorderen Abschnitt reichlich von dunklen, stark lichtbrechenden Körnchen durchsetzt sind. Wenn dasselbe Objekt während lebhafter Sekretion beobachtet wird, so sind die dunklen Körnchen zum größten Teil verschwunden und bilden nur einen schmalen Saum am Innenrande der Zellen, welche zum Teil helle, vakuolenähnliche Tropfen enthalten.

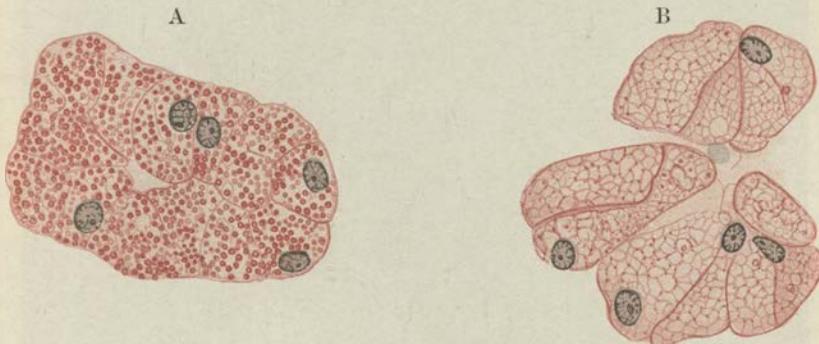
Aus diesen Beobachtungen geht also hervor, daß sich sowohl in den Eiweiß-, als in den Schleimdrüsen bei Ruhe eine Substanz bildet, welche in den Alkoholkarminpräparaten gelöst oder gequollen ist und in der frischen Drüse in Form von kleinen Körnchen erscheint; diese Substanz wird während der Sekretion von den Drüsenzellen an das Sekret abgegeben, und infolgedessen nimmt

die Zelle, besonders nach einer reichlichen Sekretion, an Größe ab; jetzt ist die Hauptmasse der Zelle in frischem Zustande hell, wird aber in Alkoholkarminpräparaten gefüllt.



Figur 98. Parotis des Kaninchens in frischem Zustande, nach Langley. A, Ruhe. B, nach einer geringen Menge Pilocarpin. C, Reizung des Halssympathicus. D, ebenso, stärkere Wirkung.

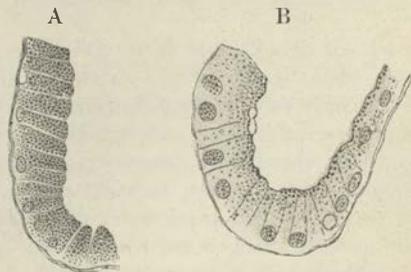
Sind die spezifischen Sekretbestandteile Derivate des lebendigen Protoplasmas, oder sind sie als Produkte von dessen Tätigkeit aufzu-



Figur 99. Parotisdrüse der Katze, Sublimatfixierung, nach E. Müller. A, nach 24stündigem Hungern. B, während der Tätigkeit.

fassen? Diese Frage kann zur Zeit nicht bestimmt beantwortet werden. HEIDENHAIN stellt sich vor, daß bei den Schleimdrüsen wenigstens die Zellen als ein Ganzes in das Sekret übergehen und daß die sogen. Halbmonde von GIANUZZI Ersatzzellen für die zugrunde gehenden Schleimzellen wären. Gegen diese Annahme spricht aber die Tatsache, daß bei den sezernierenden Drüsen Kernteilungen außerordentlich selten sind. Daß bei einer sehr lebhaften Sekretion gelegentlich Zellen absterben und durch Teilung erneut werden können, hat mit dem Prozeß der Sekretion an und für sich nichts zu tun. Und was speziell die „Halbmonde“ betrifft, so scheinen sie nach neueren Erfahrungen (STÖHR, NOLL) ganz einfach sekretleere Schleimzellen darzustellen.

Anderer Forscher, ALTMANN an der Spitze, fassen die Körnchen als morphologische Derivate geformter Grundelemente auf. Ihre Vitalität wäre durch die Art ihrer Abstammung, ihres Wachstums und ihrer Umsetzung bewiesen.

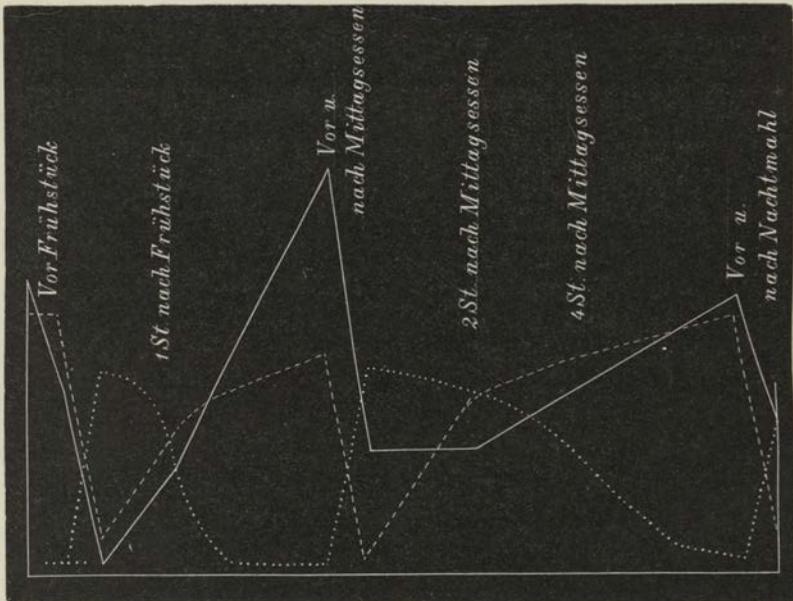


Figur 100. Teile einer Zungendrüse der *Rana esculenta* in frischem Zustande, nach Biedermann. A, Ruhe. B, nach dreistündiger Reizung des N. glossopharyngeus.

Es könnte aber auch der Fall sein, daß die in der ruhenden Drüse befindlichen Körnchen ebensogut Produkte der stoffbildenden Tätigkeit des Protoplasmas darstellen und daß also bei ihrer Bildung keine Zerstörung der lebendigen Substanz stattfinden sollte. Das vorliegende Beobachtungsmaterial genügt aber noch lange nicht, um diese prinzipiell so wichtige Frage endgültig zu beantworten.

c. Der Verlauf der Speichelabsonderung.

Betreffend die Variationen in der Zusammensetzung des Speichels zu den verschiedenen Stunden des Tages und unter dem Einfluß der Nahrungsaufnahme hat HOFBAUER unter anderem folgendes ermittelt. Sammelt man den Speichel sofort nach dem Aufstehen, so ist dessen diastatische Kraft größer als bei dem bald darauf,



Figur 101. Schematische Darstellung der Variationen einiger Bestandteile des Speichels während der verschiedenen Stunden des Tages, nach Hofbauer. ——— diastatische Kraft; - - - - - Gehalt an geformten Bestandteilen; Gehalt an Mucin.

noch vor dem Frühstück, sezernierten. Von da ab steigt die Wirksamkeit bis zu Mittag, sinkt dann wieder herab, um endlich gegen den Abend allmählich anzusteigen.

Nach der Aufnahme von Nahrung sinkt die Verdauungskraft im allgemeinen herab, und zwar schließt sich dieses Sinken stets prompt an die Nahrungsaufnahme, unabhängig von der chemischen Zusammensetzung der Kost. Dagegen ist das Sinken der Verdauungskraft von der Quantität und der Konsistenz der genossenen Nahrung abhängig: je reichlicher und konsistenter die Mahlzeit ist, um so mehr nimmt die Verdauungskraft des nachher abgegebenen Speichels ab — was wohl als die Folge der starken Anstrengung der Speicheldrüsen aufzufassen ist.

Der Gehalt an geformten Bestandteilen ist vor dem Essen beträchtlich größer als nach dem Essen. Dies findet seine Erklärung wesentlich darin, daß die abstreifbaren Epithelien der Mundhöhle durch die genossene Nahrung so zu sagen abgefegt werden.

Endlich enthält der Speichel nach einer Mahlzeit erheblich mehr Mucin als vor dem Essen, und ist am Morgen vor dem Frühstück sehr arm daran. Der Mucingehalt des

Speichels steht also in umgekehrtem Verhältnis zu den oben erwähnten Schwankungen der diastatischen Kraft und des Gehaltes an geformten Bestandteilen (vgl. Fig. 101, welche die besprochenen Erscheinungen schematisch darstellt).

§ 3. Die Drüsen der Magenschleimhaut.

a. Die Absonderungsnerven.

Die Erfahrungen über die Magensaftsekretion gingen größtenteils in der Richtung, daß diese kaum unter dem direkten Einfluß des zentralen Nervensystems stand. Allerdings besaß man einige Beobachtungen, welche einen derartigen Einfluß andeuteten, sie standen aber ziemlich vereinzelt, und zahlreiche andere Beobachtungen ergaben dem Anscheine nach ganz unzweifelhaft, daß die von außen an den Magen herantretenden Nerven keinen nachweisbaren Einfluß direkter Art auf die Absonderung besaßen.

Im Jahre 1889 wiesen PAWLOW und SCHUMOW-SIMANOWSKY indessen nach, daß der Vagus sekretorische Fasern für die Drüsen der Magenschleimhaut enthält.

RICHEP hatte an einem Menschen, der an einer impermeablen Oesophagusstriktur litt und dem daher eine Magenfistel angelegt worden war, gefunden, daß Magensaft aus der Fistel hervorquoll, sobald dem Patienten stark schmeckende Speisen zum Kauen gegeben wurden. Es lag sehr nahe, diese Absonderung als eine reflektorische aufzufassen.

Die eben genannten Autoren wollten diese Schlußfolgerung experimentell prüfen und machten daher an Hunden nebst der gewöhnlichen Magenfistel auch eine Oesophagusfistel (vgl. S. 295). Wenn nun das Tier zu fressen bekam und einen Bissen schluckte, so trat er durch die Öffnung der Speiseröhre wieder aus und konnte natürlich nicht in den Magen gelangen (Scheinfütterung). Dessenungeachtet kam jetzt nach einer Latenzdauer von 5—6 Minuten eine reichliche Sekretion von Magensaft zum Vorschein. Dadurch war bewiesen, daß die Magensaftsekretion in der Tat reflektorisch hervorgerufen werden kann.

Die hierbei beteiligten zentrifugalen Nerven sind die Vagi. Wenn diese durchschnitten werden, so verschwindet der Reflex spurlos. Wenn sie gereizt werden, so beginnt aus der Fistel eine klare Flüssigkeit zu rinnen, welche allerdings eine im Vergleich zum normalen Magensaft verminderte Azidität zeigt, aber die Eiweißkörper verdaut. — Im Vagus scheinen außerdem hemmende Nerven für die Drüsen der Magenschleimhaut vorzukommen.

Indessen ist die Sekretion der Magenschleimhaut nicht allein von dem Vagus abhängig. Finden sich ja in der physiologischen Litteratur ganz zuverlässige Angaben, die da zeigen, daß die Magensaftsekretion nach Durchtrennung der Vagi nicht aufgehoben wird, sondern im Gegenteil in genügendem Umfange stattfindet. Es zeigt sich außerdem, daß vagotomierte Tiere, obgleich der Reflex von der Mundhöhle aus gänzlich aufgehoben ist, dennoch das in den Magen geführte Futter gut verdauen; in ihrem Harn können keine Produkte einer vermehrten Fäulnis im Darmkanal nachgewiesen werden; im Magen dieser Tiere wird ein wirklicher Magensaft sezerniert, welcher etwa ebensoviel Salzsäure, aber erheblich weniger Pepsin als der normale Magensaft enthält.

Es gibt also zwei Modi für die Magensaftsekretion, nämlich 1) unter dem Einfluß der sekretorischen Nerven, welche im Vagus verlaufen, und 2) unter Einfluß anderer Einwirkungen.

1. Die unter dem Einfluß des Vagus stattfindende Sekretion. An und für sich können weder die Reizung der Geschmacksnerven, noch die Kau- oder Schluckbewegungen eine reflektorische Magensaftabsonderung hervorrufen. Nur wenn das Tier Freßlust zeigt, erzielt man die Absonderung. Es muß also die Vorstellung des Schmackhaften hierbei eine besondere Bedeutung haben, und daß dies der Fall ist, wird durch die Erfahrung einigermaßen bestätigt, daß eine Magensaftsekretion eintritt, wenn man einem Hunde ein Stück Fleisch vorhält, ohne es ihm zu geben¹⁾. Diese Sekretion ist zuweilen sehr reichlich; ist dies nicht der Fall, so wird sie beträchtlich gesteigert, wenn das Tier wirklich zu fressen bekommt. Aus diesen und anderen ähnlichen Tatsachen scheint also hervorzugehen, daß die Reizung der zentripetalen Nerven der Mundhöhle und des Schlundes an und für sich keine Magensaftsekretion bewirkt, aber dann, wenn das Tier Freßlust hat, die dabei sonst auftretende Sekretion beträchtlich in die Höhe treibt, sowie auch die Azidität und die Verdauungskraft des Sekrets steigert. Wie bei der Speichelsekretion ist also auch hier ein psychischer Einfluß von maßgebender Bedeutung.

Wenn durch eine 5 Minuten lang dauernde Scheinfütterung eine Magensaftsekretion einmal eingeleitet wird, so dauert sie 2—3 Stunden und noch länger. Diese langdauernde Sekretion ist natürlich für die Verdauung im Magen von sehr großer Bedeutung, denn dank derselben wird ohne jeden direkten Einfluß der Speisen auf die Magenschleimhaut der zur Einleitung der Verdauung notwendige Magensaft sezerniert. Daß diese Sekretion zentralen Ursprungs ist, folgt daraus, daß sie fast unmittelbar aufhört, wenn die Vagi durchschnitten werden.

Auch beim Menschen besitzen wir Erfahrungen, welche die jetzt besprochenen im großen und ganzen vollständig bestätigen. An einem 5jährigen Knaben mit Magenfistel und undurchdringlicher Oesophagusstriktur fand nämlich HORNBERG, daß das Kauen von wohlschmeckenden Nahrungsmitteln nach einer Latenzdauer von durchschnittlich 7 Minuten den Anstoß zu einer etwa 40 Minuten und länger dauernden Sekretion gab, während das Kauen von übel-schmeckender Nahrung, von chemisch reizenden (Zitrone) oder indifferenten Stoffen (Knallgummi) ohne Einfluß auf die Magensaftabsonderung war. Erwähnenswert ist auch, daß die Sekretion ausblieb, wenn der Knabe eine ihm wohlschmeckende Nahrung nicht sofort essen durfte und daher zu weinen begann, sowie daß er jedesmal, wenn er durch die Magenfistel gespeist wurde, aus freien Stücken nach etwas Eßbarem verlangte, um darauf zu kauen. Dagegen vermochte der Anblick von Speisen bei ihm keine Absonderung von Magensaft hervorzurufen.

2. Die unabhängig vom Vagus erscheinende Sekretion. Sogar bei sehr energischer mechanischer Reizung der Magenschleimhaut tritt gar keine Sekretion von Magensaft auf, und nur ein alkalischer Schleim fließt aus der Fistel (PAVLOW). Die nach Ausschaltung der Vagi noch stattfindende Sekretion muß daher die Folge irgend einer chemischen Reizung darstellen. Um diese Frage näher zu untersuchen und zu gleicher Zeit die Zumischung von fremden Stoffen auszuschließen, hat HEIDENHAIN durch eine chirurgische Operation den Fundusteil vom übrigen Teil des Magens isoliert und also eine isolierte Fundusfistel hergestellt. Bei dieser Operation wurden die Äste des Vagus, welche den sekretorischen Reflex vermitteln, durchschnitten. Jedoch erschien im Blindsack eine Sekretion, wenn das Tier

¹⁾ Es ist möglich, daß die bei nüchternen Menschen und Tieren nicht selten beobachtete Magensaftsekretion ihre Erscheinung einer ähnlichen psychischen Vorstellung verdankt.

zu fressen bekam. Diese begann etwa 15—30 Minuten nach dem Fressen und dauerte mehr oder weniger lange, je nach der Quantität und Qualität des eingeführten Futters, und zwar nach einer mittelstarken Mahlzeit 13—14 Stunden, nach einer sehr starken Mahlzeit 16—20 Stunden. Wurde dem Hunde dagegen sehr schwer verdauliche Kost gereicht, z. B. grob zerkleinertes *Lig. nuchae*, so trat in dem Blindsacke gar keine Absonderung ein, wurde aber hervorgerufen, wenn das Tier nachträglich zu saufen bekam. Und auch dann dauerte die Sekretion nur kurze Zeit, $1\frac{1}{2}$ bis höchstens 4 Stunden.

Nähere Untersuchungen über die hierbei wirkenden Substanzen haben PAWLOW und CHIGIN an Hunden, bei welchen der Blindsack ohne Durchtrennung der Vagusäste hergestellt wurde, ausgeführt. Dabei wurden die zu prüfenden Stoffe durch eine im Hauptteil des Magens angelegte Fistel ohne Wissen des Tieres dorthin direkt gebracht. Wasser, 0.1—0.5 Proz. HCl-Lösungen usw. übten in Mengen von 100—150 ccm nur einen sehr geringen Einfluß auf die Sekretion des isolierten Blindsackes aus. In Mengen von 500 ccm riefen Wasser, 10prozentige Rohrzucker- oder Stärkelösung sowie Hühner-eiweiß eine etwas stärkere Sekretion hervor. Diese fing in der Mehrzahl der Fälle nach 13—29 Minuten an und dauerte etwa 60—135 Minuten. Da nun destilliertes Wasser eine eben so starke Sekretion als die erwähnten Lösungen hervorrief, liegt die Annahme nahe, daß diese gerade durch das Wasser ihre Wirkung ausüben. Schwache Sodalösungen setzten die safttreibende Wirkung des Wassers herab. Auch die Fette übten einen hemmenden Einfluß aus.

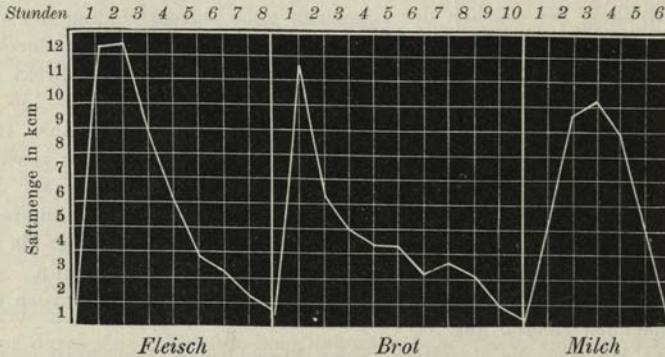
Ganz anders lauteten die Resultate, wenn Fleischbrühe, Fleischsaft und Fleisch-extrakt oder Milch oder eine Lösung von Gelatine in Wasser mit Umgehung der Mundhöhle direkt in den Magen eingeführt wurden. Dann fing nach durchschnittlich 13 Minuten eine reichliche Sekretion an, welche etwa 3 Stunden lang dauerte.

Weder Hühner-eiweiß noch Albumosen oder Brot hatten eine derartige Wirkung. Es scheint also, daß gewisse im Fleisch enthaltene Extraktivstoffe (zu welchen aber Kreatin oder Kreatinin nicht gehören) wie auch gewisse Bestandteile der Milch usw. spezifische Reizmittel für den Magen darstellen. Ja, noch mehr. Es gibt Erfahrungen, die da zeigen, daß, wenn die Sekretion einmal durch diese Stoffe eingeleitet ist, dieselbe jetzt noch erheblich gesteigert wird, wenn z. B. das an und für sich so wenig aktive Hühner-eiweiß in den Magen gebracht wird. Desgleichen kann die Stärke, wenn sie mit Fleisch eingeführt wird, die Sekretion wesentlich in die Höhe treiben.

Aus diesen Beobachtungen können wir uns also vorläufig die folgende Vorstellung von den Sekretionsbedingungen des Magens bilden. Die Magensaftsekretion wird durch einen komplizierten reflektorischen Vorgang eingeleitet, der beim Anblick des Futters und seiner Passage durch die Mundhöhle und den Schlund ausgelöst und durch den Vagus vermittelt wird. An und für sich dauert diese Absonderung ziemlich lange; sie wird in die Höhe getrieben durch die Reizung, welche das genossene Wasser sowie vor allem gewisse in der Nahrung enthaltene Extraktivstoffe usw. (vgl. oben) auf die Schleimhaut ausüben.

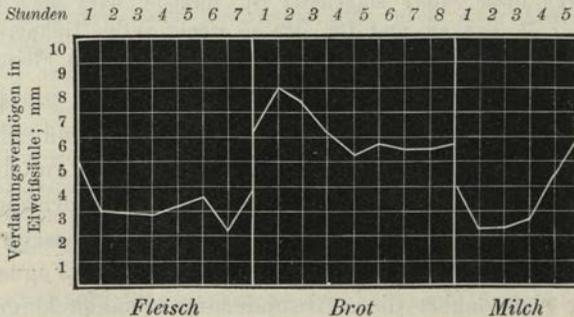
Wie sich die Tätigkeit der Magenschleimhaut unter der Einwirkung des Vagusreflexes und der durch das Futter bewirkten Reizung der Drüsen nach den augenblicklich stattfindenden Anforderungen anpaßt, geht aus CHIGIN'S Erfahrungen über den Sekretionsverlauf im Blindsacke mit beibehaltenen Vagi sehr instruktiv hervor. Bei allen bis jetzt geprüften Nahrungsmitteln trat die Sekretion etwa zu derselben Zeit auf. Sie erreichte ihr Maximum während der ersten oder der zweiten Stunde; nur bei der Milch erschien das Maximum während der dritten Stunde. Nach einmal erreichtem Maximum sank die Sekretion wieder herab, wurde allmählich immer geringer

und hörte endlich auf. Die absolute Menge des Magensaftes war bei einem und demselben Nahrungsmittel um so größer, je größer die in den Magen hineingeführte Menge desselben war. Bei gleichen Mengen (200 g) von Fleisch und Brot war die Menge des abgesonderten Magensaftes verschieden, und zwar beim Fleisch größer als beim Brot und bei diesem größer als bei 600 g Milch (s. Fig. 102). Auch der stündliche Verlauf des Verdauungsvermögens zeigt bei den genannten Nahrungsmitteln charakteristische Variationen (vgl. Fig. 103, wo das Verdauungsvermögen in mm Eiweiß-



Figur 102. Stündlicher Verlauf der Sekretion des Magensaftes beim Hunde nach Fütterung mit Fleisch, Brot oder Milch, nach Pawlow.

säule [vgl. S. 291] angegeben ist). Bei Fütterung von Fleisch, Milch und Brot mit gleichem N-Gehalt (etwa 3.4 g) erschienen im isolierten Blindsack bezw. 27, 34 und 42 cm Saft, mit einem Verdauungsvermögen von bezw. 4.0, 3.1 und 6.16 mm Eiweißsäule. Da das Verdauungsvermögen der Quadratwurzel der Pepsinmenge proportional ist, so verhielten sich die relativen Enzymmengen bei den vorliegenden Versuchen, wie bezw. 430, 340 und 1600.



Figur 103. Stündlicher Verlauf des Verdauungsvermögens des Magensaftes nach Fütterung mit Fleisch, Brot oder Milch, nach Pawlow.

Betreffend die nervösen Zentren des durch den Vagus vermittelten Reflexes ist es wahrscheinlich, daß sie mit dem Vagus Kern zusammenfallen. Die psychische Einwirkung auf die Sekretion wird durch das Großhirn ausgeübt. Beim Hunde erzielt man nach BECHTEREW eine Sekretion von Magensaft und Magenschleim bei Reizung eines Feldes lateral vom vorderen Abschnitt des Gyrus sigmoideus, ganz am vorderen Ende der III. Urwindung. Nach einer Reizung von 4 bis 5 Minuten dauert die Sekretion 30—50 Minuten lang und zeigt also eine unverkennbare Ähnlichkeit mit der durch Scheinfütterung bewirkten. Nach Exstirpation dieses Barkfeldes erschien beim Vorhalten von Futter keine Sekretion mehr.

Der Mechanismus der bei direkter Einführung von Futter in den Magen ohne Beteiligung des Vagus stattfindenden Sekretion ist viel schwieriger zu deuten. Dieselbe könnte entweder von irgendwelchem reflektorischen Vorgang, oder auch durch die direkt erregenden Wirkungen resorbierter Substanzen auf die Magendrüsen selbst hervorgerufen werden.

Gegen die letztere Möglichkeit spricht die Tatsache, daß magensafttreibende Stoffe wie Bouillon, wenn sie in das Rectum oder sogar in die Venen eingespritzt werden, gar keine oder eine äußerst geringe Sekretion hervorrufen. Da andererseits derartige Stoffe auch dann noch eine Sekretion bewirken, wenn der Magen gänzlich vom zentralen Nervensystem sowie vom Ganglion coeliacum isoliert ist, so würde man zu der Annahme eines in der Magenwand selber befindlichen Nervenzentrums gezwungen sein (POPIELSKI). Die Frage ist indes noch lange nicht als erledigt zu betrachten, denn auch die letztere Hypothese bietet mehrere Schwierigkeiten dar, welche indes hier nicht erörtert werden können.

b. Die Drüsen der Magenschleimhaut.

Die Schleimhaut des Magens zeigt im Fundus und im Pylorusteil beträchtliche Verschiedenheiten. Der Pylorusteil ist blaß, weißlich, bildet wenig zahlreiche, hohe Falten, welche sich nur spärlich miteinander verbinden. Die übrige Schleimhaut hat eine rotgelbe oder rotgraue Farbe, besitzt zahlreiche, zu einem unregelmäßigen Netzwerk verbundene Falten und außerdem noch feinere, netzförmig angeordnete sekundäre Falten. In den von den Falten gebildeten Einsenkungen der Schleimhaut öffnen sich die Magendrüsen, deren Epithelzellen von dem Epithel fortgesetzt werden, welches die freie Oberfläche der Schleimhaut bekleidet.

Dieses Oberflächenepithel sondert den Magenschleim ab und verhält sich dabei wahrscheinlich in etwa derselben Weise wie die entsprechenden schleimbildenden Zellen der Speicheldrüsen.

Der Magenschleim wird bei nüchternem Zustande in geringer Menge, nach dem Essen reichlicher abgesondert, und zwar ist die Schleimabsonderung bei den Fleischfressern geringer als bei den Pflanzenfressern.

Die Drüsen der Magenschleimhaut sind schlauchförmig und gehören zwei verschiedenen Typen an, indem sie entweder aus Zellen einer einzigen Gattung oder aus zweierlei Zellen gebaut sind. Die räumliche Verteilung der beiden Drüsenarten in der Magenschleimhaut bietet bei verschiedenen Säugetieren gewisse Verschiedenheiten dar. Beim Hund und Menschen kommen die aus nur einer Gattung von Zellen gebildeten Drüsen in dem Pylorusteil, und die Drüsen mit zweierlei Zellen im Fundusteil des Magens vor; auf Grund dessen werden jene Pylorusdrüsen, diese Fundusdrüsen genannt. Die Grenze zwischen diesen beiden Abteilungen der Magenschleimhaut ist jedoch keine scharfe.

Die sezernierenden Elemente der Pylorusdrüsen sind zylindrische Zellen, welche in einfacher Lage auf der Membrana propria der Drüsen sitzen. Die Fundusdrüsen enthalten ähnliche zylindrische Zellen, welche ganz wie bei den Pylorusdrüsen die Drüse in einer ununterbrochenen Lage bekleiden. Diese von ROLLET und HEIDENHAIN entdeckten Zellen heißen Hauptzellen oder adelomorphe Zellen. Diesen Zellen außen aufgelagert kommen andere Zellen, Belegzellen oder delomorphe Zellen vor. Diese

liegen zwischen den Hauptzellen und der Membrana propria, bilden aber keine zusammenhängende Lage. Ganz wie bei den Speicheldrüsen senken sich zwischen die Drüsenzellen feine Sekretkapillaren ein. Die zu den Belegzellen gehörigen umfassen diese korbartig und sind durch wohl ausgebildete Quergänge mit dem Hauptausführungsgange verbunden (Fig. 104).

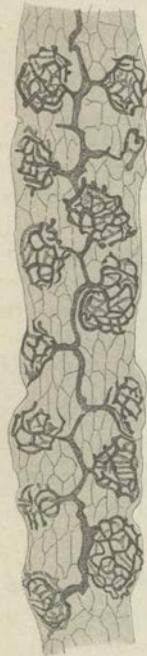
Daß das Pepsin in den Fundusdrüsen gebildet wird, weiß man schon lange (WASSMANN, 1839).

Wenn man kleine Stückchen der Fundusschleimhaut mit verdünnter Salzsäure in der Wärme digeriert, so lösen sich diese mit Hinterlassung nur geringer Flöckchen auf. Wird gekochtes Eiweiß bei 35—40° C. mit angesäuertem Wasser digeriert, dem ein Stückchen der Fundusschleimhaut zugesetzt wird, so löst es sich in 1—1½ Stunden.

Da man nun ferner beobachtete, daß die Pylorusschleimhaut bei gleicher Behandlung viel länger der Digestion widerstand, und da die zylindrischen Hauptzellen der Fundusdrüsen noch nicht entdeckt worden waren, stellte man sich vor, daß die Funduszellen die einzige Stätte der Pepsinbildung waren und daß die Pylorusdrüsen wie das Oberflächenepithel allein Magenschleim bildeten.

Dies ist jedoch entschieden unrichtig, denn man hat nachgewiesen, daß auch in den Pylorusdrüsen Pepsin abgesondert wird.

Wenn man einfach ein Extrakt von der Pylorusschleimhaut macht und darin Pepsin nachweisen kann, so bedeutet dies ja nicht viel, denn es kann ja der Fall sein, daß dieses Pepsin dem Magensaft entstammt und in die Pylorusschleimhaut imbibiert worden ist. Die Sache gestaltet sich aber anders, wenn wir erfahren, daß die Pylorusschleimhaut, auch wenn sie 48 Stunden lang unter dem Strahle der Wasserleitung ausgewaschen wird, nicht von ihrem Pepsin vollständig befreit wird. Mehrere andere Beobachtungen zeigen dasselbe, und zur vollen Evidenz wird dies durch folgenden Versuch nachgewiesen. Man kann durch eine Operation den Pylorus von dem übrigen Magen in derselben Weise isolieren, wie schon betreffs des Fundusteiles erwähnt worden ist, und also eine isolierte Pylorusfistel herstellen (KLEMENSIEWICZ, HEIDENHAIN, ÅKERMAN). Die Tiere genesen und zeigen keinerlei Störungen in ihrem Befinden. Aus dem Pylorusblindsack erhält man nun eine Flüssigkeit, die immer Pepsin enthält, auch wenn sie Wochen und Monate nach der Operation aufgesammelt wird. Hier kann ja von einer Imbibition von Magensaft aus dem Fundus keine Rede sein.



Figur 104. Sekretkapillaren, welche korbartig die Belegzellen umfassen und in sie eindringen. Nach E. Müller.

Da die Fundusdrüsen aus zweierlei Zellen zusammengesetzt sind, stellt sich noch die Frage auf, ob das Pepsin in den Hauptzellen oder in den Belegzellen oder in allen beiden gebildet wird.

Daß die Hauptzellen Pepsinbildner sind, geht aus mehreren Tatsachen hervor.

Wenn man unter dem Mikroskope frisch isolierte Fundusdrüsen in einem Tröpfchen verdünnter Salzsäure erwärmt, so sieht man die Hauptzellen schnell zerfallen, während die Belegzellen nur aufquellen und durchsichtiger werden. — An Schafembryonen hat man beobachtet, daß bei der Entwicklung zuerst nur Belegzellen und erst viel später

Hauptzellen auftreten. Die Pepsinbildung in der Schleimhaut ist erst um die Zeit nachweisbar, wo die letzteren Zellen erscheinen. — Wenn man verschiedene Teile der Magenschleimhaut extrahiert, so findet man, daß die Pepsinmenge keine Abhängigkeit von dem Reichtum des betreffenden Teiles an Belegzellen darbietet, dagegen in gerader Proportion mit der Zahl der Hauptzellen variiert.

Inwiefern die Belegzellen an der Pepsinbildung teilnehmen, muß noch als eine offene Frage bezeichnet werden. Bei verschiedenen niedrigen Wirbeltieren, deren Magendrüsen nur Zellen einer einzigen Art besitzen, hat man beobachtet, daß dieselben sowohl Pepsin als Salzsäure bilden. Aus dieser Erfahrung können wir jedoch keinen sicheren Schluß bezüglich der mehr differenzierten Drüsen der höheren Wirbeltiere ziehen.

Auf gleiche Gewichtsmengen erzeugt die Pylorusschleimhaut viel weniger Pepsin als diejenige des Fundus — was übrigens selbstverständlich ist, wenn wir bedenken, daß die Fundusdrüsen viel dichter stehen als die Pylorusdrüsen, sowie daß die Länge der ersteren bedeutend größer ist als die der letzteren: auf 1 Gewichtsteil Schleimhaut kommen im Pylorusteil $\frac{1}{4}$ Gewichtsteil, im Fundusteil wenigstens $\frac{7}{8}$ Drüsen.

Das Labenzym erscheint im Magensaft während der verschiedenen Verdauungsstadien durchaus parallel mit dessen Gehalt an Pepsin. Daraus und aus anderen Erfahrungen scheint es erlaubt zu schließen, daß dasselbe, auch wenn es mit dem Pepsin nicht identisch wäre (s. S. 301), in den Pylorusdrüsen sowie in den Hauptzellen der Fundusdrüsen gebildet wird. Ob es auch in den Belegzellen entsteht oder nicht, ist vorläufig noch nicht entschieden.

Bezüglich des Ortes der Salzsäurebildung gehen die Ansichten noch weit auseinander. Während einige annehmen, daß die Salzsäure in allen Drüsenzellen des Magens gebildet wird, stellen andere sich vor, daß sie nur in den Fundusdrüsen, und zwar in den Belegzellen derselben entsteht.

In der Tat scheint es ziemlich sicher nachgewiesen zu sein, daß die Pylorusdrüsen keine Salzsäure bilden, denn beim Sekret des isolierten Pylorusblindsackes findet man ausnahmslos eine alkalische Reaktion, und, was wichtig genug ist, die Schleimhaut des Blindsackes zeigt dabei eine durchaus normale Beschaffenheit. — Ferner wird angegeben, daß die freie Oberfläche der Magenschleimhaut nur an den Stellen, wo sich Drüsen mit zweierlei Zellenarten finden, sauer reagiert; an den übrigen Stellen reagiert die Magenschleimhaut alkalisch.

Unter Berücksichtigung aller vorliegenden hierher gehörigen Erfahrungen ist HEIDENHAIN zu dem Resultat gekommen, daß die Salzsäure in den Belegzellen der Fundusdrüsen gebildet wird. Es muß aber zugegeben werden, daß er zu diesem Ergebnis wesentlich auf dem Wege der Ausschließung gekommen ist.

Bedeutungsvoll für diese Frage wäre der Nachweis einer sauren Reaktion innerhalb der betreffenden Zellen. Dieser Nachweis ist oft versucht worden, aber in den meisten Fällen gescheitert. Freilich liegen Angaben vor, nach welchen sämtliche Drüsenzellen eine saure Reaktion besitzen; diese Angaben sind aber nicht unbestritten geblieben, und auch wenn man mit vollständiger Sicherheit in allen Zellen der Fundusdrüsen eine saure Reaktion nachweisen könnte, so würde man daraus nicht schließen dürfen, daß die Säure in den beiden Zellenarten entsteht, denn es könnte sehr wohl der Fall sein, daß die Säure in den Belegzellen gebildet wird und aus denselben

in die Hauptzellen hineindringt. Es kommt aber eine bis jetzt vereinzelt Angabe vor, laut welcher in der Tat nur die Belegzellen sauer reagieren sollten. Bei Behandlung der Schleimhaut mit Silbernitrat hat man beobachtet, daß nur diese Zellen sich schwarz färben. Andere Drüsenzellen, welche kein saures Sekret liefern, werden von diesem Reagens nicht geschwärzt (Miss GREENWOOD). Demgegenüber hat MOSSE bei farbanalytischen Untersuchungen gefunden, daß die Belegzellen acidophil und die Hauptzellen basophil sind, daß also in jenen alkalische und in diesen saure Reaktion herrscht. Die Absonderung der Säure würde daher in den Hauptzellen stattfinden. Inwiefern diese Beobachtungen genügen, die sonst ziemlich allgemein umfaßte Anschauung umzustürzen, lasse ich vorläufig unentschieden.

Infolge der Sekretion erleiden die Zellen der Magendrüsen morphologische Veränderungen, welche HEIDENHAIN nach Alkoholpräparaten in folgender Weise beschreibt.

Hungerzustand: Die Hauptzellen des Fundus erscheinen leer und groß, die Belegzellen klein; im Pylorus sind nach längerer Leere des Magens die Zellen leer und von mittlerer Größe; ist der Magen erst einige Stunden leer, so sind sie noch mäßig getrübt. Während der ersten sechs Verdauungsstunden nach Aufnahme reichlicher Mahlzeit: Hauptzellen groß, in der Regel größer als im Hungerzustande, dabei mäßig getrübt; Belegzellen vergrößert; Pyloruszellen noch nicht verändert. Sechste bis neunte Verdauungsstunde: Die Hauptzellen verkleinern sich mehr und mehr und trüben sich dabei immer stärker, während die Belegzellen groß und geschwellt bleiben oder es in noch höherem Maße werden. Dieser Zustand dauert bis zur dreizehnten bis fünfzehnten Stunde. Die Zellen der Pylorusdrüsen vergrößern sich, sind hell oder doch nur sehr schwach körnig; Kerne von unregelmäßiger Form, nahe dem Außenende der Zellen. Fünfzehnte bis zwanzigste Stunde: Die Hauptzellen vergrößern sich allmählich wieder, hellen sich auf, die Belegzellen schwellen ab, die Drüsen kehren also zu dem Aussehen des Hungerzustandes zurück; die Drüsenzellen des Pylorus schrumpfen mehr und mehr, trüben sich, ihr Kern wird rund, scharf konturiert, zeigt ein deutliches Kernkörperchen und rückt mehr in die Mitte der Zellen.

LANGLEY hat die Veränderungen an frischen Präparaten untersucht. Beim Hunger sind die Hauptzellen stark körnig, während der Verdauung dagegen heller; die äußere Zone (etwa $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ der ganzen Zelle) zeigt gar keine Granulation, sondern die Körnchen kommen nur in der inneren Zone der Zelle vor. Extrakte aus verschiedenen Teilen der Schleimhaut enthalten um so mehr Pepsin, je reicher an Granulationen die Drüsen der betreffenden Parteien sind.

Wir finden also bei den Zellen der Magendrüsen dieselben Verhältnisse wie bei den Speicheldrüsen wieder. In den Hauptzellen wird im Hunger eine Substanz abgelagert, welche an frischen Präparaten in Form kleiner Körnchen erscheint und bei der Sekretion der Drüsen allmählich verbraucht wird. Zu gleicher Zeit findet aber auch eine Neubildung dieser Substanz statt, wie daraus hervorgeht, daß, trotz der Absonderung, der Pepsingehalt der Schleimhaut etwa nach der neunten Stunde der Verdauung wieder zunimmt.

c. Warum digeriert sich der Magen nicht selbst?

Zur Erklärung dieser Erscheinung hat man mehrere Hypothesen aufgestellt. Nach diesen sollte der Magenschleim die Schleimhaut wie eine Art von Firnis vor der Einwirkung des Magensaftes schützen, oder das Epithel der Schleimhaut in irgend einer Weise die unterliegenden Teile bewahren, oder der Magensaft durch die Alkalescenz des Blutes neutralisiert werden, oder die Schleimhaut von der zerstörenden Wirkung des Magensaftes mittels dessen Resorption befreit werden. Gegen diese sämtlichen Hypothesen und die denselben zugrunde liegenden experimentellen Tatsachen kann indes vielerlei geltend gemacht werden, und man sah sich darum genötigt, die Frage gewissermaßen unentschieden zu lassen, indem man einfach annahm, daß die eiweißlösenden Enzyme keine Wirkung auf die lebende Zelle des eigenen Körpers ausüben können.

Nähere Aufschlüsse scheinen durch WEINLANDS Entdeckung einer antipeptischen und antitryptischen Wirkung der Magen- und der Dünndarmschleimhaut gewonnen zu sein. Diese Wirkung ist wahrscheinlich durch Antifermente bedingt, welche durch die ganze Tierreihe verbreitet sind und nicht allein in der Darmwand, sondern auch in den Zellen anderer Organe vorkommen. Wie oben erwähnt (S. 188), sind derartige Antifermente auch im Blute vorhanden.

§ 4. Die Bauchspeicheldrüse.

a. Die Absonderungsnerven.

Daß die Absonderung des Pankreas zu einem gewissen Grade wenigstens unter dem Einfluß des Nervensystems steht, wird schon durch die von HEIDENHAIN ermittelte Tatsache, daß sie durch elektrische Reizung des Kopfmarkes hervorgerufen oder, wenn sie bereits besteht, beschleunigt werden kann, sehr wahrscheinlich gemacht. Später ist es, wie schon bemerkt, PAWLOW gelungen, beim Hunde die sekretorischen Nerven für die Bauchspeicheldrüse zur vollen Evidenz nachzuweisen.

Diese Nerven verlaufen im Vagus. Wenn man unter Berücksichtigung gewisser Maßregeln, welche notwendig sind, um den hemmenden Einfluß verschiedener sensibler Reizungen auszuschließen, den Vagus reizt, so tritt eine mehr oder weniger lebhaftere Absonderung von Bauchspeichel zum Vorschein.

Übrigens führt der Vagus auch Fasern, welche die Pankreassekretion hemmen.

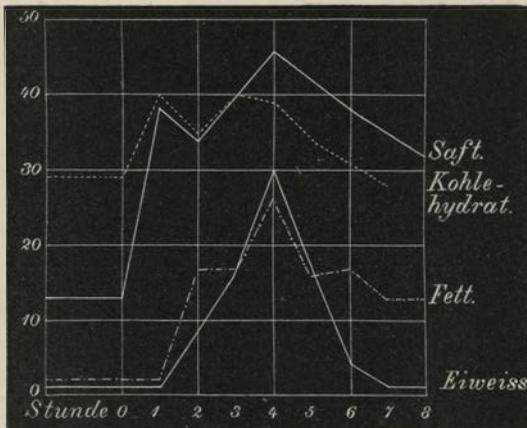
Auch der Splanchnicus enthält, wie KUDREWETZKY nachgewiesen hat, sekretorische Fasern für das Pankreas. Nur ist seine Wirkung bedeutend geringer als die des Vagus.

Die Absonderung des Pankreas ist bei den Pflanzenfressern kontinuierlich, was unzweifelhaft mit der bei diesen Tieren stattfindenden stetigen Verdauung zusammenhängt.

Bei den fleischfressenden Tieren erfolgt sie dagegen intermittent, und zwar treten (beim Hunde) die ersten Tropfen etwa $1\frac{1}{2}$ — $3\frac{1}{2}$ Minuten nach dem Fressen hervor. Auch beim Menschen findet unmittelbar nach der

Nahrungsaufnahme ein Anstieg statt und erreicht in der vierten Stunde sein Maximum, um von da an allmählich abzusinken (GLAESSNER; vgl. Fig. 105, wo auch die relativen Mengen der verschiedenen Enzyme eingetragen sind).

In welchem Umfange diese Sekretion gleich der des Magensaftes von der Mundhöhle aus hervorgerufen wird und welche Rolle der psychische Moment hierbei spielt, muß vorläufig unentschieden bleiben. Jedenfalls hat noch ein anderer Einfluß hierbei eine weitgehende Bedeutung. Wenn nämlich, gleichgültig welche, Säure in das Duodenum eingeführt wird, so tritt nach kurzer Latenzdauer eine reichliche Sekretion von Pankreassaft hervor, und der aus dem Magen durch den Pylorus fließende saure Magensaft vermag selbstverständlich ganz dieselbe Wirkung auszuüben (GOTTLIEB, PAWLOW). Sobald sich also der Pylorusverschluß lüftet, und Magensaft in den Dünndarm austritt, ist die Bedingung für eine umfangreiche Pankreasabsonderung vorhanden.



Figur 105. Der Verlauf der Pankreassekretion beim Menschen nach einer aus Suppe, Fleisch und Brötchen bestehenden Mahlzeit, nach Glaessner.

Der Einfluß der Säure wird in einer schönen Weise dadurch demonstriert, daß eine durch die Magensaftsekretion hervorgerufene Absonderung vom Pankreassaft sehr erheblich abnimmt, wenn man den Mageninhalt durch alkalische Flüssigkeiten neutralisiert.

Da der Vagus auch eine Absonderung von Magensaft bewirkt, könnte man sich denken, daß die unter Einfluß der Vagusreizung erscheinende Pankreassekretion nur unter Vermittlung des sauren Magensaftes eintrete. Dem ist aber nicht so, denn bei Vagusreizung fängt das Pankreas

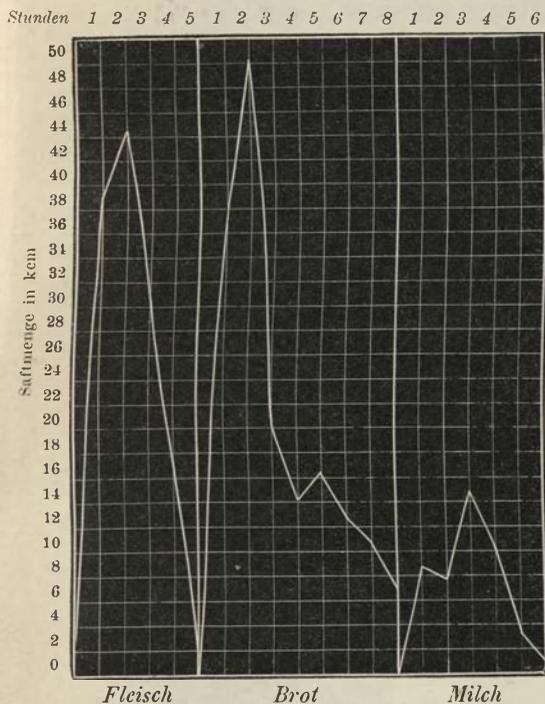
früher als der Magen an zu sezernieren, und außerdem erscheint die Pankreasabsonderung auch dann, wenn jeder Austritt von Magensaft in den Darm durch Bindung des Pylorus verhindert ist (POPIELSKI).

Als sonstige Erreger der Pankreassekretion vom Dünndarm aus werden von PAWLOW noch Wasser und Neutralfette erwähnt (beim Menschen war Darreichung von Fett ohne jede Wirkung); andere Autoren haben noch durch Senf und Pfeffer, Chloralhydrat, Äther usw. eine Absonderung vom Bauchspeichel hervorgerufen.

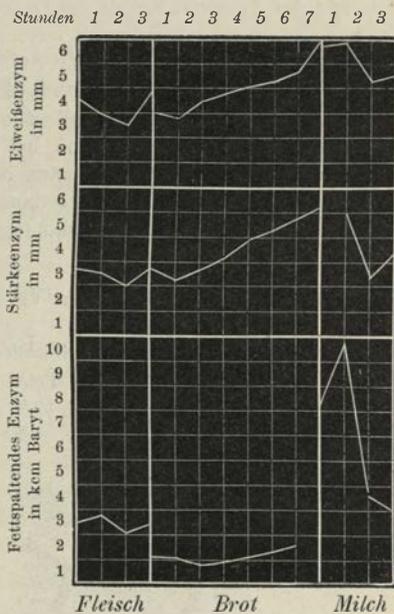
Anfangs stellte man sich allgemein vor, daß diese Sekretion reflektorischer Art wäre und durch die zentripetalen Nerven des Dünndarmes vermittelt würde. Als Stütze dieser Auffassung konnte man anführen, daß die Einspritzung von Säure ins Rectum oder direkt ins Blut keine Pankreassekretion hervorrief und daß also die Drüse nicht vom Blute aus erregt werden könnte. Demgegenüber bemerkten aber BAYLISS und STARLING, daß ein mit Salzsäure bereitetes Extrakt der Dünndarmschleimhaut nach intravenöser Injektion die Pankreasabsonderung hervorruft. Die Säure löst also aus der Schleimhaut eine sekretionserregende, durch Kochen nicht zerstörbare Substanz — das Sekretin — aus, welche nach den genannten Autoren spezifisch auf das Pankreas einwirkt und die einzige Ursache seiner Absonderung darstellt.

Daß das Sekretin tatsächlich ein kräftiger Erreger der Pankreassekretion ist, steht außer jedem Zweifel; seine Spezifität wird aber von mehreren Autoren bestimmt verneint. Da aber auch die CO_2 vom Dünndarme aus eine Pankreasabsonderung hervorruft und hierbei von einer Sekretinextraktion aus der Schleimhaut keine Rede sein kann, da ferner die in eine Dünndarmschlinge eingebrachte Säure auch dann auf das Pankreas erregend wirkt, wenn das venöse Blut dieser Schlinge abgeleitet und außerdem noch der Brustgang gebunden wird, ist man trotz allem dennoch zur Annahme berechtigt, daß bei dem Einbringen von Säure in das Duodenum die Sekretion teils durch einen von der Säure ausgelösten Reflex, teils durch das in das Blut aufgenommene Sekretin hervorgerufen wird.

Über die Zentren der Pankreasabsonderung läßt sich nichts Sicheres sagen. Die Erfahrungen, laut



Figur 106.



Figur 107.

Figur 106. Der Sekretionsverlauf der Bauchspeicheldrüse (Hund) beim Genuß von Fleisch, Brot, Milch, nach Walther. — Figur 107. Die Enzyme des Pankreassaftes bei Fleisch, Brot, Milch, nach Walther.

welchen Reflexzentren sogar in der Drüse selbst vorhanden sein würden, sind durch die Entdeckung der Sekretinwirkung nicht länger beweisend.

Der Verlauf der Sekretion, welcher mit Variationen in Bezug auf das Übertreten des Mageninhaltes in den Darm zusammenzuhängen scheint, sowie der Gehalt des Sekretes an den verschiedenen Enzymen gestaltet sich je nach der genossenen Nahrung sehr verschieden, wie es am besten aus den Diagrammen Figur 106 und 107 hervorgeht.

(In Bezug auf die in Figur 107 dargestellten Beobachtungen ist doch zu bemerken, daß dieselben vor der Entdeckung der Enterokinase gemacht wurden und also nur den manifesten Trypsingehalt des Saftes angeben.) Aus diesen Diagrammen ist ersichtlich, daß sich die absolute Geschwindigkeit der Sekretion bei Milch wesentlich anders als

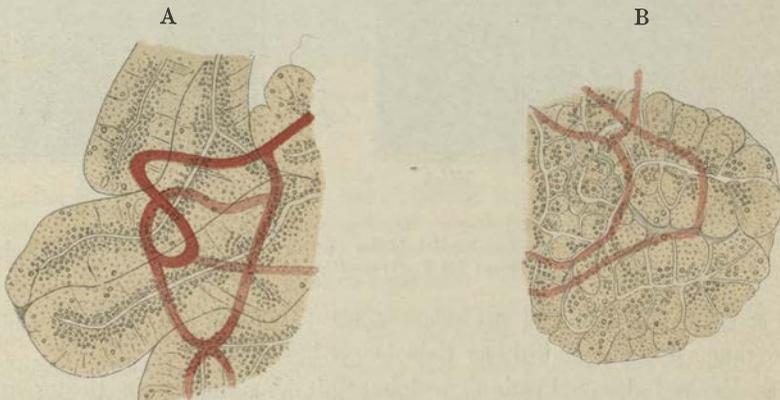
bei Fleisch und Brot verhält, daß der Gehalt des Saftes an amylytischem Enzym bei Brot beträchtlich größer ist als bei Fleisch und Milch, sowie daß der Gehalt an Steapsin bei Milch viel größer ist als bei Fleisch und Brot.

In diesen und anderen gleichlautenden Erfahrungen sieht PAWLÓW den Ausdruck einer sehr weit gehenden Fähigkeit des Pankreas, je nach der Beschaffenheit der Nahrung die Quantität und Qualität seines Sekretes in einer zweckmäßigen Weise anzupassen. In der letzten Zeit ist indes POPIELSKI gegen diese Schlußfolgerung und die derselben zugrunde liegenden Beobachtungen aufgetreten. Soviel ich die Sachlage zu beurteilen vermag, läßt es sich allerdings nicht leugnen, daß diese Anpassung durch die bisherigen Erfahrungen noch nicht so fest begründet ist, als dies anfangs erschien. Nichtsdestoweniger bleibt die Hauptsache jedenfalls bestehen: die Anregung der Pankreassekretion unter dem Einfluß der vom Magen kommenden Säure, wodurch der Darm von Anfang an bereit ist, die Verdauung fortzusetzen. Übrigens bieten die an den Speicheldrüsen gewonnenen Erfahrungen so viele Beispiele der Zweckmäßigkeit der Drüsentätigkeit dar, daß ich meinerseits gar nicht an einer ähnlichen Zweckmäßigkeit auch bei den übrigen Verdauungsdrüsen zweifle.

Endlich ist die gesamte Stickstoffmenge, welche während einer Verdauungsperiode im Pankreassekret abgesondert wird, bei verschiedener Kost sehr verschieden, und zwar ist sie, bei gleich großen N-Mengen in der Nahrung, etwa doppelt so groß bei Brot als bei Milch oder Fleisch, und steigt bei jenem auf etwa $\frac{1}{5}$ der zugeführten N-Menge. Bei einem fleischfressenden Tiere, wie dem Hunde, scheint also die Verdauung von Brot eine viel größere Anstrengung von seiten des Pankreas als die Verdauung von Milch oder Fleisch zu erfordern (WALTHER).

b. Die morphologischen Veränderungen in der Bauchspeicheldrüse.

Wie sich die Zellen der Bauchspeicheldrüse bei der Absonderung verändern, haben KÜHNE und LEA am lebenden Kaninchen direkt beobachtet



Figur 108. Das Pankreas (Kaninchen), am lebenden Tiere beobachtet, nach Kühne und Lea.
A, Ruhe; B, Sekretion.

(Fig. 108). Wenn die Sekretion beginnt, tritt an den Zellen eine Formveränderung auf, die sich in einer auffälligen Gestaltveränderung der Schläuche ausdrückt. Während letztere im untätigen Zustand nach außen hin glattrandig erscheinen, werden an ihnen während der Tätigkeit konvexe Auswölbungen sichtbar, welche den einzelnen angelagerten Zellen

entsprechen. Während ferner die ruhenden Zellen ein optisches Kontinuum innerhalb des Schlauches bilden, zeichnen sich die tätigen gegeneinander durch scharfe, meist doppelte Grenzlinien ab. Ebenso prägt sich während der Tätigkeit in der Außenzone die von der Basis nach innen ziehende Streifung deutlicher aus. Die Körnchen der Innenzone rücken in den Zellen allmählich von der Gegend des Kernes nach dem Lumen hin, werden kleiner, matter und verschwinden endlich vollständig.

§ 5. Die Leber und die Gallenabsonderung.

a. Die allgemeinen Erscheinungen der Gallenabsonderung.

Die Gallenabsonderung unterscheidet sich von den bis jetzt studierten Absonderungen vor allem dadurch, daß sie ununterbrochen stattfindet, sowie daß es bis jetzt, trotz vielerlei Versuchen, nicht gelungen ist, sekretorische Nerven für die Leber zu finden.

In dieser Hinsicht herrscht zwischen der Galle und dem Harn eine vollständige Übereinstimmung, und man könnte sich denken, daß diese beiden Absonderungsprozesse in der Tat keine Mitwirkung sekretorischer Nerven nötig hätten, da ja dieselben ununterbrochen stattfinden und zum Teil wenigstens wirkliche Exkretionsprodukte aus dem Körper entfernen. Betreffs der Niere wissen wir ja, daß der Gehalt des Blutes an gewissen harntreibenden Substanzen die Harnaussonderung ganz ohne die Mitbeteiligung des Nervensystems in die Höhe treibt, was ja entschieden dafür spricht, daß dieselbe wesentlich unabhängig von zentrifugalen sekretorischen Nerven vor sich geht. Es ist nicht unmöglich, daß dasselbe auch mit der Leber der Fall ist und daß hier wie vielleicht bei der Niere die Regulation der Absonderung durch einen vasomotorischen Einfluß erfolgt. Indessen ist durch diese Überlegung die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß sowohl die Gallenabsonderung als die Harnsekretion von sekretorischen Nerven beeinflusst wird; zeigen ja die Erfahrungen bezüglich der sekretorischen Nerven des Magens und des Pankreas, wie der Erfolg der Nervenreizung von verschiedenen Einflüssen ganz maskiert werden kann.

Die Absonderung der Galle, obgleich sie ununterbrochen stattfindet, zeigt indes gewisse Variationen, welche zur Zeit noch nicht genügend aufgeklärt sind. Ja sogar die tatsächlichen Angaben zeigen in vielen Punkten eine wenig erfreuliche Differenz. So viel geht jedoch aus den vorliegenden Beobachtungen hervor, daß die Nahrung in dieser Hinsicht einen bedeutenden Einfluß ausübt. Die Menge der abgesonderten Galle ist beim Hunger am geringsten und nimmt im Verlauf des Hungers stetig ab. — Die von der Nahrung bewirkte Zunahme der Gallenabsonderung ist vor allem von der Art derselben abhängig. Wenigstens Fleisch bewirkt eine beträchtliche Steigerung, Kohlehydrate dagegen treiben die Gallenabsonderung wenig oder gar nicht in die Höhe.

Auch im Hunger zeigt die Gallenabsonderung Variationen von Stunde zu Stunde. Nach Zufuhr von Fleisch tritt die schon erwähnte Steigerung nicht immer sogleich ein, sondern es dauert in der Regel etwa 20–30 Minuten, bevor sie anfängt. Nach Zufuhr von Fett ist diese Zeit noch länger. Wann das Maximum erreicht wird, darüber gehen die Angaben sehr auseinander. Nach einigen würden sich zwei Maxima, das eine um

die 3.—5. Stunde, das andere um die 13.—15. Stunde vorfinden, nach anderen erscheinen die Maxima zu anderen Zeiten und zeigen eine gewisse Abhängigkeit von der Zusammensetzung des Futters. Eine nähere Darstellung der hier obwaltenden komplizierten Verhältnisse würde einen zu großen Raum beanspruchen, und wir müssen daher darauf verzichten.

Für die theoretische Auffassung der Sekretionsbedingungen der Galle ist die schon erwähnte lange Latenzdauer, welche die Zunahme der Gallenabsonderung nach Zufuhr von Nahrung zeigt, von sehr großer Bedeutung. Diese Tatsache spricht, wie es scheint, entschieden für die Auffassung, daß die betreffende Zunahme durch eine erregende Wirkung von Substanzen, welche aus dem Verdauungskanal resorbiert worden sind, hervorgerufen wird, daß also diese Stoffe in irgend einer Weise direkt auf die Leber einwirken. Ob auch die zuweilen beobachtete, kurz nach der Fütterung eintretende Steigerung der Gallenabsonderung von diesem Gesichtspunkte aus erklärt werden kann, oder ob sie von einem reflektorischen Einfluß auf die Gefäß- oder Sekretionsnerven bedingt ist, muß vorläufig als eine offene Frage bezeichnet werden.

Der Einfluß der direkten Reizung der Leber durch gallentreibende Substanzen wird ferner durch folgende Tatsache illustriert, auf welche SCHIFF zuerst die Aufmerksamkeit gelenkt hat. Wenn man bei Hunden, an welchen sowohl eine Gallen- als eine Dünndarmfistel angelegt ist, die aus der ersteren erhaltene Galle oder auch Rindsgalle in den Darm einspritzt, so bekommt man eine beträchtliche Zunahme der aus der Gallenfistel ausfließenden Gallenmenge. SCHIFF erklärte die Sache in der Weise, daß die eingespritzte Galle aus dem Darm resorbiert wurde, wieder nach der Leber kam, um dort aufs neue abgesondert zu werden.

Einen direkten Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung findet man darin, daß Schafsgalle, wenn sie in eine Mesenterialvene am Hunde mit gebundenen Leberarterien eingespritzt wird, in die Galle des Hundes abgesondert wird, was durch den spektroskopischen Nachweis von dem nur in der Schafsgalle vorkommenden Cholehämatin in der Galle des Versuchstieres dargetan wird. Dabei steigt gleichzeitig auch die absolute Menge der abgesonderten Galle. Die gallentreibende Wirkung der Gallenbestandteile geht außerdem noch daraus hervor, daß Galle oder gallensaure Salze, per os eingenommen, eine vermehrte Gallensekretion bewirken.

Gleichzeitig mit der Zunahme der Gallensekretion steigt in der Regel auch der Prozentgehalt der festen Bestandteile. Näheres hierüber verdanken wir SPIRO und VORT.

SPIRO fand, daß der prozentige Gehalt an Schwefel und Stickstoff bei der trockenen Hundegalle außer aller Beziehung zu der Art und Menge der Nahrung steht. Der prozentige Gehalt an Schwefel war im großen und ganzen merkwürdig konstant und schwankte in der Mehrzahl der Fälle zwischen 2.82 und 3.10 Proz. der trockenen Galle. Der prozentige N-Gehalt zeigte viel größere Variationen.

Die absolute Menge des in der Galle abgesonderten Schwefels und Stickstoffs nimmt bei zunehmender Zufuhr von Schwefel und Stickstoff in der Nahrung (Eiweiß), allerdings nicht proportional der Zufuhr, sondern viel langsamer zu.

Der Trockenrückstand der abgesonderten Galle sinkt beim Hunger allmählich und nimmt infolge der Wasseraufnahme zu. Nach Darreichung größerer Mengen reinen Fleisches tritt gleich in der ersten Stunde eine Steigerung der Gallenabsonderung ein; von da ab beginnt unter unbedeutenden Schwankungen ein allmähliches Sinken.

Ausschließliche Aufnahme von Fett hat ebenfalls eine, wenn auch geringe Zunahme zur Folge, die nach etwa neun Stunden schon sehr im Absinken begriffen ist, so daß im ganzen nicht mehr Galle als beim Hunger geliefert wird. Ebenso wie beim Hunger treibt auch bei Nahrungszufuhr die Wasseraufnahme die Menge der trockenen Galle in die Höhe.

Im Verlauf von 24 Stunden wird beim Hunger nur die Hälfte, ja sogar nur ein Drittel der trockenen Galle gebildet, welche bei reichlicher Nahrungsaufnahme abgegeben wird. Nach Aufnahme von reiner eiweißartiger Substanz wird bei steigender Zufuhr pro 24 Stunden auch mehr trockene Galle erzeugt, aber durchaus nicht proportional der aufgenommenen Eiweißmenge, sondern verhältnismäßig weniger. Ein beträchtliches Quantum von Stärkemehl (für sich oder in Brot und Kartoffeln) vermehrt die tägliche Gallenmenge nur in geringem Grade, viel weniger als entsprechende Gaben von Fleisch. Zusatz von Fett zu Fleisch oder auch ausschließliche Darreichung von Fett steigert die Menge der trockenen Galle nicht, sondern ruft im Gegenteil eine, wenn auch nur geringe Abnahme derselben hervor.

b. Die Abhängigkeit der Gallenabsonderung von der Blutzufuhr.

Die Blutzufuhr zur Leber beeinflußt selbstverständlich die Gallenabsonderung nicht unerheblich. Wenn der allgemeine Blutdruck infolge einer Blutung sehr erheblich herabgesetzt wird, so nimmt die Menge der sezernierten Galle ab, zu gleicher Zeit steigt aber der prozentige Gehalt an festen Bestandteilen. Ebenso setzt die Verminderung der Blutzufuhr zu der Leber, wenn mehrere Äste der Pfortader unterbunden werden, die Gallenabsonderung herab. Auch wenn die Vena cava inf. verengt wird — wodurch die in der Zeiteinheit durch die Leber strömende Blutmenge wesentlich abnimmt — tritt dieselbe Sekretionsabnahme zum Vorschein.

Bei Reizung des Rückenmarkes nimmt die Gallensekretion ab, und zwar wegen der durch Reizung der gefäßverengenden Nerven bewirkten Gefäßkontraktion in den Baueingeweiden und der infolgedessen stattfindenden Abnahme der Blutzufuhr zu der Leber. Die Durchschneidung des Halsmarkes ruft eine allgemeine Drucksenkung im Gefäßsystem hervor und wird von einer Abnahme der Gallensekretion begleitet. Dagegen wird dieselbe nach Durchschneidung des Splanchnicus gesteigert, weil dabei die Blutzufuhr zu der Leber, trotz der Abnahme des allgemeinen Blutdruckes, wegen der Erweiterung der Pfortaderwurzeln erhöht wird.

Diese und andere hierauf bezügliche Erfahrungen können vollständig durch den Einfluß der verschieden großen Blutzufuhr erklärt werden und enthalten gar keinen Beweis dafür, daß die Gallenabsonderung von sekretorischen Nerven direkt beeinflußt wäre. Es ist auch möglich, daß die von einigen Beobachtern erwähnte, kurz nach der Nahrungszufuhr eintretende Steigerung der Gallenabsonderung durch die während der Verdauung stattfindende Erweiterung der Magen- und Darmgefäße hervorgerufen wird.

Wir können die jetzt besprochenen Tatsachen also in folgender Weise zusammenfassen. Die Leber sezerniert ununterbrochen die Galle. Diese Sekretion wird durch reichlichere Blutzufuhr sowie durch die Zufuhr von gewissen gallentreibenden Substanzen (vor allem die Verdauungsprodukte des Eiweißes) in die Höhe getrieben. Dagegen liegt bis jetzt keine einzige Beobachtung vor, die uns erlauben könnte, von einem Einfluß wirklicher sekretorischer

Nerven auf die Leber zu sprechen. Wie die übrigen Verdauungsflüssigkeiten stellt auch die Galle ein Elaborat der sezernierenden Drüsenzellen dar, denn die spezifischen Bestandteile der Galle kommen, wie wir schon gefunden haben, im Blute nicht vor, sondern werden in der Leber gebildet. Auch ist der Absonderungsdruck der Galle höher als der Blutdruck in der Pfortader.

Da die Leber von mehreren Quellen Blut bekommen kann (von der Leberarterie, der Pfortader und rekurrent von der Vena cava inf.), ist es von Interesse zu untersuchen, ob das eine oder das andere dieser Gefäße bei der Gallenbildung unumgänglich notwendig ist, oder ob alle drei die Gallensekretion unterhalten können. Bei Abschluß der Leberarterien findet die Gallenabsonderung noch in reichlichem Umfange statt. Nach Schließung des einen Leberlappen speisenden Pfortaderastes vermittelt der denselben Lappen versorgende Arterienast für sich die Absonderung.

Eck hat gezeigt, daß man durch eine Operation das Pfortaderblut direkt in die Vena cava inferior, mit Umgehung der Leber, leiten kann. An derartig operierten Tieren hat STOLNIKOW gefunden, daß die Gallenabsonderung noch fort dauert. Diese Sekretion geschieht, wenigstens zum größten Teil, auf Kosten des in die Lebervene rückwärts strömenden Blutes. Denn wenn man an einem solchen Tier die A. hepatica unterbindet, so dauert die Gallensekretion noch fort. Sie sistiert aber, wenn außerdem die Lebervene gebunden wird, was ja selbstverständlich ist.

Die Leberarterie versorgt die Gallenblase, die Gallengänge und die interlobularen Pfortaderäste durch ihre Vasa nutritia mit Blut. Wenn dieselbe unterbunden und dadurch die arterielle Blutzufuhr vollständig aufgehoben wird, so treten zunächst größere oder kleinere, multiple nekrotische Herde in der Leber auf. Aus den größeren Herden entwickeln sich Cysten, die kleineren werden in Bindegewebe umgewandelt, und endlich entsteht eine Lebercirrhose.

Wenn der Abfluß der Galle verhindert ist, so wird dieselbe resorbiert. Sie geht aber aus den Gallengängen nicht direkt ins Blut über, sondern wird zum größten Teil wenigstens zunächst in die Lymphgefäße aufgenommen. Wenn sowohl der Gallengang als der Ductus thoracicus gebunden werden, so kann es also eintreffen, daß keine Gallenbestandteile ins Blut gelangen (HARLEY); es finden sich indes Angaben vor, welche zeigen, daß auch bei gebundenem Brustgang Gallenbestandteile in die allgemeine Zirkulation geraten können (WERTHEIMER und LEPAGE).

c. Die ableitenden Gallenwege und die Abgabe der Galle bei der Verdauung.

Wenn keine Verdauung stattfindet, so sammelt sich die abgesonderte Galle in der Gallenblase, verliert dort Wasser und wird also dichter. Körperbewegungen, Bewegungen des Verdauungsrohres, Hunger, Eßlust usw. bewirken an sich keine Entleerung der Gallenblase: erst im Beginn der Verdauung strömt die Galle aus der Blase in den Darm hinein.

Das Austreten der Galle aus dem Ductus choledochus wird durch einen besonderen Sphincter geregelt.

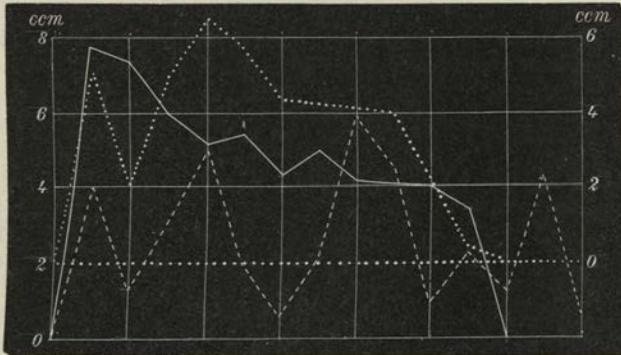
Die Gallenblase und die Gallengänge besitzen Muskeln, welche unter dem Einfluß des N. splanchnicus stehen. Es wird angegeben, daß der Duodenalsphincter des Ductus choledochus von dem Vagus innerviert ist.

Erscheinungen, welche bei zentraler Reizung des Splanchnicus hervortreten, zeigen ferner, daß sowohl die Gallenblase, als auch der Ductus choledochus und der Sphincter

sich reflektorisch erweitern können. Ferner kann man durch zentrale Reizung des Vagus reflektorische Kontraktion der Gallenblase und Erschlaffung des Sphincters hervorrufen.

Durch diese Einrichtungen wird der Ausfluß der Galle in den Darm dem jeweiligen Bedürfnis angepaßt.

Die Entleerung der Gallenblase und die Abgabe der Galle bei der Verdauung werden nach BRUNO durch den Übertritt des Mageninhaltes in den Darm bewirkt. Die hierbei tätigen Substanzen sind teils die Verdauungsprodukte der Eiweißkörper, teils die Extraktivstoffe des Fleisches, teils endlich die Fette. Dagegen rufen die Kohlehydrate keine Gallenabgabe hervor. Da sich der Übergang des Mageninhaltes



Figur 109. Der stündliche Verlauf der Gallenabgabe in den Darm (Hund) bei verschiedener Nahrung, nach Bruno. ——— Fleisch; - - - - - Brot; Milch.

in den Darm je nach der Art der Nahrung in verschiedener Weise gestaltet, ist auch der Verlauf der Gallenabgabe bei verschiedener Nahrung verschieden, wie aus dem Diagramm Figur 109 hervorgeht.

Hinsichtlich der Beschaffenheit der Galle ist zu erwähnen, daß die zuerst abgegebenen Portionen dicker als die späteren sind, was davon bedingt ist, daß jene wesentlich aus Blasengalle, diese aber aus frisch sezernierter Galle bestehen.

§ 6. Die Drüsen des Darmes.

a. Die Drüsen des Dünndarmes.

Bei nüchternen Tieren findet kaum eine Absonderung von Darmsaft statt. Eine solche tritt aber zum Vorschein, wenn man die Darmschleimhaut direkt, sowohl mechanisch als auch elektrisch oder chemisch reizt, sowie nach Aufnahme von Nahrung. Ob eine isolierte Darmschlinge, in welche keine Nahrung hineinkommt, ohne jede direkte Reizung anfängt zu sezernieren, dürfte angesichts der neueren Erfahrungen sehr fraglich sein.

Wenn die im Mesenterium zum Dünndarme neben den Gefäßen verlaufenden Nervenzweige einer Darmschlinge durchschnitten werden, so erscheint entweder sogleich oder nach einiger Zeit eine außerordentlich reichliche Absonderung in dieser Schlinge, während die angrenzenden, nicht entnervten Teile des Darmes nichts derartiges zeigen. Diese Absonderung, welche den enormen Wert von $\frac{1}{11}$ des Körpergewichtes erreichen kann, dauert einige

Stunden, wird nach etwa 4—5 Stunden spärlicher und hört erst nach 24 Stunden ganz auf. Anfangs ist das Sekret ganz hell und enthält keine oder nur wenige Flocken; mit der Zeit nimmt die Menge derselben zu, so daß endlich ein wahrer Flockenbrei abgesondert wird. Zuweilen ist das Sekret milchig, wie eine dünne Mehlsuppe, und enthält reichlich Darmepithel (MOREAU). Etwa ähnliche, allmählich mehr oder weniger zurückgängige Erscheinungen treten auch nach Exstirpation des Plexus coeliacus auf.

Es ist nicht leicht, diese Sekretion zu deuten. Man könnte sie in erster Linie als eine, durch die Gefäßerweiterung verursachte Transsudation und nicht als eine Sekretion auffassen, wenn nicht unsere übrigen Kenntnisse von der Transsudation entschieden gegen eine solche Deutung sprächen. Wenn also hier eine wirkliche Sekretion der Lieberkühnschen Drüsen vorliegt — was dadurch bestätigt wird, daß die so erhaltene Flüssigkeit ganz dieselben Eigenschaften wie der sonst sezernierte Darmsaft besitzen soll — so liegt es sehr nahe anzunehmen, daß diejenigen Nerven, deren Durchschneidung die Hypersekretion hervorruft, auf die betreffenden Drüsen hemmend einwirken und tonisch erregt sind. Wenn die Darmdrüsen infolge der Durchtrennung dieser Nerven von ihrem hemmenden Einfluß befreit werden, so geraten sie in den beschriebenen Zustand. Diese Hypothese setzt, um richtig zu sein, voraus, daß in dem Darmsaft selbst Bedingungen sich vorfinden, welche, wenn sie nicht durch die hemmenden Nerven innerhalb mäßiger Grenzen gehalten werden, die Darmdrüsen in eine starke Tätigkeit versetzen können. Näheres darüber wissen wir aber nicht. Indessen sei daran erinnert, daß, wie schon oben bemerkt, auch betreffs der anderen Verdauungsdrüsen, der Speicheldrüsen (die paralytische Sekretion), der Magendrüsen und des Pankreas, gewisse Erscheinungen beobachtet worden sind, welche darauf hindeuten, daß diese Drüsen in der Tat unter dem Einfluß hemmender Nerven stehen.

Sonst wissen wir nichts über einen eventuellen Einfluß von seiten des Nervensystems auf die Sekretion von Darmsaft. Die Vagusreizung hat bis jetzt nur negative Resultate ergeben.

Soweit die bis jetzt vorliegenden spärlichen Beobachtungen reichen, scheint die Sekretion der unteren Teile des Dünndarmes reichlicher als die des oberen Teiles zu sein. Es wird auch angegeben, daß die Menge der schleimigen Flocken in jenen Teilen die größere ist. Diese Flocken bestehen wesentlich aus gequollenen zelligen Elementen (Epithelien, Leukocyten) und aus fettig degenerierten abgestoßenen Zellen.

Wenn man die beiden Enden einer isolierten Dünndarmschlinge zusammennäht und den solcher Art gebildeten Darmring in die Bauchhöhle versenkt, so findet man, wenn das Tier nach einigen Monaten getötet wird, den Darmring von einer halbfesten Masse strotzend gefüllt (HERMANN). Diese Masse besteht wie die soeben erwähnten Flocken im Darmsaft wesentlich aus abgestorbenen zelligen Elementen. Es scheint also, als ob die Zellen der Darmschleimhaut in großem Umfange zugrunde gehen, auch wenn, wie es hier ja der Fall ist, gar keine Speisen und dergleichen in den Darm gelangen. Indessen ist dieser Schluß nicht ganz sicher begründet, denn man kann ja nicht behaupten, daß sich der isolierte Darmring in vollständig normalen Verhältnissen befindet. Und in der Tat hat KLECKI bemerkt, daß der wie oben isolierte Darmring, wenn er vor dem Zusammennähen durch Spülung mit Borsäurelösung und künstlichem Magensaft von dem größten Teil der dort befindlichen Bakterien befreit wird, und wenn im weiteren Verlauf des Versuches keinerlei pathologische Veränderungen auftreten, nach Ablauf von mehr als zwei Monaten nur einen verhältnismäßig spärlichen, an der Schleimhautoberfläche ziemlich fest anhaftenden, gelben, klebrigen, wachsartigen Inhalt darbietet. Wie sonst besteht dieser Inhalt vorwiegend aus desquamierten Darm-

epithelien. Jedenfalls findet also eine gewisse Zerstörung von Darmepithel statt, die- selbe scheint aber lange nicht so reichlich zu sein, wie es die vorher erwähnten Ver- suche ergaben.

Histologische Untersuchungen über die Lieberkühnschen Drüsen haben ergeben, daß sich in ihrem Fundus Zellen vorfinden, welche ganz denselben morphologischen Charakter tragen wie die Zellen der übrigen Verdauungsdrüsen. Gleichwie bei diesen treten hier als Vorstadien des Sekretes Körnchen auf, die sich allmählich vergrößern und endlich in das Sekret übergehen. Durch ihre Eigenschaften unterscheiden sich diese Zellen von den in der Schleimhaut des Dünndarmes sonst vorkommenden schleimabsondernden Zellen (Becher- zellen) ganz bestimmt (W. MÜLLER).

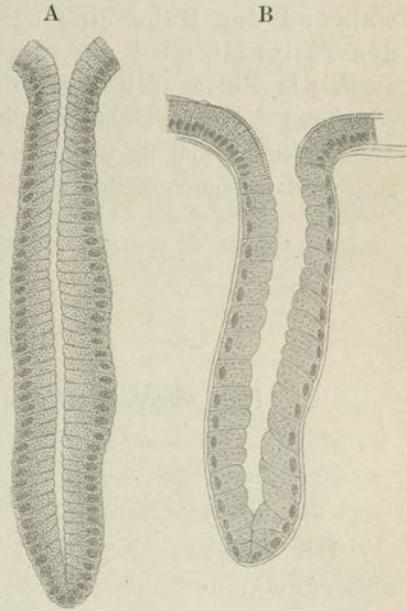
Über die Sekretionsbedingungen der Brunnerschen Drüsen wissen wir fast gar nichts. Es wird angegeben, daß ihre Zellen während der Verdauung ähnliche Ver- änderungen als die der Pylorusdrüsen zeigen, sowie daß die Drüsen desselben Darmes in verschiedenen Entfernungen vom Pylorus sich in verschiedenen Funktionszuständen befinden.

b. Die Drüsen des Dickdarmes.

Die Lieberkühnschen Drüsen im Dickdarme sondern keine ver- dauende Flüssigkeit ab. Um die Absonderung dieser Drüsen zu unter- suchen, hat man an Hunden eine Öffnung (Anus praeternaturalis) am Dick- darm gemacht und durch dieselbe ver- schiedene Substanzen, in kleine Tüll- säckchen eingehüllt, in den Dickdarm gebracht. Dabei hat man gefunden, daß weder Fibrin noch Stärke ver- daut wird, auch ist das Sekret nur spärlich und stellt eine wasserhelle, geruchlose, dick gelatinöse, klebrige Masse von neutraler Reaktion dar, welche kleinere und größere trübe Schollen führt (KLUG und KORECK).

Das Dickdarmsekret spielt also bei der Verdauung keine Rolle. Der Schleim, den es enthält, hat wahrscheinlich die Auf- gabe, die Passage des durch Resorption vom Wasser ein- gedickten Darminhaltes zu erleichtern.

Wenn man die Dickdarmschleimhaut eines Tieres, welchem Pilokarpin ein- gespritzt worden ist, mikroskopisch untersucht, so findet man die Drüsen aus Zellen zusammengesetzt, welche denjenigen der Dünndarmdrüsen außerordentlich ähnlich sind. Wie diese sind sie in Alkoholpräparaten schmal, längsstreifig und stark färbbar und enthalten runde oder ovale Kerne (Fig. 110, A). Nach anhaltender Ruhe bieten die



Figur 110. Mastdarmdrüse des Kaninchens, nach Heidenhain. A, nach starker Ab- sonderung; B, nach längerer Ruhe.

Dickdarmdrüsen ein ganz anderes Bild dar: die Drüenschläuche sind in ihrer großen Mehrzahl vom Grunde bis zu ihrem oberen Ende von Zellen ausgekleidet, welche schleimige Metamorphose durchgemacht und die Gestalt der Becherzellen angenommen haben: bauschig aufgetriebene, an Alkoholkarminpräparaten nicht färbbare Gebilde, deren äußeres zugespitztes Ende den Kern enthält (Fig. 110, B). Das Innere dieser Gebilde verhält sich ganz ähnlich dem der bei den Schleimdrüsen beschriebenen Schleimzellen (HEIDENHAIN).

Auch in den Drüsen des Dünndarmes finden sich Becherzellen zwischen den eigentlichen Epithelzellen; sie fehlen aber oft ganz, häufig treten sie vereinzelt in der Gegend des oberen Schlauchendes, seltener auch in dem unteren Schlauchende auf.

Aus diesen Tatsachen geht hervor, daß die betreffenden Zellen während der Ruhe eine schleimige Metamorphose erleiden; bei der Tätigkeit wird der Schleim herausgestoßen, und dabei geht auch die Zelle selbst oft zugrunde. In welchem Umfange letzteres stattfindet, ist noch nicht endgültig festgestellt. An der Basis des Epithels finden sich ab und zu kleine rundliche Zellen, welche als Ersatzzellen der zugrunde gehenden Zellen aufgefaßt werden.

Dritter Abschnitt.

Die Bewegungen des Verdauungsrohres.

§ 1. Das Kauen.

Die Kaubewegungen haben die Aufgabe, die in den Mund aufgenommene Speise mechanisch zu zerteilen und sie mit Speichel zu durchtränken, so daß daraus ein zum Verschlucken geeigneter Bissen entsteht.

Das Kauen findet durch Bewegungen des Unterkiefers gegen den Oberkiefer statt, wobei die Speise durch Bewegungen der Zunge und der Wangen zwischen die Zahnreihen gebracht und durch die mit großer Kraft gegeneinander bewegten Zähne zerkleinert wird.

Die Zähne wie auch die Art der Unterkieferbewegungen stehen mit der Art der Nahrung in einem unverkennbaren Zusammenhang, wenn es sich um Tiere handelt, deren natürliche Nahrung exklusiv animalisch oder exklusiv vegetabilisch ist. Beim Menschen bieten die Zähne und die Kieferbewegungen keine in dieser Hinsicht ausgeprägten charakteristischen Merkmale, was ohne Zweifel damit zusammenhängt, daß er in der Tat ein Geschöpf ist, das unter Beihilfe der Kochkunst mit den verschiedensten Nahrungsmitteln auskommen kann. Das rohe Fleisch kann von den Zähnen des Menschen nicht bewältigt werden; wenn es aber gekocht oder gebraten wird, wodurch das die Muskelfasern zusammenhaltende Bindegewebe gelockert wird, macht das Kauen desselben keine Schwierigkeiten. Ebenso werden die sonst von den menschlichen Verdauungswerkzeugen nicht angreifbaren Getreidesamen durch das Kochen oder das Brotbacken zur Nahrung des Menschen

geeignet. Unter allen in der Natur vorkommenden Nahrungsmitteln, die überhaupt den höheren Tieren zugänglich sind, können eigentlich nur das Gras und das Heu dem Menschen nicht als Speise dienen.

Das Kaugeschäft wird in erster Linie von den Backenzähnen besorgt; die Vorderzähne dienen nur zum Abbeißen von Stücken geeigneter Größe. Dabei wird der Unterkiefer durch die Masseteres und Temporales nach oben gezogen, von den Pterygoidei interni nach vorn und oben, von den Pterygoidei externi nach vorn gezogen. Der Unterkiefer wird durch die MM. digastrici, mylohyoidei und geniohyoidei nach unten und vom hinteren Bauch des Digastricus nach hinten gezogen. Bei einseitiger Kontraktion des Pterygoideus ext. wird der Unterkiefer nach der anderen Seite verschoben.

Bei der Abziehung des Unterkiefers bewegt sich der Gelenkhöcker nach vorn in einer nach oben konkaven Linie, zuerst langsam, dann schnell, zuletzt wieder langsam.

Beim Kauen wirken die Lippen, die Wangen und die Zunge mit, indem dieselben neue oder nicht vollständig gekaute Teile des Essens zwischen die Zahnreihen bringen, das Durchfeuchten desselben mit Speichel erleichtern, sowie nach vollbrachtem Kauen den Bissen bilden.

§ 2. Das Saugen.

Die Mundhöhle ist nicht allein luftdicht geschlossen, sondern kann auch erweitert werden, ohne daß der luftdichte Verschluss aufgehoben wird. In letzterem Falle tritt natürlich eine Ansaugung in der Mundhöhle auf, wodurch Flüssigkeiten dorthin gezogen werden können.

Der luftdichte Verschluss der Mundhöhle kommt dadurch zustande, daß die Zungenspitze gegen die Zähne und den Proc. alveolaris des Oberkiefers liegt, die Zungenwurzel sich an beiden Seiten erhebt und gegen die hinteren Zähne und den entsprechenden Teil des Oberkiefers legt, die untere Zungenfläche auf dem Rand des Unterkiefers ruht und der weiche Gaumen über der Zungenwurzel nach unten ausgespannt hängt. In diesem Raum herrscht ein negativer Druck von 2—4 mm Hg (MEZGER, DONDERS).

Von dem Vorhandensein dieses luftdichten Verschlusses kann man sich leicht überzeugen, wenn man bei ruhiger Atmung und geschlossenem Mund den Unterkiefer senkt, ohne den Mund zu öffnen: man bemerkt dann, wie die Wangen zwischen die Zahnreihen gedrückt werden.

Bei geschlossenem Munde wird der Unterkiefer nicht von den MM. temporales, sondern von dem Luftdruck getragen, da ja der Luftdruck außerhalb der Mundhöhle höher als der Druck in derselben ist.

Durch Zurückziehen der Zunge oder Senken des Unterkiefers wird die Mundhöhle erweitert und also eine Ansaugung in derselben bewirkt. Eine noch stärkere Ansaugung wird erzielt, wenn die Zunge nach unten gezogen wird.

Dies findet in folgender Weise statt. Die MM. sternothyreoidei, sternohyoidei und omohyoidei ziehen den Larynx nach unten und vorn; die MM. thyreochoidei ziehen das Zungenbein nach unten und die MM. geniohyoidei nach vorn. Infolge dieser kompli-

zierten Muskelwirkung wird die Zungenwurzel nach unten gezogen. Zu gleicher Zeit wird die Zunge durch die MM. genioglossi und hyoglossi abgeplattet und gegen die untere Zahnreihe gedrückt (AUERBACH).

Der in solcher Weise entstehende Saugraum beträgt im Mittel etwa 77 ccm, wovon $\frac{3}{8}$ auf die Senkung des Unterkiefers, $\frac{5}{8}$ auf das Herabziehen und die Abplattung der Zunge fallen.

Die Kraft des Ansaugens in der Mundhöhle ist eine sehr große. Durch wiederholtes Ansaugen kann ein negativer Druck von bis zu 700 mm Hg entwickelt werden.

Beim Saugen umfaßt das stillende Kind mit seinen Lippen die Brustwarze luftdicht, was durch den Mangel der Zähne und durch besondere membranöse, sehr gefäßreiche Vorsprünge am Zahnfleischrand der beiden Kiefer erleichtert wird. Diese Bildungen befinden sich an der Stelle der vier Eckzähne und sind hauptsächlich am Unterkiefer durch einen 1—3 mm vorspringenden membranösen Saum miteinander verbunden.

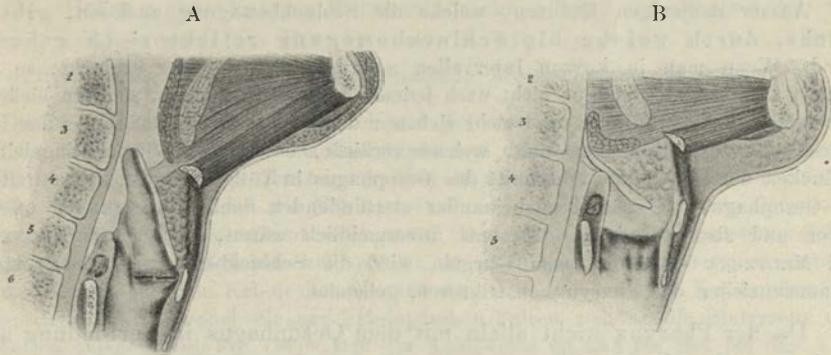
§ 3. Das Schlucken.

Als Schlucken bezeichnen wir sämtliche Prozesse, durch welche der Bissen aus der Mundhöhle in den Magen befördert wird. Dieser Akt stellt einen sehr verwickelten reflektorischen Vorgang dar, bei welchem zahlreiche Muskeln mitwirken.

Nachdem der Bissen gebildet und auf den Zungenrücken gebracht ist, wird durch Erregung sensibler Nerven in dem hinteren Teil der Mundhöhle der Schluckreflex ausgelöst. Beim Affen regt der gegen den Pharynx geschobene Bissen bei seinem Vorübergleiten an den Tonsillen den Schlingakt an (KAHN). Beim Menschen ist es vorläufig noch nicht gelungen, eine bestimmte Partie der Mundhöhle, des Isthmus faucium, der Zunge oder der hinteren oder Seitenwand des Pharynx ausfindig zu machen, von welcher aus der Schluckreflex unfehlbar ausgelöst werden konnte. Wir können also nur sagen, daß derselbe hervorgerufen wird, wenn der Bissen hinter den weichen Gaumen in die Gegend der Mandeln gedrängt wird. Dieser Vorgang findet unter dem Einfluß des Willens statt, und der Schluckreflex wird also durch einen Akt des Willens eingeleitet, verläuft dann aber ganz unabhängig vom Willen.

Dabei kontrahieren sich zuerst die MM. mylohyoidei, und der Druck in der Mundhöhle wird dadurch bis auf etwa 20 cm Wasser erhöht. Ungefähr gleichzeitig ziehen sich auch die MM. hyoglossi zusammen und bewirken, daß die freie Fläche der Zungenwurzel, die in der Ruhelage nach hinten und oben gerichtet ist, jetzt eine Bewegung nach hinten und unten ausführt. Nach KRONECKER und MELTZER würden dadurch flüssige und breiige Speisen durch die ganze Länge der Schluckbahn bis zum untersten Teil des Oesophagus hinabgespritzt werden, bevor die Kontraktionen der Pharynx- und Oesophaguskeln sich geltend machen können.

Gegen diese Auffassung kann indes bemerkt werden, daß der Oesophagus im Moment der Mylohyoideuskontraktion durch einen vom Larynx ausgeübten federnden Druck noch verschlossen ist. Dieser Verschluß wird erst dann aufgehoben, wenn der Larynx nach oben und vorn gezogen wird, was indes etwa 0.2 (SCHREIBER) bis 0.3 Sekunde (EYKMAN) nach Beginn des Schluckens stattfindet, zu einer Zeit wo die Wirkung der Mylohyoidei schon nachläßt. Wenn dem so ist, so würden die Bewegungen der genannten Muskeln und der Zunge im großen und ganzen die Schluckmasse nur bis in den Pharynx treiben können (vgl. Fig. 111, in welcher der Durchschnitt des Mundbodens und Halses bei normaler Haltung [A] und bei vollständiger Eröffnung der Speiseröhre [B] nach Röntgenbildern dargestellt ist: aus B ist unter anderem ersichtlich, wie sich die Zunge beim Schlucken an die hintere Rachenwand legt).



Figur 111. Durchschnitt des Mundbodens und Halses, nach P. H. Eykman. A bei normaler Haltung; B bei vollständiger Eröffnung der Speiseröhre.

Es folgen dann der Reihe nach Kontraktionen der Pharynx- und der Oesophagusmuskulatur. In der letzteren vollzieht sich die Bewegung mindestens mit zwei verschiedenen Geschwindigkeiten: einer rascheren innerhalb des aus quergestreiften Muskelfasern bestehenden Halsteils, einer langsameren innerhalb des Brustteils, in welchem die quergestreiften Muskelschichten von oben nach unten immer mehr von glatten Muskeln ersetzt werden. Die Gesamtzeit vom Beginn des Schluckens bis kurz vor der Eröffnung der Cardia beträgt etwa 7—8 Sekunden.

Wenn man den Oesophagus am Halse durchschneidet oder sogar ein langes Stück von ihm extirpiert und dann den N. laryngeus superior, der den Schluckreflex sehr leicht auslöst, reizt, so tritt ein ganz regelmäßiges Schlucken zum Vorschein, und die Bewegung des Oesophagus erstreckt sich nicht allein auf dessen oberen Teil, sondern auch in dem unteren, unterhalb des Schnittes liegenden Teil tritt die Kontraktion wie gewöhnlich hervor (Mosso). Die von oben nach unten fortschreitende Bewegung der Speiseröhre findet also unter dem unmittelbaren Einfluß des zentralen Nervensystemes statt. — Bei tief anästhesierten Hunden gelingt nach WILD dieser Versuch nicht. Indes verbreiten sich auch bei solchen Tieren die Kontraktionswellen über den ganzen Oesophagus, wenn die anatomische Kontinuität desselben nicht unterbrochen

ist. Daraus läßt sich folgern, daß sich die Kontraktion auch ohne Mitwirkung des zentralen Nervensystems durch den Oesophagus fortpflanzen kann, was nach der Annahme von MELTZER von der Wirkung peripherer Reflexzentren bedingt ist.

Wir haben uns also das Schlucken in der Weise vorzustellen, daß nach einmal eingeleitetem Schluckreflex die verschiedenen Abteilungen der Schluckwege (Mundboden und Zunge, Pharynx, die verschiedenen Abteilungen des Oesophagus) durch Impulse, welche von dem zentralen Nervensystem ausgehen, in einer ganz bestimmten Reihenfolge erregt werden; außerdem würden auch periphere Mechanismen, unter Umständen wenigstens, die Bewegungen des Oesophagus beeinflussen.

Die Nerven des Oesophagus finden sich beim Menschen für den oberen Teil in den NN. recurrentes N. vagi, für den unteren Teil in den Plexus pulmonalis und oesophageus.

Ausser denjenigen Reflexen, welche die Schluckbewegung auslösen, gibt es solche, durch welche die Schluckbewegung reflektorisch gehemmt wird. Wenn man in kurzen Intervallen mehrmals nacheinander schluckt, so kontrahiert sich der Oesophagus nicht nach jedem einzelnen Schlucken, sondern bleibt bis zum letzten Schlucken offen und zieht sich nur dann zusammen. Die Dauer des Intervalles entspricht derjenigen Zeit, welche verfließt, bevor nach einmal eingeleitetem Schlucken der betreffende Abschnitt des Oesophagus in Tätigkeit tritt. Hierdurch wird der Oesophagus bei schnell nacheinander stattfindenden Schluckbewegungen offen erhalten und also Störungen, die sonst unvermeidlich wären, vorgebeugt (KRONECKER und MELTZER). — Auch beim Gurgeln wird die Schluckbewegung, durch starkes Zusammenziehen der Pharynxkonstriktoren, gehemmt.

Da der Pharynx nicht allein mit dem Oesophagus in Verbindung steht, sondern auch mit den Choanen und mit dem Larynx kommuniziert, würde der beim Schlucken stattfindende positive Druck den Bissen leicht in jene oder in diesen treiben können. Dies geschieht jedoch nicht, dank verschiedener schützender Mechanismen, welche beim Schlucken tätig sind.

Der Rückgang des Bissens in die Mundhöhle wird durch die Kontraktion der MM. palatoglossi verhindert, welche die Zunge dem Gaumen nähern und den Isthmus faucium verdrängen. Ihre Wirkung wird durch die MM. styloglossi unterstützt, indem diese die Zunge gegen den Gaumen erheben und sie nach vorn vom Rande des Gaumensegels gegen diesen drücken.

Der Nasenrachenraum wird wesentlich durch das Gaumensegel vom Cavum pharyngo-orale abgeschlossen. Hierbei wird das Gaumensegel nicht passiv durch den Bissen, sondern aktiv durch Kontraktion seiner Muskeln erhoben, was z. B. daraus hervorgeht, daß bei gelähmtem Gaumensegel Wasser beim Schlucken den falschen Weg durch die Nase nimmt.

Die beim Abschluß des Nasenrachenraumes stattfindende Muskelaktion ist folgende. Durch die Kontraktion der MM. levatores veli palatini wird das Velum nach oben und hinten gehoben; die MM. palato-pharyngei sind insofern seine Antagonisten, als sie den Gaumen nach abwärts ziehen; sie haben aber auch eine Komponente von vorne nach hinten. Da jedoch die Levatoren stärker sind, so wird

der entgegenwirkende Zug nach abwärts sofort aufgehoben, und es bleibt die nach hinten wirkende Komponente zurück, durch welche das Gaumensegel gegen die Rückwand des Pharynx gehoben wird.

Da nun ferner die betreffenden Muskeln bei der Ruhe in den hinteren Gaumenbogen gekrümmt verlaufen, müssen diese bei der Kontraktion der Muskeln gestreckt und kulissenartig einander genähert werden; zu gleicher Zeit werden natürlich auch die Ränder des weichen Gaumens gespannt und das Umschlagen derselben gegen den Nasenrachenraum hin verhindert. Durch die *Tensores veli palati* wird das Gaumensegel gespannt, so daß es den Druck von unten besser aushält.

Zum Abschluß des Nasenrachenraumes tragen ferner die *MM. constrictores pharyngis superiores* bei, indem sie bei ihrer Kontraktion einen Wulst an der Rückwand des Rachens hervorrufen, gegen welchen sich der weiche Gaumen anlegt (*PASSAVANT*). Dies wird dadurch erzielt, daß die Bogen, die die oberen Pharynxkonstriktoren beschreiben, abgeflacht werden. Endlich rücken die *Plicae salpingopharyngeae* gegen die Mittellinie vor und bilden einen spitzen Bogen, in den sich der Wulst des *M. azygos uvulae* hineinlegt (*ZAUFAL*).

Die Hebung des Larynx bezweckt nicht allein, die Speiseröhre zu eröffnen, sondern auch den Eintritt von Schluckmassen in denselben zu verhindern. Der hierbei stattfindende Mechanismus ist folgender.

Die *MM. geniohyoidei*, *mylohyoidei* und der vordere Bauch der *MM. digastrici* heben, bei fixiertem Unterkiefer, das Zungenbein und den Larynx nach vorn und oben; die *MM. hyothyreoidei* ziehen den Larynx dicht an das Zungenbein. Gleichzeitig findet die oben beschriebene, durch die *MM. hyoglossi* und *genioglossi* bewirkte Bewegung der Zungenwurzel nach hinten und unten statt. Dadurch wird das Fettpolster, welches sich unmittelbar über dem Kehldeckel befindet, von oben nach unten zusammengedrückt, so daß dasselbe mit dem Kehldeckel bis auf den Grund des oberen Kehlkopfraumes hineingetrieben wird, wobei die *ary-epiglottischen* Falten sich an die Hinterseite des Kehldeckels anlegen (vgl. Fig. 111). Daß der Kehldeckel an und für sich bei dem Verschuß des Larynx keine große Rolle spielt, geht daraus hervor, daß er exstirpiert werden kann, ohne daß das Schlucken dadurch leidet. Auch scheint die aktive Beteiligung der eigenen Muskeln des Kehldeckels hierbei keine bedeutende zu sein.

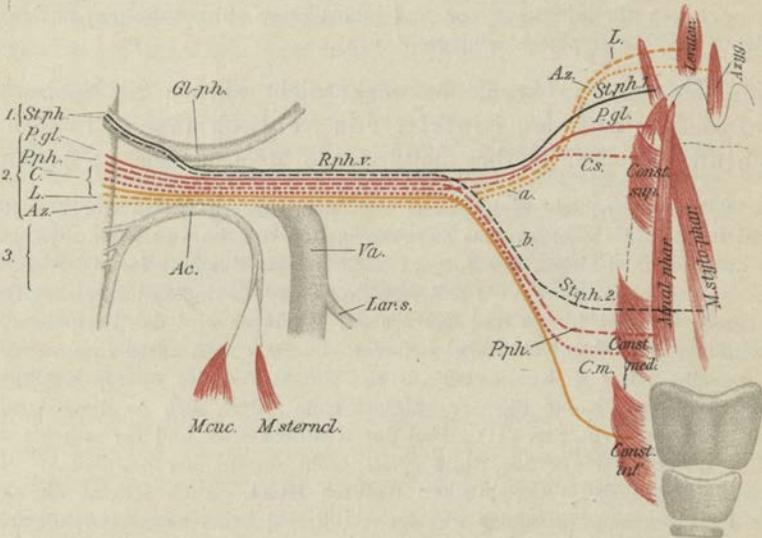
Der Verschuß des Larynx wird aber noch durch andere Mechanismen gesichert. Die Adduktoren des Kehlkopfes treten in Wirksamkeit, die Stimmritze wird geschlossen, die Gießbeckenknorpel legen sich fest aneinander und bücken sich schließlich so stark nach unten und vorne, daß sie fast die vordere Wand des Schildknorpels berühren und den Eingang zum Kehlkopf fast vollständig verschließen (*Kaninchen*, *MELTZER*). Die Taschenbänder schmiegen sich an die wahren Stimmbänder, so daß die *Ventriculi Morgagnii* verschwinden, und nähern sich gleichzeitig aneinander, möglicherweise bis zum Anlegen ihrer freien Ränder.

Vorher schon wird die hintere Rachenwand durch die Tätigkeit der *MM. stylopharyngei* (nicht nur oben, sondern namentlich auch unten in der Höhle der Gießbeckenknorpel) nach hinten außen gegen das lockere retropharyngeale Gewebe hin ausgebuchtet (*RÉTHI*). Hierdurch entsteht an dieser Stelle eine Ansaugung, durch welche ein etwaiger mangelhafter Verschuß des Larynxeinganges unschädlich gemacht und gleichzeitig auch dem Bissen der Weg hinter dem Larynxeingang gegen den Oesophagus eingang gewiesen wird. Diese Ansaugung scheint für das normale Schlucken von einer sehr großen Bedeutung zu sein, denn wenn sie durch Lähmung der *Stylopharyngei* wegfällt, so gelangen, nach Versuchen an Tieren, äußerst leicht fremde Körper in die Lungen und rufen dort tödlich verlaufende Entzündungen hervor.

Betreffs der Innervation dieser Muskeln verweise ich auf das beistehende Schema, welches von *RÉTHI* nach Versuchen an Affen entworfen ist (Fig. 112).

Der äußerst komplizierte Vorgang des Schluckens wird aller Wahrscheinlichkeit nach vom Kopfmark beherrscht und geregelt; nach MARCKWALD würde das Schluckzentrum lateralwärts und oberhalb der Spitze der Alae cinereae liegen.

Wenn der Bissen zum unteren Ende des Oesophagus gekommen ist, wird er von dort aus in den Magen getrieben. Die Cardia ist normal durch Muskelaktion verschlossen, was vor allem daraus hervorgeht, daß kein Erbrechen erfolgt, auch wenn man durch die Bauchpresse den Druck in die Bauchhöhle sehr stark erhöht. Durch die Tätigkeit ihrer Dilatatoren wird die Cardia geöffnet (vgl. § 4), und der hinuntergeschluckte Bissen durch die Kontraktion des untersten Oesophagusabschnittes in den Magen



Figur 112. Die motorischen Rachen- und Gaumennerven beim Affen, nach Réthi. 1, oberes, 2, mittleres, 3, unteres Wurzelbündel. *Gl-ph.*, N. glossopharyngeus; *Va.*, N. vagus; *Lar. s.*, N. laryngeus sup.; *Ac.*, N. accessorius spur.; *R. ph. v.*, R. pharyngeus vagi; *St. ph.*, die motorischen Nerven des M. stylopharyngeus; *P. gl.*, die motorischen Nerven des M. palatoglossus; *P. ph.*, die motorischen Nerven des M. palato-pharyngeus; *C.*, die motorischen Nerven der Rachenkonstriktoren; *L.*, die motorischen Nerven des Levator veli palatini; *Az.*, jene des Azygos uvulae.

getrieben. Wenn der Oesophagus durch Durchtrennung des Vagus erlahmt ist, so bleiben die hinuntergeschluckten Massen dort, und durch Aspiration derselben in die Lungen entstehen tödlich verlaufende Entzündungen, über welche später näher zu berichten ist.

Nach dem Schlucken hört man bei Auskultation in der Gegend der Cardia beim Menschen zwei Geräusche, das eine fast unmittelbar nach dem Anfang des Schluckens, das zweite etwa 6—7 Sekunden später. Das erste Geräusch wird nur selten gehört und scheint von einem abnormen Öffensein der Cardia bedingt zu sein. In diesem Falle wird wahrscheinlich der Schluck durch die Kontraktion der oberen Schluckwege mit einemmal bis in den Magen gespritzt. Das zweite Schluckgeräusch entspricht der Zeit seines Auftretens nach genau der Zeit, wo der Bissen durch die Cardia in den Magen hineingetrieben wird, und ist wahrscheinlich dadurch hervorgerufen.

Damit diese Geräusche auftreten sollen, müssen die hinuntergeschluckten Massen Luft enthalten, und das ist ja immer der Fall. Übrigens zeigt es sich, daß das zweite Schluckgeräusch beträchtlich später, als oben erwähnt ist, erscheinen kann, sowie daß auch ohne Schlucken Geräusche in der Cardiagegend entstehen können, was wahrscheinlich davon abhängt, daß wir sehr oft fast nur Luft schlucken und diese Luft früher oder später durch die Kontraktionen des Oesophagus in den Magen getrieben wird.

§ 4. Die Bewegungen des Magens.

a. Die Bewegungen des Magens an und für sich.

Die Muskulatur des Magens und des Darmes ist besonders bei geöffneter Bauchhöhle für allerlei innere und äußere Einflüsse, wie Störungen der Zirkulation, Abkühlung, Wasserverlust usw. ungemein empfindlich und muß daher vor diesen Einflüssen tunlichst geschützt werden. Man pflegt daher das Tier in eine auf Körpertemperatur erwärmte physiologische Kochsalzlösung zu bringen, in der Hoffnung dadurch die erwähnte Schwierigkeit, insofern sie sich auf äußere Einflüsse bezieht, zu vermeiden. Besser wäre wahrscheinlich eine Lösung anzuwenden, welche wie die Ringersche (s. oben S. 219) die wesentlichen Bestandteile der Blutasse in richtiger Proportion enthält.

Die Bewegungen des Magens bezwecken, die Nahrung mit dem Magensaft zu mischen und sie durch Kneten usw. mechanisch zu zerreiben. Hierdurch werden die durch den Magensaft zu erzeugenden chemischen Umwandlungen erheblich unterstützt, was am besten daraus hervorgeht, daß die Verdauung von Eiweiß in künstlichem Magensaft eine viel kürzere Zeit dauert, wenn dabei das Eiweiß bewegt wird, als wenn das Eiweiß nur ruhig liegen bleibt. Durch die Bewegung wird das Eiweiß von allen Seiten dem Magensaft zugänglich, und das Kneten, wie es bei der natürlichen Verdauung stattfindet, zerbröckelt leicht die unter dem Einfluß des Magensaftes morsch gewordenen Eiweißstückchen.

In Bezug auf die Muskulatur des Magens haben wir die beiden Öffnungen, die Cardia und den Pylorus, sowie den Magenkörper (Fundus) und den Pylorusteil des Magens (Antrum pylori) zu unterscheiden. Die Öffnungen sind von starken Muskelfasern umgeben und in der Regel geschlossen. Der Fundus oder Magenkörper hat eine verhältnismäßig schwach entwickelte Muskulatur, das Antrum pylori dagegen eine sehr kräftige.

Die Beobachtungen über die Bewegungen des Magens nach Zufuhr von Nahrung stimmen alle darin überein, daß die Kontraktionen des Pylorusteils viel kräftiger als die des Magenkörpers sind. Jener ist durch einen Ringmuskel (Sphincter pylori) vom Fundus abgegrenzt. Der Fundusteil ist verhältnismäßig schwach kontrahiert, oder es laufen verhältnismäßig schwache peristaltische Wellen über ihn, welchen sich die sehr kräftige Kontraktion des Pylorusteiles anschließt, die vom Sphincter pylori beginnt und sich nach dem Pylorus verbreitet.

In einem gewissen Zusammenhang damit steht die von MELTZER gefundene Tatsache, daß der Fundusteil auch bei starker Reizung mit Induktionsströmen keine gut

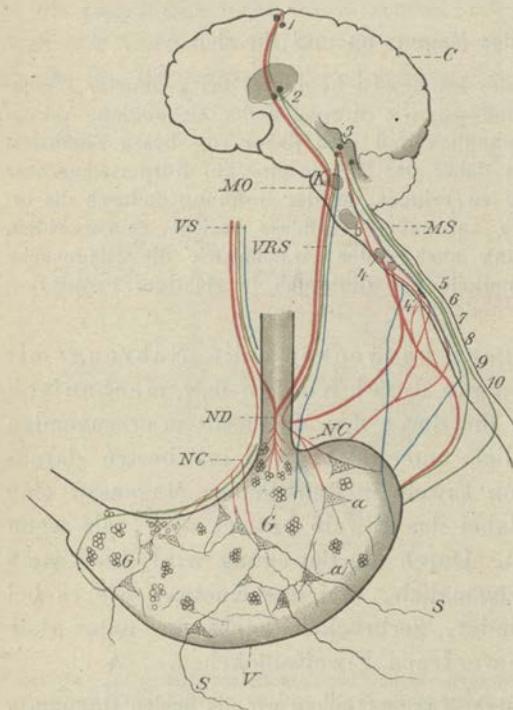
erkennbaren Kontraktionen gibt, während sich der Pylorusteil bei derselben Reizung um so energischer zusammenzieht, je mehr man sich dem Pfortner nähert.

An einem Magenfistelkranken hat man den Druck im Magenkörper gleich 14 bis 35 mm Hg gefunden, im Pylorusteil dagegen sogar Druckwerte von 130 mm Hg beobachtet. Der Pylorusteil kann durch Kontraktion des Sphincters oder durch lokale Kontraktion einzelner Abschnitte für eine längere oder kürzere Zeit, wie es scheint, ganz vollständig vom rechts davon liegenden Teil des Magens abgeschlossen werden.

Da nun im Magenkörper für gewöhnlich keine stärkere Druckwirkung stattfindet und der Pylorusteil bei der seiner Kontraktion folgenden Dilatation sich demnach unter

sehr geringer *Vis a tergo* füllt, so werden wahrscheinlich größere Stücke nicht in den Pylorusteil gepreßt, sondern es werden nur die leicht beweglichen, flüssigen und mehr breiigen Teile in denselben hineingeschwemmt. Wenn dies richtig ist, so folgt daraus ferner, daß im Magenkörper hauptsächlich eine chemische Veränderung der Nahrung stattfindet, während der Pylorusteil den eigentlichen Motor des Magens darstellt, woselbst die in denselben hineingelangten, mehr oder weniger zerkleinerten Stücke der Nahrung mit dem Magensaft inniger vermischt, und durch kräftige Kontraktionen zerrieben werden.

Die Erfahrung zeigt, daß der vollständig entnervte, ja sogar der vom Körper herausgeschnittene Magen noch spontane Kontraktionen ausführt, daß also der Magen, ebenso wie das Herz, in sich selbst alle Bedingungen für seine Bewegungen hat — was wahrscheinlich von den in der Magenwand befindlichen Ganglienzellen bedingt ist (vgl. unten S. 351). Diese Bewe-



Figur 113. Die Nerven der Magenmuskulatur, nach Openchowski. Rot, die Bahnen für Cardia; Blau, die Bahnen für Magenkörper; Grün, die Bahnen für Pylorus. C, das Großhirn; V, Magen; MO, Kopfmark; MS, Rückenmark; 5—10, Brustwirbel; VRS, rechter Vagus; VS, linker Vagus; ND, N. dilatator cardiacus; NC, NN. constrictorius; a, Auerbachsches Geflecht; S, S, Fasern vom sympathischen Geflecht; 1, Sulcus cruciatus; 2, Corpus striatum; 3, Corp. quadrigemina; 4, Rückenmarkszentren.

gungen werden aber in vielfacher Weise von dem zentralen Nervensystem beherrscht und geregelt. Die hierbei beobachteten, sehr verwickelten Beziehungen sind aus dem von OPENCHOWSKI entworfenen Schema (Fig. 113) ersichtlich.

Der Magen bekommt seine motorischen Nerven teils vom Vagus, teils von sympathischen Nerven. Diese Nervenbahnen sind bis zu der Grosshirnrinde verfolgt, und zwar hat man dabei folgendes gefunden.

a. Die Cardia. 1) Von der Gegend des hinteren Paares der Vierhügel gehen konstriktorische Fasern größtenteils durch die Vagi; einige verlaufen in sympathischen

Bahnen, und zwar treten diese vom V.—VIII. Brustwirbel aus dem Rückenmark heraus, um dann durch die beiden Splanchnici ihren weiteren Weg zu nehmen; im Brustsympathicus sind diese Fasern nur spärlich vertreten. 2) Die Cardia wird erweitert durch Nervenfasern, welche von dem Bezirke des Hirns, wo sich das vordere untere Ende des Nucleus caudatus mit dem Nucleus lentiformis verbindet, ausgehen und sich zur Vagusbahn gesellen. Auch im Rückenmark bis zum V. Brustwirbel finden sich Zentren für die Öffnung der Cardia, welche durch sympathische Bahnen zu der Cardia gelangen.

b. Der Magenkörper zwischen der Cardia und dem Pylorusteil. 1) Die Gehirnzentren für dessen Kontraktion liegen im Vierhügel, und die Bahnen gehen sowohl durch die Vagi als (hauptsächlich) durch das Rückenmark und strahlen im unteren Teil des Brustmarkes durch den Grenzstrang aus. 2) Hemmende Zentren liegen im oberen Teil des Rückenmarkes, und ihre Bahnen verlaufen durch den Sympathicus und Splanchnicus (nach LANGLEY auch im Vagus).

c. Der Pylorus und der Pylorusteil. 1) In dem Vierhügel finden sich die Kontraktionszentren sowohl für den Pylorus als für die Pars pylorica. Die Hauptbahn ist wieder der Vagus; auch durch das Rückenmark verlaufen konstriktorische Fasern für diese Teile des Magens. 2) Das Zentrum der dilatatorischen Nerven für die Cardia gibt auch eine Hemmung der Pylorusbewegung, aber keine Öffnung. Die Bahn geht durch das Rückenmark bis zum X. Brustwirbel und dann in die Splanchnici. Im Vierhügel sind für die Pars pylorica hemmende Zentren vorhanden, und von den Oliven des Kopfmages sind für den Pylorus Öffnungen zu erzielen; der weitere Weg geht durch das Rückenmark. — Der dilatatorische Nerv der Cardia erweist sich unter allen Umständen als ein Schließer des Pylorus. Öffnung der Cardia und Kontraktion des Pylorus fallen zeitlich zusammen. — Nach LANGLEY finden sich auch im Vagus hemmende Fasern für den Pylorus.

b. Die Entleerung des Magens.

Nachdem durch die vereinigte Einwirkung des Magensaftes und der Magenbewegungen der Mageninhalt zu einer breiigen Masse (Chymus) verwandelt worden ist, ist die Aufgabe der Magenverdauung erfüllt, und nun wird der Pylorus geöffnet und der Chymus in den Darn getrieben.

Die Zeit des Aufenthaltes der Nahrung im Magen ist von der Art der zugeführten Nahrung in hohem Grade abhängig, was selbstverständlich ist, da ja die Beschaffenheit der Speise in einem sehr hohen Grade die Dauer der Verdauung im Magen bis zur Bildung des Chymus beeinflussen muß. Bei Hunden mit Duodenalfistel hat MORITZ gezeigt, daß reine Flüssigkeiten (Wasser und ungeronnene Milch) den Magen ungemein rasch verlassen. Wesentlich langsamer ist die Entleerung bei geronnener Milch. Am längsten dauert sie bei fester Nahrung (Fleisch, Wurst). Die Konsistenz des Mageninhaltes wirkt also auf die Raschheit der Entleerung des Magens in erster Linie bestimmend ein. Aber auch die chemische Beschaffenheit des Inhaltes hat hierbei eine wesentliche Bedeutung. Wie Selbstversuche von MORITZ ergaben, verhalten sich Wasser, schwache Kochsalzlösungen, Bouillon den Magen sehr rasch während CO₂-haltiges Wasser, schwache Salzsäurelösung, Milch und Bier beträchtlich länger im Magen bleiben. Wenn Fleisch oder Brot mit Wasser

genossen wird, so wird die Entleerung des letzteren durch die Zugabe von den festen Nahrungsmitteln wesentlich verzögert.

Auch bei einer konsistenteren Kost dürften kleinere Portionen breiiger Beschaffenheit, je nachdem sie gebildet werden, aus dem Magen ins Duodenum getrieben werden, und also die Entleerung des Magens allmählich stattfinden. Ferner hat es sich herausgestellt, daß sich der Pfortner schließt und die austreibenden Bewegungen des Magens temporär aufhören, sobald eine gewisse Portion des Mageninhaltes in den Darm gelangt ist (HIRSCH, v. MERING). Hierbei hat nicht allein der Füllungsgrad, sondern auch die Reaktion des Dünndarminhaltes eine entscheidende Bedeutung. Wenn man Salzsäure oder reinen Magensaft beständig und in geringen Mengen durch eine Fistel in das Duodenum eingießt, so kann man hierdurch eine vorher in den Magen eingeführte Sodalösung unbegrenzte Zeit im Magen zurückhalten. Eine in derselben Weise instillierte Sodalösung übt gar keine solche Wirkung aus. Hieraus folgt, daß jeder Austritt von Mageninhalt in den Darm eine Zeit lang, bis die Salzsäure des Magensaftes durch die alkalischen Flüssigkeiten des Darmes neutralisiert wird, die weitere Entleerung des Magens aufhebt (PAWLOW).

c. Das Erbrechen.

Das Erbrechen stellt einen abnormen Prozeß dar, durch welchen der Mageninhalt statt durch den Pylorus nach außen durch die Cardia entleert wird.

Beim Erbrechen sind mehrere Muskeln, und zwar vor allem das Diaphragma und die Bauchmuskeln beteiligt. Diese kontrahieren sich auf einmal und erzeugen also einen hohen intraabdominalen Druck, der natürlich auch auf die Magenwand ausgeübt wird. Wenn die Cardia dabei geschlossen ist, so tritt kein Erbrechen ein, was am deutlichsten daraus hervorgeht, daß dieselbe gleichzeitige Kontraktion des Diaphragmas und der Bauchmuskeln auch sonst, z. B. bei der Defäkation, gemacht wird, ohne daß ein Erbrechen erfolgt. Zum Erbrechen gehört also, daß sich die Cardia öffnet. Dagegen spielt die Magenwand an und für sich keine wesentliche Rolle, denn der ganze Magen kann durch eine Schweinsblase ersetzt und dennoch Erbrechen hervorgerufen werden (MAGENDIE). Doch muß bemerkt werden, daß sich der Pylorusteil des Magens beim Erbrechen sehr kräftig kontrahiert und seinen Inhalt in den Fundus vorschiebt.

Beim Erbrechen wird der Larynx sowie der Nasenrachenraum in derselben Weise wie beim Schlucken abgeschlossen, und die unter einem hohen Druck aus dem Magen hervorstürzenden Massen müssen daher ihren Weg durch die Mundhöhle nehmen. Hierbei ist die Zunge nicht wie beim Schlucken erhoben, sondern herabgedrückt und rinnenförmig ausgehöhlt.

Das Erbrechen wird teils durch gewisse Arzneistoffe, teils durch Reflexe, und zwar von der Zungenwurzel, dem Rachen, dem Magen, dem Darm, dem

Uterus aus hervorgerufen. Auch durch die Vorstellung oder den Anblick von irgend etwas Ekelhaftem, sowie durch Gehirnerschütterung kann das Erbrechen ausgelöst werden.

Wie aus dem Erwähnten hervorgeht, wirken beim Erbrechen sehr zahlreiche Muskeln in einer genau koordinierten Weise zusammen, und die geläufigen Anschauungen über die Tätigkeit des zentralen Nervensystems machen es daher sehr wahrscheinlich, daß diese Koordination durch ein spezielles Zentrum (Breachzentrum) erzielt wird. Es wird auch in der Tat angegeben, daß beim Hunde die Zerstörung einer in der Mittellinie des Kopfmarkes liegenden, in der Gegend des Calamus scriptorius befindlichen Stelle das Erbrechen verhindert, d. h. daß diese Stelle das Brechzentrum darstellt. Dieses Zentrum ist paarig und liegt in den tieferen Schichten des Kopfmarkes (TUMAS). Wie es sich auch mit dem Vorhandensein dieses Zentrums verhalten mag, so viel scheint jedenfalls sicher zu sein, daß Brechzentrum und Atenzentrum nicht, wie dies vielfach angenommen wird, identisch sind. Es ist allerdings richtig, daß gewisse Atemmuskeln am Erbrechen teilnehmen, es kommen aber viele andere Bewegungen, die mit den Atembewegungen gar nichts zu tun haben, hinzu, und bei der Atmung findet ja die gleichzeitige Kontraktion des inspiratorisch wirkenden Diaphragmas und der expiratorisch wirkenden Bauchmuskeln niemals statt.

§ 5. Die Bewegungen des Darmes.

Die Darmbewegungen bezwecken, den Darminhalt mit den in den Darm ausgegossenen Verdauungsflüssigkeiten zu mischen und ihn allmählich weiter nach unten zu treiben.

Nach GRÜTZNER kommen im Darm auch in entgegengesetzter Richtung verlaufende, antiperistaltische Kontraktionen vor, durch welche der Darminhalt weite Strecken nach oben getrieben werden kann.

In nüchternem Zustande scheint der Darm in der Regel ruhend zu sein. Schon etwa $\frac{1}{4}$ Stunde nach dem Essen fängt der Darm an, sich zu bewegen. Außerdem werden Darmbewegungen schon durch Schlucken, durch kurze Ätherinhalationen, durch psychische Einwirkungen, durch Applikation von Kälte auf den Bauch, sowie durch direkte Darmreizung (vgl. unten) usw. hervorgerufen.

Durch Untersuchungen an Darmfisteln hat man die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Bewegung durch den Darm zu bestimmen gesucht und hat dabei sehr verschiedene Werte beobachtet, was eigentlich von vornherein zu erwarten ist, wenn man bedenkt, in einem wie hohen Grade die verschieden große Füllung des Darmes und die verschiedenartige Beschaffenheit des Darminhaltes in dieser Hinsicht einwirken muß, eine Schlußfolgerung, die durch die am herausgeschnittenen Darm gemachte Beobachtung, daß eine lokal hervorgerufene Darmkontraktion nur, wenn fortgeschobener Inhalt sie vermittelt, durch den Darm fortgepflanzt wird, ihre Bestätigung findet.

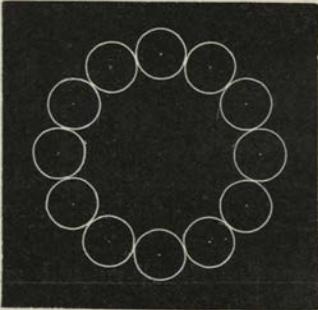
Nach Beobachtungen an VELLASchen Darmfisteln hat man für die Geschwindigkeit der Darmbewegung Werte von 1 cm in 2—10 Minuten und 1 cm in 30—40 Sekunden, letzteres nach Nahrungsaufnahme, gefunden. Nach anderen Beobachtungen würde die peristaltische Bewegung etwa in 90 Minuten den ganzen Darm des Hundes durchlaufen. Ferner hat man die Geschwindigkeit der Darmbewegung dadurch ermittelt, daß man einen an eine Schnur gebundenen Ballon durch eine Magenfistel in das Duodenum gebracht und an der Schnur die Fortpflanzungsgeschwindigkeit gemessen hat. In den obersten Abschnitten war die Geschwindigkeit größer als in den tieferen und erreichte

dasselbst den hohen Wert von 10—18 cm in 1 Minute, was jedoch angesichts der langen Zeit, während welcher die Nahrung im Darm verweilt, entschieden abnorm hoch ist.

Die Kraft der Darmbewegung wurde bei diesen Versuchen durch dasjenige Gewicht, welches der Darm noch zu heben vermochte, bestimmt und 18 cm unterhalb des Pylorus gleich 228.5 g, 38 cm bzw. 50 cm unterhalb des Pylorus gleich 90.4, bzw. 75.5 g gefunden. Nach diesen Erfahrungen zu urteilen, nimmt also die Kraft von den oberen Darmabschnitten nach den unteren hin allmählich ab.

Bei den Kontraktionen der Ringmuskelfasern wird natürlich der Darm verengt; die Kontraktionen der Längsmuskelfasern verkürzen den Darm und erweitern ihn zu gleicher Zeit. Wir nehmen an, daß in Figur 114 die kleinen Kreise die nebeneinander stehenden Querschnitte der Längsmuskeln darstellen. Wenn dieselben sich kontrahieren, so werden sie zugleich dicker, jede Faser beansprucht also einen größeren Raum, und die aneinander liegenden Fasern müssen also das Darmlumen erweitern. Diese Folgerung ist auch experimentell bestätigt worden (EXNER).

Betreffend die tatsächlich stattfindenden Bewegungen des Darminhaltes hat CANNON, nach Verabreichung eines mit Subnitras bismuthicus gemischten Futters mit Hilfe der Röntgenstrahlen beobachtet, daß das Futter in einer Dünndarmschlinge gleichzeitig in kleine Segmente geteilt wird, aus welchen durch rhythmische, etwa 30 mal in der Minute erfolgende Kontraktionen neue Segmente wieder gebildet werden. Hierdurch wird das Futter mit den Darmflüssigkeiten sehr innig gemischt und in intime Berührung mit der absorbierenden Darmwand gebracht. Wenn der Inhalt im Darne distalwärts vorgeschoben wird, wiederholt sich dieser Vorgang immer wieder.



Figur 114. Schema.

Daß die Darmbewegungen zu einem gewissen Grade vom zentralen Nervensystem unabhängig sind, geht daraus hervor, daß auch der ausgeschnittene Darm sich spontan kontrahieren kann. Bei Tieren, an welchen sämtliche Nerven des Darmes durchschnitten sind, kann man Kontraktionen zweierlei Art beobachten.

1) Die Darmschlingen sind in einer hin- und hergehenden Bewegung begriffen (Pendelbewegungen), bei welcher sowohl die longitudinalen als auch, obgleich in geringerem Umfange, die zirkularen Muskelfasern tätig sind. Durch letztere entstehen an der Darmwand kleine Wellen, welche sich ziemlich schnell (2—5 cm pro Sekunde) und in der Regel von oben nach unten längs des Darmes fortpflanzen.

2) In einzelnen Teilen des Darmes kommen auch starke Kontraktionen der zirkularen Muskeln vor, welche viel langsamer als die soeben erwähnten Kontraktionen (1 cm in 10 Sekunden) von oben nach unten ziehen (peristaltische Bewegungen). Bei der Fortpflanzung dieser Kontraktionen erweitert sich der Darm immer unterhalb der augenblicklich kontrahierten Stelle.

Am entnervten Darm lassen sich die peristaltischen Bewegungen durch eine schwache mechanische Reizung der Darmschleimhaut oder noch leichter durch Einführen eines Ballons in den Darm hervorrufen. Jede solche Reizung erregt den oberhalb der gereizten Stelle liegenden Darmabschnitt und erschläfft den unterhalb liegenden (BAYLISS und STARLING).

Die peristaltische Bewegung des Darmes ist also eine ziemlich komplizierte Erscheinung, welche ein bestimmtes, gesetzmäßiges Zusammenwirken verschiedener Darmabschnitte erfordert und also für ihr Zustandekommen aller Wahrscheinlichkeit nach die Beteiligung einer nervösen Regulation erfordert. Da sie sowohl bei vom Körper ausgeschnittenem, als auch bei entnervtem Darm in ihrer vollen Gesetzmäßigkeit beobachtet werden kann, müssen die betreffenden Vorrichtungen in der Darmwand selbst liegen, und wir haben als solche wahrscheinlich den Plexus myentericus aufzufassen.

Nach MAGNUS bleiben an überlebenden und in der Ringerschen Lösung aufbewahrten Darmstücken die spontanen Bewegungen auch nach Entfernung der Submucosa nebst dem Meissnerschen Plexus unverändert bestehen; dagegen hebt eine Trennung der Ringmuskulatur vom Auerbachschen Plexus deren spontane Bewegungen auf, während die in Verbindung mit diesem Plexus gebliebene Längsmuskulatur ihre Bewegungen wie früher ausführt. Nach diesen Erfahrungen würden also sämtliche automatische Bewegungen des Darmes von der Tätigkeit des Auerbachschen Plexus abhängen.

Die Bewegungen des Darmes werden in vielfacher Weise vom zentralen Nervensystem reguliert, und zwar erhält der Dünndarm seine zentrifugalen Nerven teils durch den Vagus, teils durch den Splanchnicus. Über die Einwirkung dieser Nerven auf die Darmbewegungen hat sich bis in die neueste Zeit keine Einigkeit gewinnen lassen, und man kann ohne Übertreibung sagen, daß alle überhaupt denkbare Möglichkeiten von den verschiedenen Autoren vertreten werden.

Jedenfalls stimmen die meisten darin überein, daß der Splanchnicus hemmende Nerven für den Darm enthält (PFLÜGER 1857). Wenn man an einem fastenden Hunde, dessen Splanchnici noch unversehrt sind, den Bauch öffnet, so beobachtet man nicht die oben besprochenen Kontraktionen, sondern der Darm ist ganz ruhend. Eine lokale Reizung ist entweder ganz wirkungslos, oder sie ruft nur eine cirkumskripte Kontraktion hervor; usw. Werden die Splanchnici jetzt durchschnitten, so fängt der Darm nach etwa 15—20 Minuten an, sich in der oben beschriebenen Weise zu bewegen.

Diese Erfahrungen zeigen, daß der Splanchnicus unter normalen Verhältnissen auf die Darmmuskulatur einen tonischen hemmenden Einfluß ausübt. Noch deutlicher stellt sich diese Hemmung heraus, wenn der Splanchnicus bei stattfindenden Darmbewegungen gereizt wird: die Kontraktionen hören vollständig auf, und der Tonus der Darmwand nimmt ab.

Es wird angegeben, daß sich diese Hemmung allein auf die zirkuläre Muskelschicht (EHRMANN, WINKLER) oder unter normalen Bedingungen nur auf die longitudinale erstreckt; nach den Erfahrungen von BAYLISS und STARLING sollen indes bei dem Hunde, dem Kaninchen und der Katze beide Muskelschichten dem hemmenden Einfluß des Splanchnicus unterliegen.

Es wird auch angegeben, daß der Splanchnicus motorische Nerven für die longitudinalen (EHRMANN, WINKLER) oder die zirkulären (COURTADE und GUYON) oder alle beide Muskelschichten (BUNCH) führe; wenn letzteres der Fall wäre, so könnte

man ohne Schwierigkeit die einander widerstreitenden Resultate verschiedener Autoren erklären, indem die eine oder andere der im Splanchnicus enthaltenen Gattungen von Nervenfasern aus irgend welcher Ursache weniger leistungsfähig gewesen wäre. Es ist aber auch möglich, daß die Verschiedenheit der Resultate von Versuchsfehlern bedingt wäre. Bestimmte Schlußfolgerungen dürften aus dem bis jetzt vorliegenden Material kaum gezogen werden können.

Da der Splanchnicus auch gefäßverengende Nerven für die Darmgefäße führt, könnte man sich vorstellen, daß die Ursache des Darmstillstandes bei Splanchnicusreizung nicht in einer spezifischen Hemmung, sondern in der Anämie zu finden wäre. Gegen diese Deutung läßt sich indes bemerken, daß zwischen beiden Erscheinungen der notwendige Parallelismus fehlt. Die Zunahme des Blutdruckes ist zuweilen sehr bedeutend, während die gleichzeitige Hemmung der Darmbewegungen nur einen geringen Grad hat; die Darmhemmung ist bei der ersten Reizung des Splanchnicus am deutlichsten und nimmt bei jeder folgenden immer mehr ab, während der Blutdruck immer auf dieselbe Höhe ansteigt. Die Hemmung der Darmbewegungen kann endlich auch bei vollständig aufgehobenem Kreislauf (Herzextirpation) nachgewiesen werden.

Viele Autoren sind darüber einig, daß der Vagus einen motorischen Nerven für den Darm darstellt, während andere dagegen bei Vagusreizung keine Wirkung auf den Darm erzielt haben. Es ist möglich, daß letzteres von dem hemmenden Einfluß des Splanchnicus bedingt sei, weshalb es sich empfiehlt, bei derartigen Versuchen die Splanchnici zuerst zu durchschneiden (JACOBI). Um die durch den Herzstillstand bei Vagusreizung bedingten Störungen der Zirkulation zu vermeiden, muß man den Vagus entweder unterhalb der Herzäste reizen, oder diese durch Atropin lähmen. Unter solchen Verhältnissen haben BAYLISS und STARLING sowie BUNCH als typisches Resultat bei der Vagusreizung zuerst eine kurzdauernde Hemmung und dann eine immer stärker werdende Kontraktion beobachtet. Der Vagus würde also sowohl hemmende als erregende Nervenfasern enthalten, jene mit einer kurzen, diese mit einer langen Latenzdauer. Nach einigen Autoren erstrecken sich diese Wirkungen auf die beiden Muskelschichten des Darmes, nach anderen sollen durch den Vagus die Längsmuskelfasern gehemmt und nur die Zirkularfasern erregt werden (EHRMANN, WINKLER).

Daß die durch den Vagus hervorgerufenen Darmkontraktionen nicht allein die Folge der Magenbewegungen darstellen, geht daraus hervor, daß sie auch nach Unterbindung des Duodenum erscheinen.

Über die Zentren und den zentralen Verlauf der Darmmuskelnerven besitzen wir folgende Angaben. Beim Hunde sollen Darmbewegungen bei Reizung der motorischen Zone der Großhirnrinde, des Thalamus, des Kleinhirns und des Kopfmарkes erhalten werden. Hemmende Wirkungen sind bei Reizung der motorischen Zone, des untersten Teiles des Halsmarkes und des obersten Teiles des Brustmarkes beobachtet worden. Näher hierauf einzugehen, ist auf Grund der noch herrschenden Unsicherheit in Bezug auf die Wirkungen der peripheren Nerven auf die Darmbewegungen, nicht angezeigt.

Sobald der Darminhalt in den Dickdarm eintritt, findet, nach Beobachtungen mit Röntgenstrahlen (CANNON, s. oben), eine kräftige Kontraktion im Coecum und Colon ascendens statt, wodurch der Inhalt distalwärts gebracht wird. Einen Augenblick später erscheint daselbst eine antiperistaltische Bewegung, und in rhythmischer Wiederkehr stellt diese nun

die gewöhnliche Bewegungsform des Colon ascendens und transversum dar. Endlich hört sie aber auf, der Inhalt sammelt sich im Colon transversum und wird von da ins Colon descendens getrieben.

Betreffend die Innervation des Dickdarmes und des Rectums haben BAYLISS und STARLING gezeigt, daß sich der entnervte Dickdarm im großen und ganzen ganz wie der entnervte Dünndarm verhält. Der Vagus soll für den ersten Teil des Dickdarmes motorische Fasern enthalten. Die übrigen Teile des Dickdarmes und des Rectums werden von Lumbal- und Sakralnerven versorgt. Erstere entstammen der II.—IV. Lumbalwurzel und gehen durch den Sympathicus zum Ganglion mesentericum inf. und zum Darne. Die aus der II.—IV. Sakralwurzel kommenden Sakralnerven verlaufen in den sogen. NN. erigentes (LANGLEY; vgl. S. 281). — Nach BAYLISS und STARLING enthalten beim Hunde die Lumbalnerven hemmende (aber keine motorischen) Fasern für die beiden Muskelschichten des Colons, während die Sakralnerven ihre motorischen Nerven darstellen. Indes ist es möglich, daß letztere auch hemmende Fasern führen.

Es muß aber bemerkt werden, daß die Innervation des Dickdarmes von verschiedenen Autoren in sehr verschiedener Weise dargestellt wird. So enthält nach FELLNER und WINKLER der N. erigens hemmende Fasern für die Ringmuskulatur und motorische für die Längsmuskulatur des Rectums, während der N. hypogastricus umgekehrt die Ringmuskulatur erregt und die Längsmuskulatur hemmt. Es würde also hier dieselbe gekreuzte Innervation (v. BASCH) stattfinden, wie sie beim Dünndarm von EHRMANN und WINKLER angegeben wurde.

Vierter Abschnitt.

Die Verdauung in den verschiedenen Abteilungen des Verdauungsrohres.

Nachdem wir die Eigenschaften und die Sekretion der Verdauungsflüssigkeiten sowie die Bewegungen des Verdauungsrohres kennen gelernt haben, erübrigt es noch, den Verdauungsprozeß in den verschiedenen Abteilungen des Verdauungsrohres und die Bedeutung derselben zu studieren.

Als allgemeine Bemerkung muß hier nochmals betont werden, eine wie große und tiefeingreifende Bedeutung die Eßlust für die gesamte Tätigkeit des Verdauungsapparates hat. Nur unter ihrem Einfluß kommt eine ausgiebige Sekretion von Magensaft gleich nach der Nahrungsaufnahme zustande; die Säure des Magens erweckt ihrerseits die Sekretion der Bauchspeicheldrüse, welche dann ihren Saft ohne Zeitverlust in den Darm ausgießt; nach früher oder später stattfindender Entleerung des Magens ist also der Darm sogleich bereit, die Verdauungsarbeit fortzusetzen und zu Ende zu führen. — Unsere Kenntnisse von den Bedingungen, welche die Bewegungen des Verdauungsrohres beherrschen, sind allerdings noch zu gering, um uns zu erlauben, über die Bedeutung der Eßlust und des

Essens überhaupt für dieselben etwas Näheres zu sagen. Doch zeigen gewisse Erfahrungen von PAWLOW, daß die Eßlust auf die Bewegungen des Magens einen tatsächlichen Einfluß ausübt. So werden beim Hunde spontan auftretende Magenbewegungen unterdrückt, wenn man das Tier durch Vorzeigen von Futter stark reizt: der Magen bereitet sich zur Aufnahme der Nahrung.

§ 1. Die Verdauung in der Mundhöhle.

Die wichtigste Aufgabe der Mundhöhle in Bezug auf die Verdauung ist die durch das Kauen bewirkte mechanische Zerkleinerung der genossenen Kost sowie die Mischung derselben mit dem Speichel, wodurch teils wasserlösliche Stoffe gelöst werden, teils und vor allem der zu schluckende Bissen durch das Mucin des Speichels schlüpfrig wird und also leichter die engen Schluckwege passiert.

Dies wird durch folgende Beobachtung von CL. BERNARD bewiesen. Bei einem Pferde wurde eine Oesophagusfistel am Halse gemacht und dem Tiere Boli von feuchtem Hafer gegeben. In 1 Minute traten durch die Fistelöffnung 55 g Hafer hervor. Dann wurden die Ausführungsgänge der beiden Ohrspeicheldrüsen durchschnitten und also deren Speichel von der Mundhöhle ausgeschlossen. Nunmehr traten durch die Fistel nur 14.4 g Hafer in 1 Minute hervor. — Auch der von den Drüsen des Pharynx und des Oesophagus abgesonderte Schleim unterstützt das Gleiten des Bissens.

Bei mehreren Tierarten wird ein diastatisches Enzym im Speichel vermißt, und bei diesen beschränkt sich also die physiologische Bedeutung des Speichels auf seine soeben erwähnte rein mechanische Wirkung. Im allgemeinen hat man sich vorgestellt, daß auch da, wo das Ptyalin vorhanden ist, die von ihm bedingte Zuckerbildung nur eine untergeordnete Rolle spielt, denn einerseits gestattet die Zeit, während welcher die Nahrung in der Mundhöhle bleibt, keine in Betracht kommende Umwandlung der Stärke, und andererseits würde der verschluckte Speichel durch die Säure des Magensaftes schnell sein zuckerbildendes Vermögen einbüßen. Die letztere Folgerung setzt indes voraus, teils daß der Säuregehalt im Magen von Anfang an genügend hoch sei, teils daß der Mageninhalt sehr schnell vom Magensaft völlig durchdrungen werde. Dies ist aber nicht der Fall. Am Menschen hat nämlich HENSLEY nachgewiesen, daß bis zu etwa 80 Proz. der nach etwa $\frac{1}{2}$ Stunde aus dem Magen aufgeheberten Kohlehydrate Maltose oder dieser nahe stehende Dextrine darstellen. Nach CANNON und DAY läßt sich bei der Katze eine saure Reaktion im Innern des Fundusinhaltes erst nach etwa $1\text{—}1\frac{1}{2}$ Stunde beobachten, und während dieser Zeit hat ja das Ptyalin volle Gelegenheit, auf die Stärke einzuwirken, was auch durch direkte Versuche mit Zugabe von menschlichem Speichel bestätigt wurde.

§ 2. Die Verdauung im Magen.

Die erste Abteilung des Verdauungsrohres, in welcher die Nahrung in einem erheblicheren Umfange chemisch verändert wird, ist der Magen.

Im Magen werden die Kohlehydrate teils durch den verschluckten Speichel, teils durch die Säure und die Bakterien des Mageninhaltes verändert. Durch die Säure des Magens wird Stärkekleister in lösliche Stärke verwandelt; aus dieser wird durch eine unter der Mitwirkung von Bakterien stattfindende saure Gärung Dextrin, Zucker und Milchsäure gebildet.

Emulgiertes Fett wird durch das Magensteapsin in bedeutendem Umfange gespalten (vgl. S. 301).

Unter der Einwirkung des Labenzymy gerinnt das Kasein. Der dabei gebildete Käse wird von dem Magensaft wieder gelöst und, was besonders für die Kinderernährung sehr wichtig ist, fast die ganze Phosphormenge des Käses geht nach Versuchen *in vitro* wieder als organische Verbindung in die Lösung über.

Durch die Kaseingerinnung wird der Übergang dieses wichtigsten Nahrungsstoffes der Milch in den Darm verzögert.

Die Pepsin-Salzsäure löst alle Arten von wirklichem Eiweiß und ferner die leimgebenden Substanzen auf. Ebenso werden darin Sehnen (elastische Substanzen) gelöst; dagegen übt der Magensaft keine Einwirkung auf das Keratin usw. aus.

Der Einfluß des Magensaftes auf die leimgebenden Substanzen scheint für die gesamte Verdauung ganz besonders bedeutungsvoll zu sein, es wird sogar angegeben, daß diese leichter und vollständiger als das Eiweiß vom Magensaft gelöst werden (BIKFALVI).

Dies steht in einem nahen Zusammenhang mit dem, was wir sonst über die Aufgabe des Magens bei der Verdauung wissen. Diese Aufgabe ist kurz die, die genossene Nahrung zu einem Brei, Chymus, zu verwandeln. Wenn dies stattgefunden hat, wird der Mageninhalt in den Darm entleert. Nun wirkt aber die soeben erwähnte besondere Fähigkeit des Magensaftes, die leimgebenden Substanzen zu lösen, ganz in dieser Richtung, denn wenn gerade die Gewebeelemente, welche die Zellen usw. der animalischen Nahrungsmittel zusammenhalten, im Magen gelöst werden, so werden ja diese freigemacht, und der Brei ist fertig.

Es hat natürlich ein großes Interesse, näher festzustellen, wie die chemische Umwandlung des Eiweißes im Magen selbst verläuft, denn durch Versuche *in vitro* kann man, wie oben (S. 291) ausgeführt wurde, niemals einen bestimmten Aufschluß über die im Leben tatsächlich stattfindenden Spaltungen erzielen. Unter Bezugnahme auf die neueren Ermittlungen über die chemischen Veränderungen der Eiweißkörper durch den Magensaft hat ZUNZ die Fleischverdauung im Magen des Hundes untersucht. In welchem Zeitpunkt der Verdauung ($\frac{1}{2}$ bis 6 Stunden) der Mageninhalt auch gewonnen wurde, immer bestand er weitaus überwiegend (etwa 86 bis 98 Proz. des Gesamtstickstoffes entsprechend) aus Albumosen. Hingegen war das Acidalbumin stets nur in geringer Menge vorhanden, und auch die Gesamtmenge der Peptone, Peptide und Endprodukte betrug nur ausnahmsweise mehr als 10 Proz. des Gesamtstickstoffes. Unter den letzteren fand sich nur eine sehr spärliche Menge krystallinischer

Produkte, darunter Leucin, Tyrosin, vor, diese könnten aber im gefütterten Fleisch vorgebildet gewesen sein.

Diese Resultate lassen sich in doppelter Weise deuten: entweder geht die Spaltung des Eiweißes im Magen nur so weit, daß allein etwa 10 Proz. des Eiweiß-N in entferntere Produkte übergeführt werden, oder auch werden die Endprodukte, je nachdem sie gebildet werden, von der Magenwand schneller als die Albumosen resorbiert. Daß die in die Lösung übergegangenen Endprodukte schneller als die in derselben Lösung befindlichen Albumosen ins Duodenum übergehen, ist nicht leicht denkbar.

Zur Entscheidung zwischen diesen beiden Möglichkeiten machte REACH Versuche am überlebenden Magen; das Versuchstier wurde nach der 2. Stunde der Verdauung getötet, der Magen an beiden Enden abgebunden und herausgenommen sowie noch 4 Stunden lang bei Bluttemperatur in der feuchten Kammer gehalten. Hier konnte keine Resorption stattfinden und die Untersuchung des Mageninhaltes sollte also ergeben, wie weit sich die Spaltung des Eiweißes in der Tat erstreckt. Das Ergebnis lautet, daß vom Gesamtstickstoff der Lösung 32 bis 56, durchschnittlich 44 Proz. in Form von Albumosen und 56 Proz. in Form von Peptonen und Endprodukten vorhanden waren; die letzteren allein enthielten etwa 32 Proz. des Gesamtstickstoffes. Es scheint also, daß der bei intravitaler Verdauung gefundene Wert von etwa 90 Proz. Albumosenstickstoff nicht in einer Beschränkung der Enzymwirkung seinen Grund hat, sondern in einem gleichzeitig erfolgenden Resorptionsvorgang, durch welchen die einfacheren Produkte rasch entfernt werden.

Teils wegen seiner Salzsäure, teils auch unabhängig davon (LONDON) spielt der Magensaft als Antisepticum eine nicht gering zu schätzende Rolle. Diese Eigenschaft des Magensaftes vermag es aber bei weitem nicht, sämtliche Bakterien, die mit der verschluckten Luft und mit der Nahrung in den Magen kommen, zu töten; im Gegenteil kommen Bakterien sehr zahlreich im Verdauungsrohr vor und spielen dort bei gewissen Tierarten eine sehr bedeutungsvolle Rolle, worüber Näheres bei der Darstellung der Darmverdauung.

Da die Nahrung immer eine ziemlich lange Zeit in dem Magen bleibt, bevor sie in den Darm übergeführt wird, muß der Magen in erster Linie alle schädlichen Einflüsse einer unzweckmäßig zusammengesetzten Kost erdulden. Auch spricht man von gut oder schlecht verdaulichen Nahrungsmitteln, je nachdem sie mit größerer oder geringerer Leichtigkeit im Magen verdaut werden. Es wäre daher sehr wichtig, wenn man in dieser Hinsicht allgemein gültige Regeln aufstellen könnte. Leider ist dies aber nur sehr bedingt der Fall, denn der Magen ist außerordentlich launenhaft, so daß das, was dem einen gut, dem andern schlecht bekommt.

Man hat versucht, die Verdaulichkeit verschiedener Nahrungsmittel und Speisen im Magen dadurch festzustellen, daß man an Magenfistelkranken oder an Gesunden mittels der Magensonde den Mageninhalt eine Zeit nach dem Essen zur Untersuchung herausgeholt hat. Dabei hat es sich indessen gezeigt, daß an einer und derselben Person dieselbe Kost bei verschiedenen Gelegenheiten eine sehr verschiedene Zeit zur Chymusbildung erfordert. Eine Darstellung der hierher gehörigen Resultate würde daher die Besprechung einer Menge von Einzelheiten erfordern, was indessen hier nicht möglich ist. Übrigens hat diese Erscheinung durch die neuen Ermittlungen über die Sekretionsbedingungen des Magens vieles von ihrer Sonderbarkeit verloren.

Jedenfalls dürften doch folgende allgemeine Prinzipien betreffend die Verdaulichkeit der Kost im Magen aufgestellt werden können.

Eine zu voluminöse Nahrung ist dem Magen schädlich, denn sie erfordert, damit sie vom Magensaft ordentlich durchtränkt sein soll, eine sehr reichliche Ab-

sonderung von Magensaft, d. h. eine große Anstrengung der Magendrüsen, und ferner wird auch das Kneten usw. dieser großen Masse eine sehr große Anstrengung der Magenmuskulatur beanspruchen.

Eine schlecht gekaute oder zu kompakte Nahrung wird ebenfalls eine größere Anstrengung des Magens erfordern, denn je größer und kompakter die hinabgeschluckten Stücke sind, um so länger wird es dauern, bevor dieselben vom Magensaft durchtränkt und gelöst werden.

Animalische Nahrungsmittel, welche derb sind, z. B. Fleisch von alten, schlecht ernährten Tieren, werden schlecht gekaut und setzen der Einwirkung des Magens einen großen Widerstand entgegen. Je lockerer die Nahrung ist, um so leichter wird sie im Magen verdaut, daher bekommt eine breiartige Kost einem kranken oder schwächlichen Magen verhältnismäßig gut.

Auch das Fett der Nahrung übt einen großen Einfluß aus, und zwar nicht allein durch seine hemmende Einwirkung auf die Sekretion des Magensaftes. Wenn dasselbe die Nahrung sehr intim durchtränkt, so bildet es eine Art von schützendem Firnis, welcher den Zutritt des Magensaftes zu den eiweiß- oder leimartigen Bestandteilen der Nahrung verhindert. Dasselbe ist der Fall, wenn das genossene Fett bei Körpertemperatur nicht flüssig wird.

Starke Gewürze, Alkohol usw. wirken auf die Verdauung im Magen schädlich ein, teils weil sie die Magenschleimhaut zu stark reizen, teils weil sie, wie der Alkohol in größerer Konzentration wenigstens, den Einfluß des Magensaftes auf die Nahrung in irgend einer Weise herabsetzen.

Die Verdauung im Magen wird auch durch andere Umstände als die Kost beeinflusst. So wird das Digestionsvermögen des Magensaftes durch starkes Schwitzen für einige Zeit herabgesetzt; dabei nimmt gleicherzeit sowohl die Salzsäure als die absolute Menge des Magensaftes ab. Ebenso bewirkt Erschöpfung durch starke Muskelarbeit eine Abnahme der Menge des Magensaftes, welcher dickflüssig, fadenziehend und stark mucinhaltig wird. Bei sehr starker Arbeit hat man sogar beobachtet, daß die Magenverdauung gänzlich aufhört.

Da der Magen die Aufgabe hat, die Nahrung in eine breiartige Masse zu verwandeln, könnte man sich von vornherein vorstellen, daß der Magen ganz entbehrt werden könnte, wenn die zugeführte Nahrung schon an und für sich diese breiartige Beschaffenheit hätte. Dies ist auch in der Tat der Fall.

An Hunden (CZERNY) und Katzen, ja, sogar an Menschen, welche an Magenkarzinom gelitten, ist es gelungen, den ganzen Magen zu exstirpieren, ohne das Leben und die Verdauung dadurch zu gefährden. Es ist nur notwendig, die Nahrung in kleinen Portionen und sehr fein zerkleinert zu verabreichen.

Unsere Erfahrungen über die Magenverdauung und damit zusammenhängende Erscheinungen zeigen also, daß die wesentliche Aufgabe des Magens, neben der antiseptischen Einwirkung des Magensaftes, die ist, die Kost in eine breiartige Masse zu verwandeln, was aber durch eine sorgfältige Zerkleinerung der Nahrung vor dem Essen ersetzt werden kann. Jedoch ist diese Rolle des Magens von einer sehr großen Bedeutung, denn dank der Magenverdauung ist es uns möglich, für unsere Nahrung alle mögliche Nahrungsmittel zu benutzen, wir sind nicht dazu gezwungen, nur breiartige Nahrung zu ge-

nießen, und können außerdem unsere Nahrungsaufnahme auf einige wenige Mahlzeiten pro Tag beschränken, was nicht der Fall wäre, wenn das Essen unmittelbar in den Darm hineingeführt werden sollte, denn dann könnten wir nur eine kleine Menge Nahrung auf einmal genießen und wären also genötigt, sehr oft zu essen. Es kommt noch hinzu, daß der Magen den Darm vor allzu hohen oder allzu niedrigen Temperaturen der genossenen Nahrung oder vor zu stark reizenden Substanzen schützt, indem er jene auf die Körpertemperatur bringt und diese durch den Magensaft verdünnt. Kurz, der Magen ist ein Schutzorgan des Darmes und erlaubt uns, unsere Nahrung auf eine sehr breite Basis zu stellen.

§ 3. Die Verdauung im Darm.

Die vergleichende Anatomie ergibt, daß die Länge und Weite des Darmes in einem unverkennbaren Zusammenhang mit der Art der Nahrung verschiedener Tierarten steht. Der Darm ist also bei den fleischfressenden Tieren erheblich kürzer als bei den Pflanzenfressern; der Darm des Menschen steht hinsichtlich seiner Länge etwa in der Mitte zwischen den beiden Extremen.

Der wichtigste Teil der Verdauungsarbeit wird im Darm ausgeführt und zwar, wie es scheint, hauptsächlich unter dem Einfluß des Pankreassekretes.

Wenn der Chymus vom Magen in den Darm hineinkommt, wird er der Wirkung dieses Sekretes, der Galle und des Darmsaftes ausgesetzt.

Das Pankreassekret setzt die im Magen begonnene Umwandlung der Eiweißstoffe fort. Wie wir schon gesehen haben, ist das proteolytische Enzym des Pankreas von demjenigen des Magens wesentlich verschieden; zu dem, was wir in dieser Hinsicht schon bemerkt haben, haben wir noch hinzuzufügen, daß das Pankreassekret auf die leimbildenden Substanzen verhältnismäßig schwach einwirkt (vgl. S. 355), während es die wirklichen Eiweißstoffe sehr kräftig verdaut. Diese Tatsache steht mit dem schon hervorgehobenen Umstand, daß die Nahrung eine breiartige Beschaffenheit haben muß, um für die Verdauung im Darm geeignet zu sein, in einem sehr nahen Zusammenhang. Die eiweißlösende Wirkung ebenso wie die amylolytische und ganz besonders die lipolytische des Pankreassekretes wird durch die Galle in einer noch nicht näher bekannten Weise unterstützt (RACHFORD und SOUTHGATE, BRUNO, USSOW).

Im Darm wird der Einfluß der Pepsinsalzsäure auf das Eiweiß schnell aufgehoben. Erstens verhindert die Galle die für die Pepsinverdauung notwendige Quellung des Eiweißes; ferner hat sie die Eigenschaft, in saurer Lösung Eiweiß usw. zu fällen, wobei das Pepsin mit dem Niederschlag aus der Flüssigkeit entfernt wird. Diese Fällung des Eiweißes durch die Galle läßt sich *in vitro* sehr schön demonstrieren; bei der natürlichen Verdauung scheint sie nur in einem geringen Umfange aufzutreten, denn die betreffende gallensaure Fällung wird von gallensauren Salzen und von anderen

Salzen, wie Chlornatrium, milch- oder essigsauerm Natrium leicht wieder gelöst. Auch wird angegeben, daß man im Darne eines während stattfindender Verdauung getöteten Tieres keine Spur des betreffenden Niederschlages findet.

Nicht zu große Mengen Salzsäure haben keine Einwirkung auf die Trypsindigestion und sollen sogar bei Gegenwart von Galle dieselbe befördern (vgl. S. 304).

Über den Verlauf der Verdauung des Eiweißes im obersten 50 cm langen Teil des Dünndarmes hat ZUNZ gefunden, daß sich die relative Menge der Albumosen und der Endprodukte umso mehr zugunsten der letzteren verändert, je länger die Verdauung gedauert hat. Nach 4 Stunden beträgt der Albumosenstickstoff 76 bis 95 Proz., nach 6 Stunden 71 bis 83 Proz., nach 8 Stunden 44 bis 46 Proz. und nach 10 Stunden 32 bis 44 Proz. des Gesamtstickstoffes. Die Endprodukte nehmen also mit der Dauer der Verdauung zu. Daraus läßt sich indes kein sicherer Schluß ableiten, in welcher Form die Aufsaugung des verdauten Eiweißes vorwiegend erfolgt, denn es könnte sehr wohl der Fall sein, daß im Darne die Albumosen schneller als die Endprodukte resorbiert werden. Ich werde diese Frage beim Studium der Aufsaugung näher erörtern.

Auch von den im Darne anwesenden Bakterien werden das Eiweiß und seine Verdauungsprodukte angegriffen. Nach Erfahrungen an Menschen mit Fisteln am Dünndarm ist diese Einwirkung aber nur sehr unbedeutend; damit hängt es wahrscheinlich auch zusammen, daß der Inhalt des Dünndarmes keinen fäkalen Geruch besitzt. Im Dickdarm üben die Bakterien dagegen auf das Eiweiß eine viel umfangreichere Wirkung aus, und infolgedessen entstehen dort, nebst Kohlensäure und Sumpfgas, Schwefelwasserstoff, Methylmerkaptan, Skatol, Phenol usw., welche den Faeces den charakteristischen Geruch erteilen. Durch die Bakterien werden ferner im Dickdarm die Gallenfarbstoffe zersetzt und das Bilirubin in Sterkobilin, welches wahrscheinlich mit dem Urobilin identisch ist, verwandelt.

Die im Darm entstehenden Fäulnisprodukte, welche, insofern sie basischer Natur sind, wie das Cholin (s. S. 92) und verschiedene Harnsäure- und Kreatinderivate (s. u. Kap. XIII), als *Leukomaine* bezeichnet werden, werden zum Teil ins Blut aufgenommen, dort aber durch chemische Umwandlungen in verhältnismäßig unschuldige Substanzen verwandelt (vgl. Kap. XIII) und im Harn ausgeschieden. In einer zu großen Menge gebildet und resorbiert, können sie indes im Körper zurückbleiben und bewirken dann eine Art Vergiftung, *Autointoxikation*, welche mehr oder weniger schwere Störungen hervorruft.

Übrigens kämpft der Körper in mehrfacher Weise gegen allerlei giftige Substanzen, welche mit der Nahrung ins Verdauungsrohr aufgenommen werden. Teils werden sie im Darne nicht resorbiert, teils, wie es mit verschiedenen Zersetzungsprodukten der Bakterien wahrscheinlich der Fall ist, von den Verdauungsflüssigkeiten zersetzt, teils von der Leber und den Mesenterialdrüsen zurückgehalten und unschädlich gemacht. Es ist offenbar, daß diese Vorgänge, welche wir hier nicht näher erörtern können, für den Körper von der größten Bedeutung sind, obgleich der durch sie gewährte Schutz doch lange nicht in allen Fällen genügt, um den Körper vor Vergiftungen zu bewahren.

Bis in die letzte Zeit nahm man ziemlich allgemein an, daß die Fette durch den Pankreassaft teilweise in freie Fettsäuren und Glycerin zerlegt werden, daß jene mit den Alkalien des Darmes Seifen bilden, und daß diese Seifen eine Emulgierung des Fettes bewirken. Hierbei würde die Galle wegen ihrer Alkalizität eine hervorragende Rolle spielen.

Als Stütze dieser Auffassung hat man vor allem die folgenden zwei Tatsachen in Betracht gezogen: ranziges Fett wird durch Alkalien leicht emulgiert, und die Ausnützung des Fettes im Darm wird bei Fortleitung der Galle sehr erheblich herabgesetzt. Im Gegensatz zu den übrigen Nahrungsstoffen würden die Fette also von der Darmhöhle aus nicht in Lösung, sondern in Form einer Emulsion in die Darmschleimhaut übergehen.

Bei genauerer Untersuchung der bei der Fettresorption obwaltenden Erscheinungen hat man indessen mehrere Tatsachen gefunden, welche kräftig gegen diese Auffassung sprechen. Freie Fettsäuren werden, auch wenn ihr Schmelzpunkt höher als 50° C. liegt und sie also im Körper nicht flüssig werden können, im Darne sehr gut ausgenützt (I. MUNK). In der Höhle des Darmes wird beim Hunde wenigstens die feine Emulsion, die uns im Chylus bekannt ist, in vielen Fällen gänzlich vermißt. Sogar wenn Chylus in den Darm gebracht wird, ist die feine Emulsion nach 3 Stunden ganz aufgehoben, und man findet nunmehr nur größere Fetttröpfchen von einer trüben, körnigen Masse umgeben. Lanolin, ein bei 40—42° C. schmelzendes Gemenge von leicht emulgierbaren, aber schwer spaltbaren Verbindungen von Fettsäuren mit Cholesterin, Isocholesterin usw., wird im Darne des Hundes gar nicht resorbiert (COHNSTEIN). Endlich sind die histologischen Befunde in der Darmschleimhaut bei Fettresorption derart, daß sie von dem Standpunkte der Emulsionshypothese aus kaum erklärt werden können (vgl. u. S. 368).

Gegen die Emulsionshypothese hat man auch bemerkt, daß beim Hunde die Reaktion im größten Teil des Dünndarmes trotz sehr umfangreicher Fettresorption eine saure ist, und daß sie sich vom Pylorus bis zum Coecum erstreckt; auch beim Menschen soll der Dünndarminhalt eine saure Reaktion haben. Diese Reaktion ist aber durch einen Überschuß von organischen Säuren und Kohlensäure bedingt und kann also keinen Beweis gegen eine eventuelle Seifenbildung darstellen (MOORE und ROCKWOOD).

Die Emulsionshypothese kann daher nicht als genügend fest begründet angesehen werden, und es liegt in der Tat eine andere Möglichkeit vor, die Resorption der Fette zu erklären. Laut derselben würden die Fette im Darne vollständig zerlegt und die gebildeten Fettsäuren entweder als Seifen oder in einer durch die Galle bewirkten Lösung resorbiert werden.

Diese Anschauung, die vor allem von ALTMANN und PFLÜGER vertreten und vom ersteren durch die histologischen Befunde bei der Fettresorption gestützt ist, findet keinen Widerspruch in dem, was wir über den Umfang der Fettzersetzung im Darne wissen, denn dieser ist in der Tat sehr groß. Daß man nach Fütterung mit neutralem Fett im Darminhalt immer unzersetztes Fett findet, beweist natürlich nichts gegen die vorliegende Auffassung, denn die freigemachten Fettsäuren werden, je nachdem sie gebildet werden, aufgesaugt und können also, wenn die Resorption gut von statten geht, niemals in größerer Menge im Darne anwesend sein.

Daß die Galle und die gallensauren Salze Fettsäuren ziemlich leicht lösen, weiß man schon seit STRECKER (1848). 100 cem Hundegalle können 6 g gemischte Fettsäuren aus Schweinefett, 5,5 g solche aus Ochsenfett und 2 g aus Hammelfett lösen. Die Löslichkeit der Fettsäuren in der Galle ist also, wie übrigens direkte Versuche ergeben haben, von der Gegenwart der Ölsäure wesentlich abhängig. An und für sich besitzen die gallensauren Salze ein viel geringeres Lösungsvermögen als die Galle selbst; unter deren Bestandteilen dürfte das Lecithin hierbei die wichtigste Rolle spielen. Durch die Galle wird auch die Löslichkeit der Seifen vermehrt.

Nach Ausschaltung der Galle sinkt die Ausnützung der Fette beträchtlich herab, was nach dieser Auffassung sehr leicht zu verstehen ist. Indes wird auch bei aufgehobener Gallenzufuhr in den Darm eine gewisse Fettmenge resorbiert. Diese Resorption findet wahrscheinlich in Form von Seifen statt, denn

im Darminhalte findet sich unter normalen Verhältnissen wenigstens immer mehr Alkali, als für die Sättigung der vorhandenen anorganischen Säuren notwendig ist, und gestattet also eine mehr oder weniger umfangreiche Seifenbildung. Die Seifen würden dann, nachdem sie in die Darmschleimhaut aufgenommen sind, daselbst in Fettsäuren und Alkali zerlegt, und das Alkali dem Darminhalte wieder zur Verfügung gestellt werden.

Auch wenn man das Pankreas extirpiert, wird die Ausnützung der Fette in der Regel beträchtlich herabgesetzt, wenn auch nicht aufgehoben; in den Faeces findet man dabei Fettsäuren in reichlicher Menge. Bei langsam stattfindender Verödung des Pankreas durch Bindung seines Ausführungsganges und Einspritzung von 0.2 prozentiger Schwefelsäure in die Drüse nimmt indessen die Fettresorption erst nach längerer Zeit in einem erheblicheren Umfange ab. Die unter solchen Umständen noch stattfindende Fettspaltung könnte teils dadurch zustande kommen, daß das von den noch vorhandenen funktionstüchtigen Zellen gebildete Enzym resorbiert und auf Umwegen in den Darm geleitet würde, teils, wie nach vollständiger Extirpation des Pankreas, durch Bakterien bewirkt werden (ROSENBERG). Die Frage ist indessen noch nicht endgültig gelöst.

Wenn die hier vorgetragene Auffassung der Hauptsache nach das Richtige getroffen hätte, so wäre das Prinzip für die Umwandlung sämtlicher Nahrungsstoffe im Verdauungsrohr das gleiche: durch die Verdauung werden die Nahrungsstoffe unter hydrolytischer Spaltung in Substanzen verwandelt, welche von den in dem Verdauungsrohr befindlichen oder sich dahin ergießenden Flüssigkeiten in Lösung gebracht werden können.

Die Kohlehydrate werden zum größten Teil durch die im Darm stattfindenden Prozesse in lösliche Kohlehydrate verwandelt. Auch dabei spielt das Pankreassekret die Hauptrolle, obgleich es durch die Galle und den Darmsaft in dieser Beziehung unterstützt wird. Außerdem üben die im Darne befindlichen Bakterien auf die Kohlehydrate eine nicht unbedeutende Wirkung aus. Dabei werden, und zwar ganz besonders im Dünndarm, unter anderem Alkohol und Milchsäure, Essigsäure und Bernsteinsäure (NENCKI und seine Schüler) gebildet. Die saure Reaktion des Darminhaltes hängt also zum Teil auch von der Gegenwart dieser Säuren ab.

Die Darmbakterien haben, besonders bei den Pflanzenfressern, noch eine sehr bedeutungsvolle Rolle; durch dieselben wird nämlich die Zellulose zersetzt und also die in den pflanzlichen Nahrungsmitteln enthaltenen, von derselben eingeschlossenen Nahrungsstoffe den Verdauungsflüssigkeiten zugänglich gemacht (TAPPEINER).

Daß auf der anderen Seite bei der Verdauung animalischer Nahrungsmittel keine Beteiligung von Bakterien notwendig ist, geht daraus hervor, daß verschiedene Polartiere einen ganz bakterienfreien Darminhalt haben (E. LEWIN). Für Milch und fein präparierte vegetabilische Nahrungsmittel (Cakes) haben THIERFELDER und NUTTAL durch Versuche an Meerschweinchen dasselbe nachgewiesen. SCHOTTELIUS gelang es sogar, Hühnchen durch völlig sterile Nahrung eine Zeit lang am Leben zu erhalten. Vom 12. Tage an nahmen die Tiere aber an Körpergewicht ab und starben etwa am 17. Tage den Hungertod. Hieraus scheint hervorzugehen, daß eine gröbere vegetabilische Kost ohne Bakterien von den höheren Tieren auf die Dauer nicht genügend verwertet werden kann. Doch muß zugegeben werden, daß unsere hierhergehörigen Er-

fahrungen bei weitem nicht genügen, um in dieser Hinsicht bestimmte Schlußfolgerungen zu gestatten, und wir finden bei LEWIN Angaben, laut welcher auch bei pflanzenfressenden Polartieren der Darm völlig steril wäre.

Bei niederen Tieren hat man Enzyme (Cytasen) nachgewiesen, welche an und für sich die Zellulose zersetzen; hierher gehört das Sekret der Schneckenleber (BIEDERMANN und MORITZ; vgl. S. 128).

Die Fäulnisprozesse im Darm werden, wie schon erwähnt, im allgemeinen innerhalb sehr mäßiger Grenzen gehalten. Die Ursache davon liegt teils in der Wirkung der Salzsäure des Magens, welche die Zufuhr von Bakterien zum Darm beschränkt, teils darin, daß die Nahrungsstoffe, je nachdem sie in genügendem Umfange verdaut sind, durch Resorption aus der Darmhöhle entfernt und also dem weiter gehenden Einfluß der Bakterien entzogen werden.

An Gallenfisteltieren hat man aber oft sehr intensive Fäulnisprozesse beobachtet und auf Grund dessen angenommen, daß die Galle starke antiseptische Eigenschaften besitze. Diese Schlußfolgerung ist aber nicht ganz richtig, denn erstens hat es sich bei direkten Versuchen herausgestellt, daß die Galle kein gutes antiseptisches Mittel ist, obgleich sie auf die Entwicklung gewisser Bakterien einen kurzdauernden hemmenden Einfluß ausübt, und zweitens hat man nachweisen können, daß Gallenfisteltiere, welche kein oder sehr wenig Fett, sonst aber eine genügende Nahrung bekommen, trotz der Fortleitung der Galle, in ihrem Darne keine stärkeren Fäulnisprozesse als ganz normale Tiere darbieten. Die Fortleitung der Galle ist also nicht an und für sich die Ursache der bei nicht genau geregelter Kost auftretenden intensiven Fäulnis. Vielmehr ist dieselbe aus der mangelhaften Resorption des Fettes zu erklären. Dieses liegt als ein Fremdkörper im Darm, wird nicht resorbiert und bildet einen guten Nährboden für allerlei Bakterien, welche sich riesenhaft vermehren, eine umfangreiche Fäulnis hervorrufen, und dadurch schwere Darmkatarrhe erzeugen.

Ganz dasselbe zeigt sich bei neugeborenen Kindern, wenn ihnen Stärkemehl gegeben wird. Die Stärke wird in ihrem Darm nur sehr unvollständig verdaut, bleibt als Fremdkörper dort, und es entwickeln sich stinkende Diarrhöen trotz der Gegenwart von Galle im Darm.

Sowohl bei Menschen als bei Tieren kann ein großer Teil des Dünndarmes ausgeschaltet werden, ohne daß die Verdauung dadurch in erwähnenswerter Weise leidet. Nach Entfernung von 3.10 m Darm beim Menschen waren indes die Darmentleerungen häufiger und die Ausnützung des Eiweißes schlechter als normal (RIVA-ROCCI). Beim Hunde zeigten sich nur geringe bleibende Veränderungen, wenn bis zu 70 Proz. des Darmes exstirpiert wurden; doch mußte die Diät sorgfältig reguliert und vor allem eine zu reichliche Fettzufuhr vermieden werden (ERLANGER und HEWLETT).

§ 4. Die Bildung der Faeces und die Defäkation.

Im Dickdarm wird die Verdauung, sofern noch Verdauungsenzyme vorhanden sind, fortgesetzt. Beim Hunde scheint die Verdauung im Dickdarm nur wenig bedeutungsvoll zu sein, da seine vollständige Aus-

schaltung die Resorption der Nahrungsstoffe nur wenig herabsetzt, indem allein das Eiweiß, nicht aber die Kohlehydrate und das Fett, schlechter als sonst ausgenützt werden (HARLEY).

Bei den Pflanzenfressern dürfte dagegen die Dickdarmverdauung eine größere Rolle spielen, was daraus ersichtlich ist, daß z. B. beim Pferd der Blinddarm etwa 2—3 mal so groß als der Magen ist. Indes leben Kaninchen, an welchen der ganze Blinddarm ausgeschaltet ist, Monate lang, ohne irgendwelche bleibende Störungen der Verdauung und des allgemeinen Befindens zu zeigen (HULTGREN und BERGMAN).

Die Hauptaufgabe des Dickdarmes ist die, die Resorption der noch nicht resorbierten, aber resorbierbaren Nahrungsstoffe zu besorgen und durch Eintrocknen des Darminhaltes demselben eine festere Konsistenz zu erteilen. Der so umgewandelte Darminhalt wird dann endlich als Faeces aus dem Körper entfernt.

Die Faeces enthalten teils Bestandteile der Nahrung, welche nicht im Darm verdaut worden sind, teils nicht resorbierte Verdauungsprodukte und Produkte der Fäulnis und der Gärung im Darm, teils zugrunde gegangene Darmepithelien und Reste der Verdauungsflüssigkeiten, teils endlich Substanzen, welche durch die Schleimhaut des Verdauungskanals als Exkretionsprodukte abgegeben worden sind (vgl. S. 103).

Die Menge der täglich abgegebenen Faeces variiert nicht unerheblich je nach der Beschaffenheit und Menge der genossenen Nahrung. Sie wird bei gewöhnlicher Kost für den erwachsenen Menschen auf etwa 120—150 g mit 30—37 g Trockensubstanz geschätzt.

Die vom Darne zu entfernenden Scybala sammeln sich im Dickdarm und im Rectum und werden von Zeit zu Zeit vom Körper abgegeben. Die Pflanzenfresser, bei welchen die Verdauungsarbeit ununterbrochen stattfindet, und deren Nahrung an und für sich sehr voluminös ist, haben, trotz der großen Weite ihres Darmes, sehr zahlreiche Darmentleerungen. Bei den Fleischfressern, deren Nahrung sehr konzentriert ist, erscheinen die Faeces nur selten. Der Mensch hat täglich wenigstens eine Stuhlentleerung.

Im Rectum wird der Darminhalt durch die tonische Kontraktion der beiden Sphincteren, der MM. sphincter ani externus und internus, zurückgehalten; bei diesem Verschuß kommen etwa 40—70 Prozent auf den Tonus des inneren Sphincters (FRANKL-HOCHWART und FRÖHLICH). Da der Mastdarm nicht gerade absteigend gelagert ist, sondern eine S-förmige Krümmung zeigt, wird die von den kontrahierten Sphincteren zu tragende Last verringert.

Die Wirkung des äußeren Sphincters wird durch den M. levator ani verstärkt, weil dieser Muskel wie eine Schleife um den Mastdarm herumgreift.

Das Zentrum des äußeren Sphincters (Centrum anospinale) liegt beim Kaninchen im Rückenmark in der Gegend der VI.—VII. Lendenwirbel, beim Hunde etwa an

dem unteren Ende des V. Lendenwirbels. Er steht ferner auch unter dem Einfluß der höchsten nervösen Zentren, was dadurch bewiesen wird, daß man die Tätigkeit des Sphincters willkürlich verstärken kann. Auch erzielt man bei Reizung der Großhirnrinde (der motorischen Zone) Kontraktionen des Sphincters (Hund). Auf der anderen Seite kann der nervöse Tonus des Sphincters durch starke psychische Erregung aufgehoben werden (unwillkürliche Defäkation), wie auch die Reizung der motorischen Zone der Großhirnrinde, bei durchschnittenen NN. erigentes, eine Sphinterenhemmung bewirkt (FRANKL-HOCHWART und FRÖHLICH).

Vom Rückenmarke verlaufen die Nerven der Sphinteren teils in den NN. hypogastrici, teils in den NN. erigentes, und zwar sollen beim Hunde jene hemmende, diese konstriktorische sein. Letztere bewirken außerdem Kontraktion des M. recto-coccygealis und der übrigen Längsmuskeln des Rectums.

Trotz Zerstörung des Rückenmarkes wird dennoch nicht der Tonus des Analsphincters aufgehoben (GOLTZ und EWALD), was zum Teil wenigstens davon abhängig sein dürfte, daß die Sphinterennerven auch im Gangl. mesent. inf. ein Zentrum haben (FRANKL-HOCHWART und FRÖHLICH).

Die Defäkation wird durch einen noch nicht näher untersuchten, vom Rectum ausgelösten reflektorischen Vorgang vermittelt, bei welchem die willkürliche Einwirkung auf die dabei beteiligten Muskeln eine sehr bedeutende Rolle spielt. Die Sphinteren erschlaffen, und die Scybala werden durch Kontraktion der Mastdarmmuskulatur unter Beihilfe der Bauchpresse ausgetrieben. Dazu kann auch der M. levator ani beitragen; bei seiner Kontraktion bietet er nämlich den Längsmuskeln des Rectums Insertionspunkte dar, und die von ihm bewirkte Zusammenpressung des Mastdarmes trägt, bei gleichzeitiger Erschlaffung des Sphincters und starker Wirkung der Bauchpresse, zur Entleerung des Darminhaltes bei (HENLE).

Als Bauchpresse bezeichnet man den durch gleichzeitige Kontraktion des Diaphragmas und der Bauchmuskeln hervorgerufenen Druck auf die Baucheingeweide. Die Rolle derselben bei der Defäkation ist von der Konsistenz des Mastdarminhaltes abhängig. Ist dieser breiig, so erfolgt die Defäkation auch ohne Beteiligung der Bauchpresse; bei sehr festen Exkrementen genügen die im Darne selbst befindlichen austreibenden Kräfte nicht, und dann wird die Bauchpresse von großer Bedeutung.

Literatur. A. GAMGEE, Die physiologische Chemie der Verdauung. Deutsche Ausgabe und Neubearbeitung von L. ASHER und H. R. BEYER. Leipzig und Wien 1897. — J. PAWLOW, Die Arbeit der Verdauungsdrüsen. Wiesbaden 1898. — C. OPPENHEIMER, Die Fermente und ihre Wirkungen. 2. Aufl. Leipzig 1903.

ACHTES KAPITEL.

Die Aufsaugung.

Als Aufsaugung (Resorption) fassen wir alle diejenigen Prozesse zusammen, durch welche die verdauten Nahrungsstoffe aus der Höhle des Verdauungsrohres in die Schleimhaut desselben aufgenommen und von dort weiterbefördert werden.

§ 1. Die Aufsaugung an und für sich.

Nachdem DUTROCHET die osmotischen Erscheinungen entdeckt hatte, glaubte man, daß die Aufsaugung der Nahrungsstoffe im Darm durch die Osmose leicht zu erklären sei. Die Verdauung bezwecke, die in der Nahrung enthaltenen Nahrungsstoffe in leicht diffusiblen Substanzen zu verwandeln, wenn sie nicht schon an und für sich diffusibel wären. Nachher würde dann die Aufsaugung nach den Gesetzen der Osmose stattfinden.

Eingehendere Untersuchungen der hierbei obwaltenden Erscheinungen haben indessen eine Menge Tatsachen kennen gelehrt, welche dafür sprechen, daß die Aufsaugung keinen so einfachen Prozeß darstellt, und uns vorläufig zu der Auffassung veranlassen, daß dabei eine aktive Tätigkeit der Verdauungsschleimhaut eine wesentliche Rolle spielt. Daß jedenfalls auch rein physikalisch-chemische Vorgänge, wie Filtration, Osmose, Imbibition usw., hierbei einen mehr oder weniger bedeutenden Einfluß ausüben müssen, ist selbstverständlich und braucht keine nähere Begründung.

Unter den für die theoretische Deutung der Resorption wichtigsten Beobachtungen sind in erster Linie die Untersuchungen über die Aufsaugung von schwachen Kochsalzlösungen und von Blutserum hervorzuheben (VOIT, HEIDENHAIN und andere). Wenn man beim Hunde in eine Darmschlinge natürliches oder durch Wasserverdunstung etwas konzentriertes Blutserum einbringt, so werden, trotzdem daß hierbei die Mitwirkung osmotischer Triebkräfte ausgeschlossen ist, Wasser und Salze in nahezu demselben Verhältnisse, in welchem sie in dem eingeführten Serum vorhanden sind, aufgesogen, während die organischen Substanzen in weit geringerer Proportion an der Resorption sich beteiligen. Wird eine Kochsalzlösung, deren osmotische Spannung höher ist als die der Blutflüssigkeit, in den Darm hineingegossen, so sollte, nach den Gesetzen der Osmose, kein Wasser daraus resorbiert werden können, was indessen nicht der Fall ist. Und umgekehrt: im Darm wird Kochsalz aus einer Lösung resorbiert, in welcher die osmotische Spannung des Kochsalzes geringer ist als die der Blutflüssigkeit. Aus einer schwachen Dextroselösung wird die Aufsaugung von Wasser gar nicht verändert, wenn der osmotische Druck des Blutes durch intravenöse Zufuhr von Kochsalz erhöht

wird (REID). Aus äquimolekularen und also isosmotischen Lösungen verschiedener stereoisomerer Zuckerarten werden in derselben Zeit nicht die gleichen Mengen Zucker resorbiert (RÖHMANN und NAGANO).

Ferner hat es sich gezeigt, daß die Salzbewegung beim normalen Darm in einer Richtung, nämlich vom Lumen zum Gewebe, viel leichter als in der entgegengesetzten stattfindet (O. COHNHEIM); daß ein vom Körper eines bei voller Verdauung getöteten Tieres ausgeschnittener Darm, wenn derselbe auf beiden Seiten von demselben mit Kochsalzlösung verdünntem Blute umspült wird, Flüssigkeit nur von der Schleimhaut nach außen, nicht in umgekehrter Richtung transportiert (REID); daß wenn die Zellen des Darnepithels durch Vergiftung mit Fluornatrium funktionell, aber nicht anatomisch nachweisbar geschädigt werden, die Resorption sich tatsächlich in der Weise verändert, daß nunmehr die Osmose allein die Wegführung der Flüssigkeit aus dem Darm vermittelt.

Endlich ist noch auf die oben (S. 40) erwähnten Erfahrungen betreffend die Permeabilität der tierischen Zellen für verschiedene Substanzen hinzuweisen, laut welcher der Eintritt eines Stoffes in die Zelle von seiner Löslichkeit in ihrer lipoiden Plasmahaut abhängig ist, was z. B. mit den Kohlehydraten nicht der Fall ist. Um dieser Schwierigkeit zu entgehen, stellt sich HOEBER vor, daß die Resorption dieser und anderer impermeablen Verbindungen nur interepithelial erfolge. Etwas solches könnte allerdings bei Substanzen stattfinden, welche in ganz kleinen Mengen aufgenommen werden; betreffend die Kohlehydrate, die doch so reichlich in die Darmschleimhaut eintreten, scheint dies indes wenig wahrscheinlich zu sein.

Die Resorptionsfähigkeit ist bei den verschiedenen Abteilungen des Verdauungsrohres eine sehr verschiedene. Im Magen wird reines Wasser fast gar nicht resorbiert. Aus wässerigen Lösungen von Zucker oder Pepton, sowie aus stärkeren Salzlösungen werden im Magen die gelösten Substanzen resorbiert, und zwar um so reichlicher, je größer der Gehalt der Lösung an festen Stoffen ist. Dabei wird auch das Wasser resorbiert, und zwar, wie es scheint, am stärksten bei Peptonlösungen. Bei diesen nimmt die Resorption mit der Konzentration der Lösung zu, während bei Zuckerlösungen umgekehrt die Wasserresorption mit der Konzentration abnimmt (v. MERING).

Im oberen Teil des Dünndarmes (Jejunum) werden wenigstens Zucker und Fett rascher als im unteren Teil (Ileum) resorbiert. Dagegen soll aus Zuckerlösungen das Wasser langsamer im Jejunum als im Ileum von der Schleimhaut aufgenommen werden (RÖHMANN und NAGANO).

Dementsprechend wurde bei einem Druck von 10 cm Wasser beim Hunde pro Zentimeter Darmlänge im oberen Teil des Dünndarmes etwa 0,7 cem, im unteren Teil aber 1,3 cem einer 0,6prozentigen Kochsalzlösung pro Stunde resorbiert, während im Dickdarm die Resorption unter denselben Verhältnissen 2,1 cem betrug.

Der Dickdarm scheint daher zur Resorption von Wasser besonders befähigt zu sein. Auch organische Nahrungsstoffe in leicht resorbierbarer Form werden vom Dickdarme resorbiert, wie die Erfahrungen über ernährende Klystiere gezeigt haben, bei welchen eine Zufuhr bis auf 1200 Kal. pro Tag erzielt wurde. Dabei ist doch zu bemerken, daß die Ileocoekal-klappe nicht ein absolutes Hindernis für das Übertreten des Dickdarm-inhalts in den Dünndarm darstellt, und daß also ein Teil der Nahrung möglicherweise im letzteren und nicht im Dickdarme selbst zur Resorption

gelangt ist. Nach Beobachtungen an Dickdarmfisteln (Mensch, Hund) würden im Dickdarm selber Kohlehydrate am besten, Fette und Eiweiß in geringerem Umfange resorbiert werden. Auch scheint der Salzgehalt des Klysters hierbei eine gewisse Bedeutung zu haben.

Einen sehr merkwürdigen Einfluß üben allerlei örtlich reizende Stoffe (Gewürze) auf die Resorption im Magen und Darm aus. Im ersteren wird Alkohol in zwei Stunden bis auf die letzten Spuren resorbiert und befördert außerdem die Resorption von anderen Substanzen. Dieselbe Wirkung haben auch Kochsalz (2 Proz.), Senföf, Pfefferminze, Pfeffer usw. Etwa dieselben Substanzen steigern auch die Resorption im Darne. Die Bedeutung der Genußmittel beschränkt sich also nicht allein darauf, die Sekretion der Verdauungsflüssigkeiten zu begünstigen: sie fördern außerdem die Resorption der verdauten Nahrungsstoffe. Ob diese Wirkung von einem reizenden Einfluß der Gewürze auf die resorbierenden Elemente der Schleimhaut oder von der durch dieselben bewirkten Gefäßerweiterung bedingt ist, muß vorläufig als unentschieden bezeichnet werden, obgleich, meiner Meinung nach, die erstere Annahme wahrscheinlicher ist.

Ein Vergleich zwischen der Resorption im Magen und Darm ergibt endlich die für die Auffassung der Magenfunktion wichtige Tatsache, daß der Magen außerordentlich höhere Konzentrationen von Nährstofflösungen als der Darm verträgt. Der Magen empfängt als ein Reservoir die eingeführte Nahrung, um allmählich in gehöriger Verdünnung den breiigen Inhalt in den Darm zu entlassen. Bei der Resorption spielt aber letzterer die Hauptrolle.

In diesem Zusammenhange sind auch Versuche von OGATA zu erwähnen, bei welchen die Resorption des Eiweißes bei Fleischfütterung untersucht wurde, einmal wenn das Fleisch per os gefüttert, das andere Mal, wenn es durch eine Magenfistel direkt in das Duodenum gebracht wurde. Als Ausdruck der Resorption wurde die N-Abgabe im Harn bestimmt. Es zeigte sich, daß bei direkter Einführung des Fleisches in das Duodenum die N-Abgabe viel schneller anstieg und erheblich stärkere Variationen zeigte, als wenn das Fleisch zuerst die Verdauung im Magen zu erleiden hatte. Die Resorption des Eiweißes erfolgt also viel schneller, wenn es direkt in den Darm gebracht wird, als wenn es zuerst den Magen passieren muß. Zu dem, was wir schon über die Bedeutung des Magens kennen gelernt haben, haben wir also noch hinzuzufügen, daß durch denselben die Resorption des genossenen Eiweißes gleichmäßiger verteilt wird, als wenn die Nahrung mit Umgehen des Magens direkt in den Darm eingeführt wird.

§ 2. Die Aufsaugung der Kohlehydrate.

Betreffend die Art und Weise, wie die Kohlehydrate aus der Darmhöhle entfernt werden, haben wir keine nähere Kenntnis (vgl. S. 366).

Daß sie von der Darmschleimhaut hauptsächlich durch die Blutgefäße und nicht durch die Chylusgefäße weggeführt werden, geht aus mehreren Beobachtungen hervor. Nach einer kohlehydratreichen Mahlzeit ist der Zuckergehalt des Chylus nicht größer als nach einer an Kohlehydraten armen, während dagegen das Pfortaderblut im ersten Falle eine beträchtliche Zunahme an Zucker zeigt. HEIDENHAIN hat dieses Ergebnis

verallgemeinert und nimmt also, besonders wegen der Lage der Blutgefäße in den Darmzotten, an, daß alle in Wasser löslichen Stoffe zum größten Teil zu den Pfortaderwurzeln gelangen. Nur wenn die resorbierte Flüssigkeitsmenge sehr groß ist, tritt Zucker auch in den Chylusgefäßen auf.

Dieses Ergebnis wird durch Beobachtungen an einem jungen Mädchen vollkommen bestätigt, das an einer Fistel der Cisterna chyli litt, und bei welchem die gesamte Chylusmenge aus der Fistel herausfloß. Bei dieser Kranken wurde gefunden, daß höchstens $\frac{1}{2}$ Prozent des resorbierten Zuckers in den Chylusgefäßen resorbiert wurde (I. MUNK und ROSENSTEIN).

§ 3. Die Aufsaugung des Fettes.

Wegen der Leichtigkeit, durch mikrochemische Reaktionen das Fett nachzuweisen, hat man der Resorption des Fettes eine sehr große Aufmerksamkeit geschenkt.

Es ist schon oben (S. 360) bemerkt worden, daß das Fett wahrscheinlich nicht als Emulsion, sondern als eine von den Gallensäuren bewirkte Lösung der Fettsäuren oder als Seifen resorbiert wird.

Da nun aber der Chylus, auch nach Fütterung mit freien Fettsäuren, überwiegend neutrales Fett und nur in weit geringerer Menge freie Fettsäuren, sowie nach Fütterung mit Äthylestern der höheren Fettsäuren nur Triglyzeride und keine Spur der gefütterten Estern (FRANK) enthält, ist es als völlig sichergestellt zu erachten, daß die aus der Darmhöhle resorbierten freien Fettsäuren schon in der Darmwand wieder zu neutralem Fett synthetisiert werden, was auch dadurch bewiesen wird, daß die Darmschleimhaut auf der Höhe der Verdauung bei weitem mehr Neutralfett als freie Fettsäuren enthält, sowie daß bei Digestion der zerschnittenen Darmschleimhaut mit einer Mischung von Seifen und Glycerin neutrales Fett entsteht.

Diese Synthese, ebenso wie die Resorption des Fettes aus der Darmhöhle, wird wahrscheinlich durch die zelligen Elemente der Darmschleimhaut ausgeführt, und man hat sowohl an die dort zahlreich vorkommenden Leukocyten, als an das Zottenepithel gedacht. Durch zahlreiche Untersuchungen scheint es jedoch ziemlich sicher entschieden zu sein, daß hierbei die Epithelzellen die wesentliche Rolle spielen.

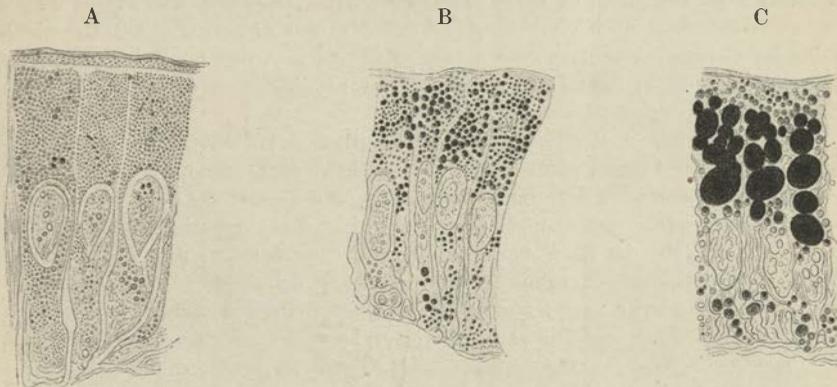
Wenn man beim Frosch an Osmiumsäurepräparaten das Epithel in verschiedenen Stadien der Fettresorption untersucht, so sieht man darin alle Übergänge von staubartigen und nur graugefärbten Punkten bis zu großen schwarzen Fettkugeln (Fig. 115 A bis C). Bei den Säugetieren tritt das Fett unter gewissen früheren Stadien der Resorption nicht in Form von geschwärzten Vollkörnern, sondern von kleinen schwarzen Kreisen mit hellem Zentrum auf. Diese Kreise nehmen im weiteren Verlauf der Resorption an Größe und Farbenstärke zu. In diesem Verhalten hat man mit Recht eine neue Stütze für die Ansicht gesehen, daß das Fett als eine Lösung von Fettsäuren, welche dann zu Neutralfett synthetisiert werden, in die Darmwand aufgenommen wird.

Betreffend das weitere Schicksal des resorbierten Fettes nimmt man an, daß es sich innerhalb des Parenchyms der Darmzotten nur in den perzellularen, mit Flüssigkeit gefüllten Räumen bewegt, welche durch die Bindegewebebalcken des Stromanetzes voneinander unvollständig abgegrenzt werden.

Daß das Fett nachher, zum großen Teil wenigstens, in die Chylusgefäße gelangt und zum Brustgang geführt wird, weiß man schon lange. Neuere Erfahrungen haben indessen gezeigt, daß ein nicht geringer Teil des Fettes auch zu den Blutgefäßen des Darmes geht.

An der schon oben erwähnten Kranken mit Fistel an der Cisterna chyli wurden nur etwa 60 Prozent, bei Fütterung mit freien Fettsäuren noch weniger, des resorbierten Fettes im Chylus wiedergefunden. Also hatten etwa 40 Prozent den Weg durch die Pfortader genommen.

In den Chylus treten außer den aus der Nahrung resorbierten Fettstoffen noch Fette über, die aus dem Darm und seinen Säften stammen; dadurch läßt es sich zum



Figur 115. Bilder der Fettresorption im Darmepithel des Frosches, nach Krehl.

Teil wenigstens erklären, daß bei Fütterung mit einem hochschmelzenden Fettgemisch das Fett des Chylus bei Körpertemperatur schmilzt, d. h. daß beim Übergang des Fettes aus dem Darm in den Chylus eine Herabsetzung des Schmelzpunktes stattfindet.

Wenn Seifen direkt in das Blut eingespritzt werden, rufen sie Symptome geschwächter Herzstätigkeit hervor, der respiratorische Gasaustausch nimmt an Umfang ab, die Gerinnbarkeit des Blutes wird aufgehoben und schon nach einer Dosis von etwa 0.1 g Ölsäure pro Kilogramm Körpergewicht gehen Kaninchen zugrunde (I. MUNK). Die Ursache dieser Wirkungen liegt nach FRIEDLÄNDER darin, daß das Calcium aus dem Blute durch die Fettsäuren gefällt wird.

§ 4. Die Aufsaugung der Eiweißstoffe.

Bei genügend lange dauernder Einwirkung der Verdauungsenzyme werden, wie schon erwähnt, die Eiweißkörper endlich in verhältnismäßig einfach gebaute Endprodukte zersetzt. In welchem Umfange diese Spaltung bei der normalen Verdauung stattfindet, ob die Eiweißstoffe dabei hauptsächlich als Albumosen oder als krystallinische Endprodukte aufgenommen

werden, darüber läßt sich zur Zeit nichts Bestimmtes sagen. Es ist möglich, daß sich die Eiweißspaltung, wie einige Autoren wesentlich auf Grund der Erepsinwirkung annehmen, im Darne oder in der Schleimhaut selber zum größten Teil bis zu den Endprodukten erstreckt; es läßt sich aber auch denken, daß die Albumosen, sobald sie gebildet worden, aus der Darmhöhle aufgenommen und in der Schleimhaut nicht weiter zerlegt werden.

Daß sogar native gelöste Einweißkörper ohne vorhergehende Verdauung vom Darne resorbiert werden können, dürfte unter anderem aus den Erfahrungen von VOIT und BAUER hervorgehen. Aus einer vom übrigen Darne isolierten Schlinge verschwanden nämlich vom eingegossenen Eiereiweiß innerhalb $5\frac{1}{2}$ Stunden bis zu 58 Prozent, vom Blutserum im Laufe einer Stunde 28 Prozent usw. Dies stellt aber keinen Beweis dafür dar, daß bei den normalen Verdauungsvorgängen hauptsächlich die ersten Digestionsprodukte resorbiert werden würden.

Wenn man Blut durch die Gefäße eines überlebenden Darmes leitet, in dessen Höhle eine Peptonlösung eingeführt worden ist, so wird das Pepton resorbiert, im Blute kann aber kein Pepton nachgewiesen werden. Daraus sowie aus der Tatsache, daß das Pfortaderblut nach einer eiweißreichen Mahlzeit nicht mehr Albumosen als das Blut in der Carotis enthielt, folgerte man, daß die resorbierten Verdauungsprodukte des Eiweißes schon in der Darmschleimhaut zu Eiweißstoffen derselben Art wie den im Blute vorkommenden verwandelt wurden.

Diese Erfahrungen sind aber nicht eindeutig: wenn unter den genannten Umständen tatsächlich keine Peptone im Blute nachzuweisen sind, so könnte dies auch von einer weiter gehenden Zersetzung herrühren, und gerade die Entdeckung des Erepsins machte eine solche Auffassung wenigstens nicht unwahrscheinlich. Die rasche Zunahme der N-Abgabe im Harn nach Zufuhr von Eiweiß zeigt, daß dasselbe nach der Resorption sehr schnell zugrunde geht. Es wäre daher eine Verschwendung von Arbeit, wenn der Körper zuerst aus Albumosen und Peptonen native Eiweißkörper aufbauen würde, um diese sogleich nachher wieder zu zersetzen. Auch die Schwierigkeit, beim erwachsenen Körper einen Ansatz von Eiweiß zu erzielen, läßt sich mit einer tiefgehenden Spaltung des Eiweißes gut vereinigen.

Die bisher vorliegenden direkten Erfahrungen genügen dennoch lange nicht, um eine bestimmte Anschauung zu begründen. Einerseits hat COHNHEIM gefunden, daß der 3. Teil des überlebenden Dünndarmes einer Katze in 2 Stunden 0.6 g Pepton in die Endprodukte zu spalten vermag, andererseits findet GLAESSNER, daß die Albumosen durch die überlebende Magenschleimhaut in koagulable Verbindungen verwandelt werden, während endlich EMDEN und KNOOP zu dem Resultate kommen, daß im überlebenden Darm zur Zeit der Eiweißresorption weder eine Rückbildung von koagulablem Eiweiß aus Albumosen und Peptonen, noch eine Spaltung von diesen in entferntere Produkte stattfindet. Dazu geben sie sowie LANGSTEIN noch an, daß allem Anschein nach Albumosen im Blute häufig vorkommen.

So viel sich die Frage zur Zeit beurteilen läßt, würden wir also sagen können, daß vom genossenen Eiweiß ein Teil als entferntere Verdauungsprodukte, ein anderer als Albumosen (und Peptone) resorbiert wird. Wie und wo die letzteren in native Eiweißkörper umgewandelt werden, ob eine Eiweißsynthese unter Umständen auch aus den Endprodukten der Verdauung stattfinden kann, darüber ist noch keine Entscheidung möglich.

Auch betreffend die Art und Weise, wie die Resorption des Eiweißes an und für sich geschieht, sind unsere Kenntnisse noch sehr wenig befriedigend. HOFMEISTER

hat angenommen, daß hierbei vor allem die Leukocyten der Verdauungsschleimhaut tätig sind. Für diese Annahme scheinen unter anderem folgende Erfahrungen zu sprechen. Nach Fleischfütterung ist (bei Ratten) der Lymphapparat des Dünndarmes bedeutend reicher an zelligen Elementen als nach Fütterung mit Speck oder Stärke, bei dieser aber reicher als beim Hunger (ASHER). Schon eine Stunde nach einer eiweißreichen Mahlzeit ist (beim Hunde) die Zahl der Leukocyten im Pfortaderblut beträchtlich gesteigert und erreicht ihr Maximum etwa während der dritten Verdauungsstunde. Diese Zunahme wird aber vermißt, wenn das Tier Wasser, Fleischextrakt, Kochsalz, Stärke oder Fett, aber kein Eiweiß bekommt. Bei stattfindender Eiweißresorption ist endlich auch die Zahl der Leukocyten im venösen Darmblut größer als im Blute der entsprechenden Arterien (POHL). Beim Menschen hat man nach einer eiweißreichen Mahlzeit eine Zunahme der Leukocyten im Blute der Hautkapillaren nachweisen wollen; indes wird diese Verdauungsleukocytose sehr oft vermißt und von mehreren Autoren vollständig verneint. Dies spricht aber nicht gegen die Möglichkeit, daß dennoch die Leukocyten des Darmes bei der Resorption der Eiweißstoffe beteiligt seien, denn es läßt sich wohl denken, daß der Transport des Eiweißes aus dem Darmlumen unter Beihilfe der Leukocyten erfolgt, ohne daß diese darum in vermehrter Menge in den allgemeinen Kreislauf gelangen.

Die Abfuhrwege des Eiweißes aus dem Darm stellen fast ausschließlich die Pfortaderwurzeln dar. Bei der oben erwähnten Kranken konnte nach einer eiweißreichen Mahlzeit keine Zunahme der Eiweißmenge in dem aus der Fistel hervortretenden Chylus nachgewiesen werden.

§ 5. Die Aufsaugung der Aschebestandteile.

Da sogar leicht diffusible Salze, wie das Kochsalz, nach den oben dargestellten Erfahrungen wesentlich durch aktive Tätigkeit der Zellen in der Verdauungsschleimhaut resorbiert werden, muß dasselbe a fortiori auch mit den schwer diffusiblen Salzen der Fall sein.

Betreffend das Verhalten verschiedener Salze bei der Resorption hat HOEBER gezeigt, daß untereinander isotonische Lösungen verschiedener Salze verschieden rasch resorbiert werden. Da es sich bei diesen Versuchen um so verdünnte Lösungen handelte, daß die Salze fast vollständig elektrolytisch dissoziiert waren, so ist ihr verschiedenes Verhalten auf Ioneneigenschaften zu beziehen. Von Kationen werden K, Na, Li annähernd gleich schnell resorbiert, schneller als sie NH_4 und außerdem Harnstoff, langsamer als sie Ca, am langsamsten Mg. Von Anionen wird Cl am schnellsten resorbiert, es folgen dann der Reihe nach Br, J, NO_3 , SO_4 . Nun weiß man, daß die Diffusionsgeschwindigkeit eines Salzes in einem bestimmten Lösungsmittel erstens von dem Dissoziationsgrad der Moleküle und zweitens von der Wanderungsgeschwindigkeit der Ionen abhängig ist. Daß dieses Gesetz auch bei der Resorption der Salze gilt, ergibt sich daraus, daß sich in der Tat die Resorptionsgeschwindigkeiten der Salze wie ihre Diffusionsgeschwindigkeiten verhalten. Indes erleidet der Parallelismus zwischen Diffusions- und Resorptionsgeschwindigkeit einige Einschränkungen, welche verschiedene Hilfsannahmen notwendig machen und also nochmals zeigen, daß die bis jetzt bekannten physikalischen Faktoren nicht genügen, um das Verhalten der verschiedenen Salze im Darm zu erklären.

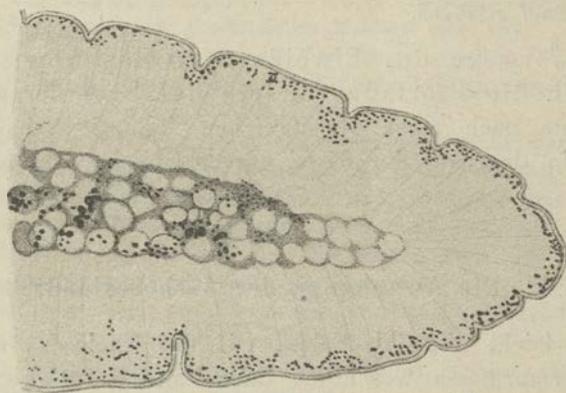
Um die Aufsaugung von Wasser und in Wasser löslichen Substanzen näher zu verfolgen, hat man eine Lösung von Methylenblau in eine Darmschlinge

eingeführt und danach die Schleimhaut mikroskopisch untersucht. Dabei hat man das Pigment teils in den Epithelzellen, teils zwischen ihnen vorgefunden, was darauf deutet, daß die Resorption hier sowohl intra- als interepithelial stattfindet (HEIDENHAIN).

Die löslichen Salze werden, gleichwie die Kohlehydrate, wesentlich durch die Pfortader weiter befördert; nur wenn die resorbierte Flüssigkeitsmenge groß ist, tritt ein Teil davon auch in die Lymphgefäße über.

Eine besondere Beachtung verdient die Aufsaugung des Eisens.

Nachdem man lange Zeit durch Darreichung verschiedener anorganischer Eisenpräparate sehr gute Erfolge bei der Behandlung von Chlorose beobachtet hatte und auf Grund dessen fest überzeugt war, daß diese Präparate wirklich im Darm resorbiert wurden, stellte BUNGE die Lehre auf, daß das gesamte Eisen, das dem Blute zugeführt wird und die Quelle des im Hämoglobin enthaltenen Eisens darstellt, ausschließlich komplizierten eiweißartigen Verbindungen, Hämatogenen, entstammt, welche bei dem Lebensprozeß der Pflanzen gebildet werden. Solche nukleoalbuminartige Eisenverbindungen kommen auch im Eigelb usw. vor. Daß Eisenpräparate



Figur 116. Duodenum, Maus, nach Hochhaus und Quincke. Schnitt mit Schwefelammonium behandelt. Die schwarzen Körner stellen das resorbierte Eisen dar. Das Tier hatte 9 Tage Carniferrinkäse mit 3 Proz. Fe erhalten. (Das Carniferrin ist ein phosphorsäure- und eisenhaltiges Derivat der aus dem Fleischextrakt isolierten Fleischsäure.)

bei der Chlorose entschieden von großem Nutzen sind, wollte BUNGE nicht verneinen, erklärte aber diese Tatsache durch die Hypothese, daß die anorganischen Eisenverbindungen hierbei in irgend einer Weise die organischen vor Zersetzung im Darmlumen schützen und also verhindern, daß das in denselben enthaltene Eisen davon abgespalten wird. Andere Autoren haben in dieser Hinsicht andere Hypothesen aufgestellt, und man hat den therapeutischen Erfolg des Eisens sogar als eine Suggestionwirkung zu erklären versucht.

Indessen geht aus den neueren Untersuchungen mit großer Bestimmtheit hervor, daß auch sogen. anorganische Eisenverbindungen im Darmlumen aufgesogen werden (KUNKEL, MAC CALLUM, HALL, HOCHHAUS und QUINCKE u. a.). Dasselbe ergibt eine vor kurzem in BUNGES eigenem Laboratorium von ABDERHALDEN ausgeführte Arbeit, nach welcher das in anorganischen Verbindungen, im Hämoglobin und Hämatin verabreichte Eisen auch in kleinen Dosen und in vollkommener Übereinstimmung mit den komplizierten Eisenverbindungen resorbiert wird. Die Aufsaugung erfolgt

durch die Tätigkeit der Epithelzellen der Darmschleimhaut (vgl. Fig. 116). Diese würden dann das aufgenommene Eisen teils an Leukocyten, teils an die Blutflüssigkeit abgeben.

Das resorbierte Eisen gelangt zum Teil wenigstens in den Ductus thoracicus (GAULE).

Nach MAC CALLUM und HALL wird das Eisen, wenn die dargereichte Menge gering ist, nur in dem obersten Teil des Duodenum resorbiert; bei größeren Gaben scheint die Eisenresorption auch in den unteren Teilen des Dünndarmes, speziell den Peyerschen Plaques, nach TARTAKOWSKY sogar fast in der ganzen Ausdehnung des Magendarmtractus stattzufinden.

Bezüglich der Resorption von Calcium- und Strontiumsalzen wird dem entsprechend von RAUDNITZ angegeben, daß sie hauptsächlich im Duodenum erfolgt.

Über das weitere Schicksal des Eisens im Körper besitzen wir unter anderem folgende Angaben. Das im Körper enthaltene Eisen läßt sich zum Teil durch gewisse mikrochemische Reaktionen (Behandlung mit Schwefelammonium und Ammoniak oder mit Ferrocyankalium und Salzsäure) aus seinen Verbindungen abspalten; ein anderer Teil des Eisens steckt aber in sehr festen Verbindungen, in welchen es nur durch Zerstörung derselben nachgewiesen werden kann. Zu diesen gehört vor allem das Hämoglobin. Das in diesen Verbindungen enthaltene Eisen stellt den eigentlichen aktiven Fe-Bestand des Organismus dar, während das andere Eisen nur ein Übergangszustand ist, in den das Eisen beim Ein- und Austritt aus dem Körper gerät (HALL).

Von dem resorbierten Eisen wird ein Teil verwendet, um den durch den Stoffwechsel angegriffenen Vorrat an festgebundenem Eisen (Hämoglobin usw.) wieder zu ergänzen bzw. zu steigern, ein anderer Teil wird in der Milz, der Leber und dem Knochenmark abgelagert. In der Milz kommt das Eisen als Einschluß in den Pulpazellen vor (HALL). Nach NASSE stellen die Eisenverbindungen der Milz Produkte dar, welche durch Umwandlung der roten Blutkörperchen entstanden sind. Die eisenhaltigen Substanzen in der Leber sind teils Nukleine (Hepatin, ZALESKI) oder Albuminate (Ferratin, SCHMIEDEBERG), teils salzartige Verbindungen (WOLTERING).

Über die Art und Weise, in welcher die künstliche Eisenzufuhr auf die Hämoglobinbildung einwirkt, sind die Akten noch nicht geschlossen. Es läßt sich denken, daß das Eisen selbst zur Hämoglobinbildung benutzt wird, es ist aber auch möglich, daß die im Blute zirkulierenden Eisensalze einen kräftigen Reiz auf die blutbildenden Zellen des Knochenmarkes ausüben.

Auch bei vollkommen eisenfreiem Futter findet eine regelmäßige Ausscheidung von Eisen aus dem Körper statt, und zwar hauptsächlich durch die Galle und durch die Schleimhäute des Magens, Coecums, Colons und Rectums; doch scheinen die einzelnen Darmteile je nach der Tierspecies in verschiedenem Grade an der Ausscheidung beteiligt zu sein. Die Ausscheidung im Darm scheint, zum Teil wenigstens, durch Auswanderung von Leukocyten und Abstoßung von Epithelien stattzufinden. Bei gewissen Tieren nimmt auch die Niere an der Ausscheidung teil (HALL, HOCHHAUS und QUINCKE).

NEUNTES KAPITEL.

Die Atmung.

Die Aufgabe der Atmung ist, den respiratorischen Gasaustausch zu besorgen. Dies findet dadurch statt, daß das Blut während seines Laufes durch die Lungen von der Alveolarluft Sauerstoff aufnimmt und gasförmige Zersetzungsprodukte, vor allem Kohlensäure, an die Alveolarluft abgibt. Um der Alveolarluft Sauerstoff zuzuführen und dieselbe von den Zersetzungsprodukten zu befreien, findet durch die Atembewegungen eine stetige Ventilation der Lungen statt. Wir haben also die Atembewegungen und den respiratorischen Gaswechsel in den Lungen zu untersuchen.

Erster Abschnitt.

Die Atembewegungen.

§ 1. Die Lungenelastizität und der intrathorakale Druck.

Im Brustkasten sind die Lungen luftdicht eingeschlossen, so daß sich zwischen ihnen und der Brustwand, resp. den in der Brusthöhle eingeschlossenen Organen, keine Luft findet. Da nun die Lungen hohle Säcke mit elastischen und leicht ausdehnbaren Wänden darstellen, so ist es einleuchtend, daß sie sich bei jeder Erweiterung des Brustkastens erweitern und bei jeder Verengung desselben verengern müssen. Da ferner die Lungen durch die Luftwege mit der äußeren Luft in Verbindung stehen, so folgt, daß im ersten Falle Luft in die Lungen hineingesaugt, im zweiten Falle aus den Lungen herausgetrieben werden muß. Jene Phase der Atmung heißt Einatmung (Inspiration), diese Ausatmung (Expiration).

Im statischen Zustand des Brustkastens wirkt der volle atmosphärische Druck auf die Innenfläche der Alveolen ein, denn diese stehen ja durch die Luftwege mit der äußeren Luft ununterbrochen in Verbindung. Mittelbar durch die Alveolen hindurch wirkt der Luftdruck auf die innere Brustwand und auf die zwischen derselben und den Lungen liegenden Organe, das Herz, den Oesophagus usw. Da nun die Lungen elastisch sind, wird

ein Teil des Luftdruckes darauf verwendet, dieselben zu entfalten, und der auf die innere Brustwand wirkende Druck muß also kleiner als der atmosphärische Druck sein, und zwar um so viel, als zum Entfalten der Lungen nötig ist. Der intrathorakale Druck ist also negativ.

Je mehr der Brustkasten erweitert wird, ein um so größerer Teil des Luftdruckes wird zum Entfalten der Lungen verbraucht, und um so kleiner wird der intrathorakale Druck.

Um den intrathorakalen Druck zu bestimmen, hat man folgende Methoden benutzt.

Man bindet an einer Leiche ein Manometer endständig in die Trachea und eröffnet dann die Brusthöhle, ohne die Lungen zu beschädigen. Da nun der Druck von innen und von außen der gleiche ist, ziehen sich diese vermöge ihrer Elastizität zusammen, und das Manometer gibt den Druck an, den sie dabei entwickeln. Selbstverständlich ist der Druck, welcher zum Entfalten der Lungen auf das ursprüngliche Volumen nötig ist, derselbe, als der bei dem Zusammenfallen der Lungen entwickelte. Je nachdem man den Brustkasten vor Eröffnung desselben mehr oder weniger erweitert hat, erhält man beim Zusammenfallen der Lungen verschiedene Druckwerte, die natürlich um so größer sind, je mehr der Brustkasten in die Inspirationsstellung gebracht worden ist (DONDEES).

Man kann auch am lebendigen Tiere den intrathorakalen Druck bestimmen, wenn man durch ein schlitzförmiges Loch, unter Vermeidung des Luftzutrittes, eine abgeplattete Kanüle in die Pleurahöhle hineinführt (FREDERICQ).

Auch hat man zu diesem Zwecke eine in den Oesophagus hineingeführte Sonde benutzt. Diese Methode eignet sich zur Registrierung der Atmung sehr gut, ist aber für absolute Bestimmungen nicht genügend; es ist ja allerdings wahr, daß der Oesophagus bei Zunahme des negativen Druckes erweitert wird und bei Abnahme desselben zusammenfällt; seine Wand ist jedoch an und für sich so dick, daß sie der Erweiterung einen gewissen Widerstand leistet, infolgedessen der ganze intrathorakale Druck sich nicht auf die Oesophagussonde fortpflanzen kann (ROSENTHAL).

Nach der ersten Methode hat man für den intrathorakalen Druck beim Menschen gefunden: bei normaler Expirationsstellung —5 bis 6 mm Hg, bei der gewöhnlichen Inspiration etwa —8 bis 9 mm Hg, bei tiefster Inspiration —30 mm Hg. Da indes der intrathorakale Druck sofort nach dem Tode ansteigt, dürften diese Zahlen etwas zu niedrig sein (VAN DER BRUGH).

Bei offener Stimmritze wird in den Pleurahöhlen der Druck nimmer positiv. Wenn man aber die Glottis schließt und dann eine Expirationsbewegung macht, wodurch die in den Lungen eingeschlossene Luft komprimiert wird, so kann der intrathorakale Druck positiv werden. Aber auch in diesem Falle ist der Druck in den Lungen größer als in den Pleurahöhlen, denn auch jetzt wird ein Teil des Luftdruckes zum Entfalten der Lungen verwendet.

Von der Bedeutung der Ansaugung in der Brusthöhle für den Kreislauf haben wir schon gesprochen (vgl. S. 212, 272). Auch bei der Atmung spielt sie eine sehr große Rolle. Denn durch dieselbe wird die von den inspiratorisch wirkenden Muskeln zu leistende Arbeit wesentlich erhöht, während auf der anderen Seite die Expiration dadurch begünstigt wird. Da nämlich der auf die innere Brustwand wirkende

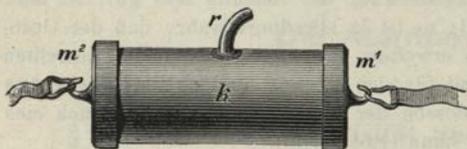
Luftdruck niedriger als der auf die äußere Brustwand ausgeübte atmosphärische Druck ist, so wird jede Erweiterung des Brustkastens von einer Kraft gehemmt, welche der Differenz zwischen dem Außen- und dem Innendrucke entspricht. Wenn der zum Entfalten der Lungen nötige Druck gleich 8 mm Hg ist, so ist bei einem äußeren Druck von 760 mm Hg der Innendruck nur 752 mm Hg. Gegen die inspiratorische Erweiterung des Brustkastens wirkt also ein Widerstand, welcher an allen bewegten Punkten der Brustwand gleich 8 mm Hg ist und der bei fortschreitender Erweiterung immer mehr zunimmt. Daß das expiratorische Zusammenfallen der Brustwand durch denselben Umstand begünstigt wird, ist ohne weiteres einleuchtend.

§ 2. Die Inspiration.

Die Erweiterung der Brusthöhle wird in zweierlei Weise bewirkt, nämlich teils durch Hebung der Rippen, teils durch Kontraktion des Zwerchfells.

a. Die Registrierung der Atembewegungen.

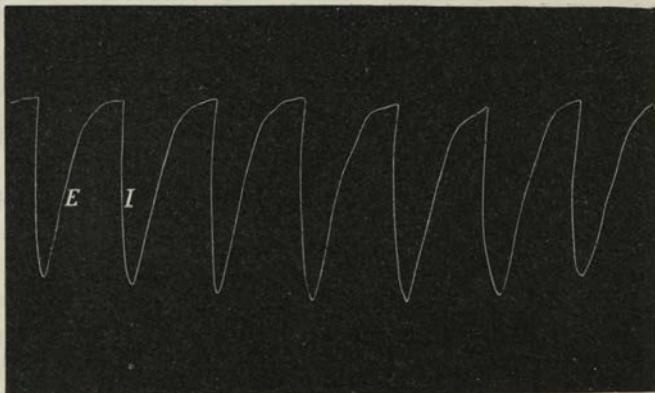
Einige der hierzu benutzten Methoden bezwecken, die Bewegungen der Brustwand oder des Zwerchfelles aufzuzeichnen. Sowohl bei Menschen als bei Tieren



Figur 117. Pneumograph von Marey.

können erstere dadurch registriert werden, daß man mittels eines Gurtes eine zweckmäßig gestaltete Aufnahmekapsel (Fig. 117, ein Metallzylinder *k*, dessen Bodenflächen mit Kautschukmembranen [*m*¹, *m*²] überzogen sind) an der Brustwand befestigt und die bei den Bewegungen der Brustwand darin erscheinenden

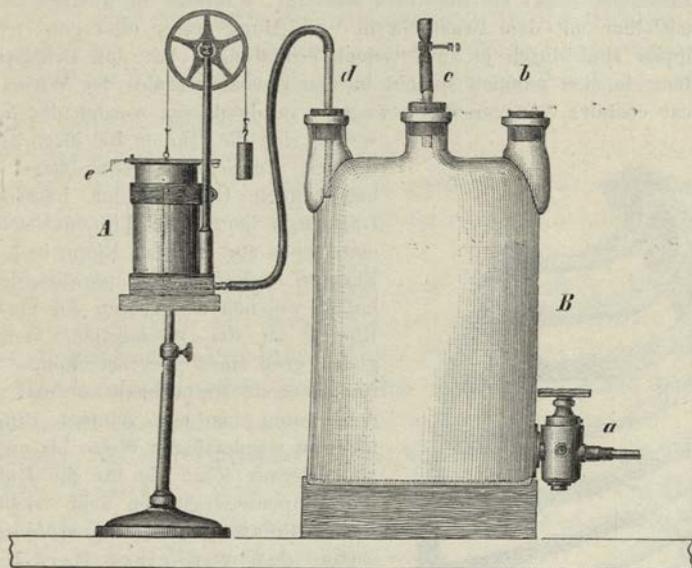
Druckschwankungen auf eine Registrierkapsel überträgt. Figur 118 stellt eine auf diese Weise erhaltene pneumographische Kurve dar.



Figur 118. Pneumographische Kurve vom Menschen, nach Langendorff. Von links nach rechts zu lesen. E, Expiration; I, Inspiration.

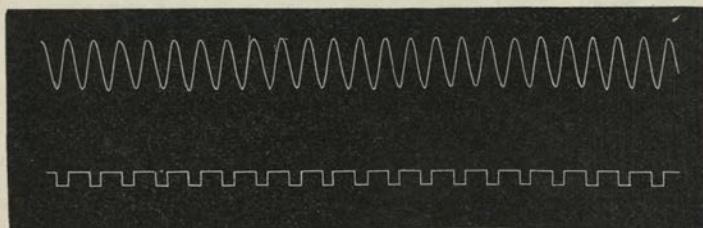
Durch ein kleines Loch an der oberen Grenze der vorderen Bauchwand wird ein löffelförmig gekrümmtes Instrument zwischen das Zwerchfell und die Leber gebracht und dessen von den Bewegungen des Zwerchfelles hervorgerufene Bewegungen in geeigneter Weise aufgezeichnet (Phrenograph von ROSENTHAL)

Nach anderen Methoden registriert man die in- und expirierte Luftmenge. Zu diesem Zwecke macht man (an Tieren) die Tracheotomie und verbindet die Trachea



Figur 119. Apparat zur Registrierung der Atmung. *B*, Vorlage; *A*, Spirometer; *e*, Schreibspitze. Die Trachea des Tieres wird mit *a* vereinigt. Die Öffnungen *b* und *c* dienen dazu, die Vorlage zu ventilieren.

mit einer genügend großen Vorlage (Fig. 119 *B*), die ihrerseits mit einer Mareyschen Registrierkapsel, oder besser mit einer kleinen, in jeder Lage äquilibrirten und in Wasser gehenden Glocke (Spirometer, Fig. 119 *A*) oder einem ähnlich eingerichteten Kasten (Aëroplethysmograph von GAD) kommuniziert. In Figur 120 ist eine mit dem in Figur 119 abgebildeten Apparat geschriebene Atemkurve reproduziert.



Figur 120. Atemkurve vom Kaninchen. Von rechts nach links zu lesen. Inspiration nach unten. Die untere Linie bezeichnet Sekunden.

Auch die Variationen des intrathorakalen Druckes werden zur Registrierung der Atembewegungen benutzt (vgl. S. 375).

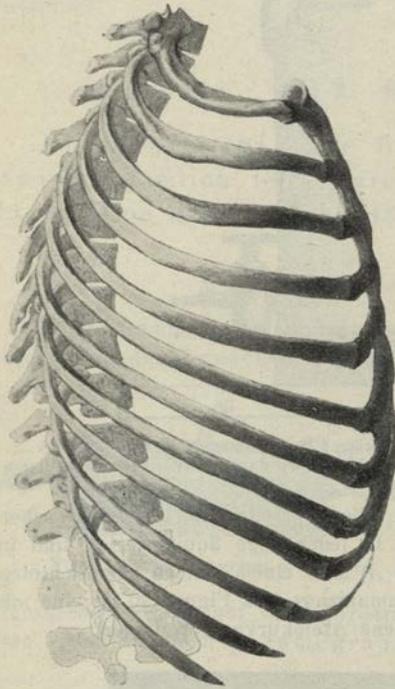
Endlich können die Atembewegungen plethysmographisch registriert werden, indem man das ganze Tier in einen luftdicht verschlossenen Kasten bringt, es durch einen nach außen mündenden Schlauch atmen läßt und die von den Atembewegungen abhängigen Variationen des eingeschlossenen Luftvolumens aufschreibt (HERING).

b. Die Bewegungen der Rippen.

Die zwölf Rippen (Fig. 121) sind dünne, teils knöcherne, teils knorpelige Spangen, welche jederseits von den Seiten der Brustwirbel ausgehen und in einem lateralwärts konvexen Bogen den Brustraum umgrenzen, und zwar in der Weise, daß ihr vorderes Ende tiefer steht als das hintere Ende. Die oberen sieben Rippenpaare sind vorn neben der Mittellinie direkt am Brustbein befestigt, während die unteren fünf Rippenpaare nur mittelbar mit dem Brustbein in Verbindung treten oder ganz frei endigen.

Die Rippen sind durch je zwei Gelenkverbindungen mit den Brustwirbeln verbunden, indem sie sich nämlich sowohl in den Foveae costales der Wirbelkörper als in den Foveae costales transversales bewegen. Infolgedessen werden die Achsen, um

welche sich die Rippen bei ihren Bewegungen drehen, durch die gegenseitige Lage der betreffenden Gelenkflächen bestimmt. Nach LANDERER liegen die Rippenachsen von der ersten bis zur zehnten Rippe in horizontalen Ebenen, sind aber nicht parallel, da die Winkel, in welchen die Achsen der verschiedenen Rippen zu der Medianebene stehen, nicht gleich groß sind. Der betreffende Winkel ist für die erste Rippe etwa 80° und nimmt von der ersten bis zur zehnten Rippe in annähernd regelmäßiger Weise bis auf etwa 44° ab. Hieraus folgt die für die Untersuchung der Rippenbewegungen sehr wichtige, auch durch direkte Beobachtungen bestätigte Tatsache, daß von einer Parallelführung der Rippen auch nicht entfernt die Rede sein kann. Die Drehungsachsen der zwei letzten Rippen neigen sich um etwa 10° bzw. 20° zur Horizontalen, und ihre Kreuzungswinkel mit der Medianebene betragen 50° bzw. 55° .



Figur 121. Der Brustkasten von rechts, nach Spalteholz.

Wenn sich die Rippen um ihre Achsen erheben, werden, wie man sich an einem entsprechend gekrümmten Draht leicht überzeugen kann, erstens die Entfernung des vorderen Rippenendes von dem Rückgrat vergrößert, und zweitens die Seitenteile der Rippen nach außen geführt. Durch die Rippenerhebung wird also die Brusthöhle sowohl in sagittaler als in transversaler Richtung vergrößert. In welchem Umfang diese Vergrößerung bei den einzelnen Rippenringen stattfindet, ist von der Neigung der betreffenden Rippen und von dem Kreuzungswinkel der Achse mit dem Medianplane bedingt. Je größer die Neigung ist, um so größer wird, bei gleicher Länge der Rippen, die sagittale Vergrößerung der Brusthöhle, und je kleiner der Kreuzungswinkel, um so größer ist die transversale Vergrößerung.

Bei der Hebung und dem Vorstoß der Rippen wird natürlich das Brustbein nach vorn geschoben, was nur dadurch bewirkt werden

kann, daß es um eine horizontale, durch das obere Ende des Manubriums gehende Achse gedreht wird. Da nun ferner der Grad der Entfernung von der Wirbelsäule bei den verschiedenen Rippen ungleich ist, so werden teils die einzelnen Teile des Brustbeins gegeneinander geknickt, teils auch, und zwar hauptsächlich, die Rippenknorpel einer Drehung unterworfen.

Hierdurch entstehen natürlich Widerstände für die Hebung der Rippen, welche nebst dem von der Schwere und dem schon besprochenen negativen Druck in der Brusthöhle bedingten Widerstand von den Inspirationsmuskeln überwunden werden müssen.

Wenn die Rippen durch irgend welche Kraft aus ihrer Gleichgewichtslage gebracht worden sind und die betreffende Kraft aufhört zu wirken, so gehen sie vermöge der eben genannten Umstände von selbst wieder in ihre Ruhelage zurück.

Da also die Hebung der Rippen eine Erweiterung des Brustkastens darstellt, können wir als inspiratorische Muskeln alle diejenigen Muskeln bezeichnen, welche durch ihre Kontraktion die Rippen heben. Damit ist aber nicht gesagt, daß diese Muskeln bei der Inspiration in der Tat auch einwirken oder daß sie es immer tun.

In Bezug auf die rippenhebenden Muskeln müssen wir nämlich ganz ausdrücklich bemerken, daß einige nur in seltenen Ausnahmefällen bei der Inspiration tätig werden, während bei der natürlichen, ruhigen Atmung nur gewisse Muskeln beteiligt sind.

Über die Muskeln, welche bei der Atmung die Rippen heben, sind im Laufe der Zeit die verschiedensten Ansichten ausgesprochen worden. Vor allem gilt dies von den Interkostalmuskeln. Nach einigen wären sowohl die Externi als die Interni Inspirationsmuskeln, nach anderen stellten alle beide Exspirationsmuskeln dar; andere glaubten, daß die Interni expiratorisch und die Externi inspiratorisch wirken, während endlich auch die Ansicht aufrecht erhalten wurde, daß diese Muskeln nur da sind, um die Spannung in den Interkostalräumen zu regulieren und den Thorax um seine Längsachse zu drehen. Durch Beobachtungen an lebenden Tieren, an denen alle Respirationsmuskeln mit Ausnahme der Intercostales ausgeschaltet waren, hat es sich nun herausgestellt, daß die äußeren, sowie der zwischen den Rippenknorpeln verlaufende Teil der inneren Interkostalmuskeln Rippenheber sind, während der übrige Teil der inneren Muskeln die Rippen hinabzieht (BERGENDAL und BERGMAN, R. DU BOIS REYMOND und MASOIX, R. FICK).

Beim Kaninchen wenigstens sind die Interkostalmuskeln, insofern es sich um die thorakale Atmung handelt, die wichtigsten. Wenn größere Ansprüche an die Inspirationsmuskeln gestellt werden, so treten in erster Linie die Levatores costarum und die Scaleni hinzu.

Auch allein für sich vermögen die Levatoren die Atembewegungen eine gewisse Zeit zu besorgen, und ihre Wirkung ist bei der Katze eine sehr bedeutende (KORÄEN und B. MÖLLER). Da sich diese Muskeln ganz nahe an dem hinteren Ende der Rippen inserieren, können sie auch bei geringer Kontraktion sehr ausgiebige Bewegungen der vorderen Rippenenden bewirken.

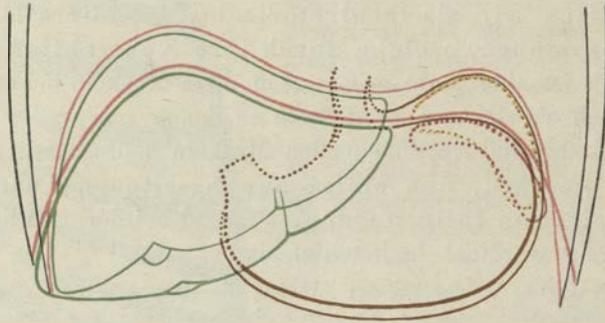
Bei angestrenzter Atmung treten beim Kaninchen ferner die Serrati postici superiores, Sternohyoidei und Sternothyreoidei in Wirksamkeit. — Beim Menschen hat endlich DUCHENNE gefunden, daß bei höchster Atemnot noch folgende Muskeln tätig sind: die

Sternocleidomastoidei, welche bei fixiertem Kopf den Brustkasten heben; die Pectorales minores, welche bei fixierter Scapula die III.—V. Rippe heben; die Serrati antici magni, die Pectorales majores und die Subelavii.

c. Die Bewegungen des Zwerchfells.

Das Zwerchfell entspringt an dem ganzen inneren Umfange des unteren Brustkorbrandes (von der Innenfläche des Processus xiphoideus, von der Innenfläche der sechs untersten Rippen, von der Wirbelsäule und dem hinteren Teile der zwölften Rippe); seine Fasern konvergieren gegen die Achse des Körpers und heften sich an die in dem Mittelpunkte des Muskels gelegene feste Sehnenplatte an. Es hat eine nach der Brusthöhle hin konvexe Wölbung, indem es sich sozusagen über die konvexe Oberfläche der Leber hinwölbt.

Bei der Kontraktion der Muskelfasern werden die Zwerchfellkuppen abgeflacht, und sie gehen daher nach abwärts. An dieser Bewegung nach abwärts nimmt auch das Centrum tendineum teil



Figur 122. Die Bewegungen des Zwerchfells, der Leber, des Magens und der Milz bei der Atmung. Schema nach Hasse.

und flacht sich durch allseitigen Zug der Muskelfasern an seiner Peripherie ab. Das Niedergehen der Zwerchfellkuppen ist aber selbst bei tiefer Atmung immer bedeutender als das des Zentrums (HASSE, Fig. 122). Die Lageänderung der Kuppen entspricht nach Beobachtungen mit Röntgenstrahlen (COWL) bei ausgiebiger Atmung der Strecke von der Mitte des X. bis zum Anfang des XII. Wirbelkörpers. Die maximale Verschiebung des Centrum tendineum beträgt nach GRÖNROOS etwa 4 cm.

Zu gleicher Zeit wird durch Hebung der Rippen und des Brustbeines die untere Brustöffnung erweitert (DUCHENNE). Dieses wird dadurch möglich, daß die Baueingeweide, welche sich zwar in ihrer ganzen Masse durch die Kontraktion des Zwerchfelles herabdrücken lassen, dem Zwerchfell ihre zum Teil feste Oberfläche als Unterstützungspunkt bieten. Wenn aber die Baueingeweide entfernt werden, so nähern sich die unteren Rippen bei der Kontraktion des Zwerchfelles, und die untere Brustöffnung wird verengt.

Durch diese Veränderungen wird die Brusthöhle bei der Kontraktion des Zwerchfells teils von oben nach unten, teils in der Gegend der unteren Brustöffnung an ihren Seitenteilen vergrößert.

Betreffend die relative Bedeutung des Zwerchfells und der rippenhebenden Muskeln bei der Inspiration findet sich bei den zivilisierten Völkern eine mehr oder weniger bedeutende Differenz zwischen den beiden Geschlechtern, indem die Zwerchfellrespiration beim Manne in der Regel eine größere Rolle als bei der Frau spielt. Man hat diese Differenz mit der Gravidität und dem dieselbe begleitenden großen Zuwachs der Gebärmutter in Zusammenhang bringen wollen. Indes scheint dies nur sehr bedingt der Fall zu sein, denn SEWALL und POLLAK haben an Indianerweibern gefunden, daß sie eine ausgesprochene abdominale Respiration haben. Die Atmung bei wachsenden europäischen Mädchen wird von GREGOR als eine aus abdominaler und thorakaler Atmung kombinierte mit vorwiegender Zwerchfellsbeteiligung und schwacher Aktion des Schultergürtels charakterisiert, die Atmung der Knaben als vorwiegend thorakal mit starker Beteiligung der Schultermuskeln. Bei forzierter Atmung wird bei diesen vorwiegend die Schulter-, bei Mädchen die Zwerchfellmuskulatur im Sinne einer Auxiliarwirkung herangezogen. Dies alles deutet darauf hin, daß die wirkliche Ursache des vielfach als normal betrachteten weiblichen Respirationstypus in der durch die Kleider, vor allem das Korset, bewirkten Kompression des Bauches zu finden ist, was durch die Erfahrungen von FITZ direkt bestätigt wird. Infolge dieser Kompression würde sich also die Frau allmählich an die kostale Respiration gewöhnen, bis diese, ohne angeboren zu sein, endlich für sie die normale wird.

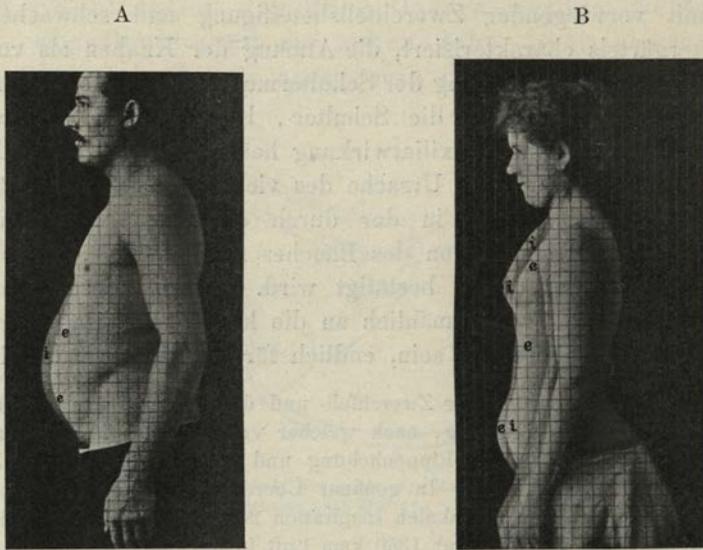
Über die absolute Größe der Zwerchfell- und der kostalen Atmung besitzen wir zur Zeit nur eine einzige Messung, nach welcher von 490 ccm inspirierter Luft (bei einem Manne), etwa 320 auf die Rippenhebung und nur 170 ccm auf die Zwerchfellsenkung entfallen (HULTKRANTZ). In genauer Übereinstimmung damit konnte Mosso bei der möglichst tiefen rein thorakalen Inspiration 2025 ccm, bei der möglichst tiefen rein diaphragmatischen dagegen nur 1350 ccm Luft in die Lungen einnehmen.

§ 3. Die Expiration.

Bei gewöhnlicher ruhiger Atmung scheint der Brustkasten wesentlich durch Aufhören der Kontraktion der Inspirationsmuskeln in die expiratorische Stellung überzugehen. Wenn sich das Zwerchfell kontrahiert, schiebt es die Baucheingeweide nach abwärts und ruft eine vermehrte Spannung der Bauchwand hervor. Wenn es erschlafft, wird es durch diese Spannung wieder in seine Ruhelage gebracht. Die durch die Kontraktion der rippenhebenden Muskeln aus ihrer Gleichgewichtslage gebrachten Rippen werden, wenn die Kontraktion aufhört, durch den Einfluß der Schwere sowie durch die Elastizität der knorpeligen Verbindungen zwischen den Rippen und dem Brustbein wieder in die Ruhelage gebracht. Sowohl bei der Bauch- als bei der Brustatmung wird das Zurückgehen in die Expirationsstellung noch durch den Einfluß des elastischen Zuges der Lungen unterstützt (vgl. oben S. 375).

Die gewöhnliche Expiration scheint also keine Unterstützung von Muskelkräften nötig zu haben. Die Tatsache, daß die Expiration nicht schnellend, sondern ganz allmählich stattfindet, kann sehr einfach dadurch erklärt werden, daß die Kontraktion der inspiratorisch wirkenden Muskeln nicht plötzlich, sondern ziemlich langsam aufhört. Nach einigen Autoren sind indes die inneren Interkostalmuskeln, welche ja, wie oben bemerkt, expiratorisch wirken, schon bei der gewöhnlichen Expiration tätig.

Unter Umständen geschieht aber die Expiration unter aktiver Muskeltätigkeit, und dabei wird das Volumen der Brusthöhle beträchtlich mehr verkleinert, als dies bei der gewöhnlichen Expiration



Figur 123. A, rein diaphragmatische Atmung. B, rein thorakale Atmung. Nach Hasse. *i, i*, das Körperprofil bei der Inspiration; *e, e*, dasselbe bei der Expiration.

der Fall ist. Diese Art von Expiration wird als aktive Expiration bezeichnet. Sie wird hauptsächlich von den Bauchmuskeln besorgt.

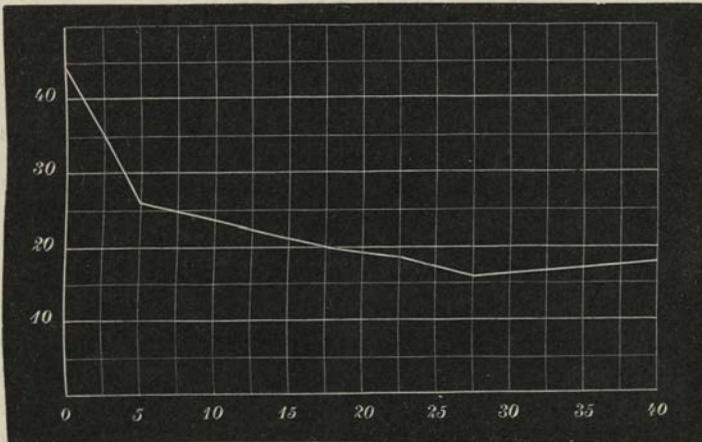
Bei ihrer Kontraktion ziehen diese Muskeln, vor allem die *MM. recti* und *obliqui externi*, ferner auch die *MM. obliqui interni* und am geringsten die *MM. transversi*, die Rippen nach abwärts und komprimieren die Bauchhöhle, wodurch das erschlaffte Zwerchfell tiefer in die Brusthöhle hineingetrieben wird. Hierdurch wird also die Brusthöhle in allen Richtungen soviel wie möglich verengt.

In Figur 123 sind nach HASSE zwei extreme Typen der Respiration, und zwar in A ein rein diaphragmatischer und in B ein rein thorakaler dargestellt. In A läßt sich gar keine Bewegung der Brustwand erkennen und nur die vordere Kontur der Bauchwand verschiebt sich bei der Inspiration nach vorne (*i*). In B ist die starke inspiratorische Bewegung der Brustwand nach vorn und oben ersichtlich. Wegen der dabei stattfindenden passiven Hebung des Zwerchfells wird zu gleicher Zeit die vordere Bauchwand eingezogen; wenn die Rippen bei der Expiration herabsinken, wölbt sich die vordere Bauchwand wieder nach vorne. Die Kontur *i, i* entspricht also der Inspiration, die Kontur *e, e* der Expiration.

§ 4. Die Zahl der Atemzüge.

Bei ruhigem Atmen beträgt die Zahl der Atemzüge bei dem erwachsenen Menschen im Mittel 16—19 pro Minute; die Extreme sind etwa 11 und 24 (QUETELET). Bei jüngerem Alter ist die Atmungsfrequenz größer und beträgt z. B. während des 1. Lebensjahres im Mittel 44 (Maximum 70, Minimum 23) und während des 5. Jahres im Mittel 26 pro Minute (vgl. Fig. 124).

Verschiedene Umstände bewirken jedoch beträchtliche Veränderungen der Atmungsfrequenz. So wird sie z. B. durch Muskel-



Figur 124. Die Zahl der Atemzüge bei Menschen in verschiedenem Alter, nach Quetelet.

bewegungen (vgl. unten), durch höhere Außentemperatur oder durch erhöhte Körpertemperatur gesteigert und kann dabei sehr hohe Werte erreichen.

§ 5. Der Luftwechsel in den Lungen.

Die bei jedem Atemzuge inspirierte Luftmenge wird bei ruhiger Atmung beim erwachsenen Manne auf etwa 500 ccm geschätzt. Bei einer Frequenz von 16 Atemzügen pro Minute ist also die minutliche Ventilationsgröße der Lungen (die Atmungsgröße, ROSENTHAL) $8000 \text{ ccm} = 8 \text{ l}$.

Nach GREGOR beträgt die durchschnittliche Atmungsgröße bei Kindern im 1. Monate 1300 ccm, im 12. Monate 3000, und bewegt sich im 2. bis 13. Lebensjahre zwischen 4000 und 5000 ccm.

Nach einer Inspiration von dem genannten Umfange kann noch eine beträchtliche Menge Luft in die Lungen aufgenommen, und nach einer gewöhnlichen Expiration noch eine beträchtliche Luftmenge aus den Lungen

getrieben werden. Auch wenn wir die umfangreichste Expiration unter Zuhilfenahme aller expiratorisch wirkenden Muskeln machen, bleibt doch in den Lungen eine gewisse Menge Luft zurück, welche bei unversehrtem Brustkasten nie aus den Lungen getrieben werden kann.

Diese rückständige Luft wird Residualluft genannt. Man hat die Größe derselben nach mehreren verschiedenen Methoden, welche hier nicht näher besprochen werden können, zu bestimmen versucht und, wenn wir von Werten, die augenscheinlich vollkommen unrichtig sind, absehen, gefunden, daß dieselbe etwa 500—1600 ccm beträgt; wahrscheinlich werden wir keinen großen Fehler machen, wenn wir sie beim gesunden erwachsenen Menschen auf rund 1000 ccm schätzen.

Daß die Residualluft nicht aus den Lungen herausgetrieben werden kann, ist ganz einfach davon abhängig, daß die gänzlich zusammengefallenen Lungen, wovon man sich bei jeder Sektion überzeugen kann, einen viel geringeren Raum als die bis zum höchsten Grade der Verengung gebrachte Brusthöhle einnehmen. Da die Lungen durch die in ihnen eingeschlossene Luft an die Brustwand gedrückt sind, kann ihr Volumen natürlich nicht mehr vermindert werden als das Volumen der Brusthöhle selbst. Wenn aber die Brustwand geöffnet wird und also der Luftdruck sowohl von außen als von innen auf die Lungen in gleicher Stärke einwirkt, so fallen sie vermöge ihrer Elastizität zusammen und treiben die in ihnen eingeschlossene Luft heraus.

Die zusammengefallenen Lungen sind aber doch nicht ganz luftleer, und eine Lunge, die einmal geatmet hat, kann nie durch mechanische Einwirkungen vollständig von der Luft befreit werden. Die Ursache davon liegt darin, daß beim Zusammenfallen der Lungen die Wände der kleinsten Bronchien sich aneinander legen und also den weiteren Austritt der Luft aus den Alveolen verhindern. Diese Luftmenge heißt Minimalluft (HERMANN).

Diejenige Luftmenge, welche nach einer gewöhnlichen Expiration noch aus den Lungen herausgetrieben werden kann, beträgt etwa 1600 ccm und wird als Reserveluft bezeichnet.

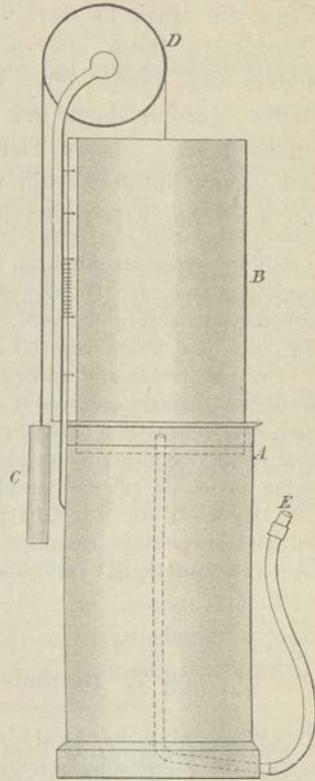
Wenn anderseits die Inspiration, nachdem die gewöhnliche Luftmenge von 500 ccm inspiriert worden ist, noch weiter fortgesetzt wird, so kann man bei größtmöglicher Anstrengung der inspiratorischen Muskeln noch etwa 1600 ccm Luft inspirieren. Diese Luftmenge wird Komplementärluft genannt.

Die Summe der Komplementär-, Atmungs- und Reserveluft ($1600 + 500 + 1600 = 3700$ ccm) stellt den maximalen Umfang des bei einem Atemzuge möglichen Luftwechsels der Lungen dar und heißt Vitalkapazität der Lungen.

Die Vitalkapazität wird in folgender Weise bestimmt. Man macht eine so tiefe Inspiration wie irgend möglich und expiriert dann, unter Zuhilfenahme aller expiratorischen Muskeln, in eine für jede Stellung genau äquilibrierte, in Wasser gehende Glocke (Spirometer von HUTCHINSON, Figur 125).

Aus den jetzt besprochenen Tatsachen geht das wichtige Ergebnis hervor, daß wir sowohl bei der Inspiration als bei der Expiration immer die Möglichkeit haben, die inspirierte bzw. expirierte Luftmenge beträchtlich zu vermehren, ohne daß dabei die Leistungsfähigkeit des Atmungsapparates versagt.

Um die effektive Wirkung der Lungenventilation beurteilen zu können, ist es von großer Bedeutung zu wissen, ob die inspirierte Luft in der Tat in die Alveolen hineinkommt. Der respiratorische Gaswechsel findet ja in den Alveolen statt; die Luft, welche in den zuführenden Luftwegen inkl. den kleinsten Bronchien bleibt, kann nur durch Diffusion mit der Alveolarluft etwas zur Lungenventilation beitragen, und diese Diffusion kann, angesichts der geringen Weite der kleinsten Bronchien und der ziemlich großen Atmungsfrequenz, nur eine verhältnismäßig unbedeutende sein. Um diese Frage direkt zu entscheiden, hätte man den Inhalt sämtlicher zuführenden Luftwege von den Nasenöffnungen bis zu den kleinsten Bronchien zu bestimmen. Es liegen bis jetzt nur ein paar derartige direkte Bestimmungen vor, nach welchen der betreffende „schädliche Luftraum“ etwa 140 ccm betragen sollte (ZUNTZ). Nach einer indirekten Methode, deren Grundlagen hier nicht dargestellt werden können, soll, übereinstimmend mit diesen Zahlen, die untere Grenze dieses Raumes ungefähr bei 100 ccm und die obere etwa bei 150 ccm (LOEWY) liegen. Von der bei jeder Inspiration aufgenommenen Luftmenge gelangt also der größte Teil in die Alveolen. Es ist selbstverständlich, daß der schädliche Raum einen um so größeren Einfluß ausüben muß, je oberflächlicher die Atmung ist.



Figur 125. Spirometer, nach Hutchinsonson. Durch den Schlauch *E* wird die Luft in die Glocke *B* hineingetrieben. Das Gewicht *C* dient zum Äquilibrieren der Glocke.

§ 6. Die konkomitierenden Atembewegungen.

Bei der Atmung wirken, außer den schon berücksichtigten, die Kapazität des Brustkastens beeinflussenden Muskeln auch andere Muskeln mit, welche zum Teil für die normale Atmung von sehr großer Bedeutung sind.

Bei jeder Expiration wird der Kehlkopf gehoben und bei der Inspiration gesenkt. Die Senkung geschieht durch Kontraktion der MM. sternohyoidei und sternothyreoidi, die Hebung durch Kontraktion der MM. hyothyreoidi und cricothyreoidi (ROSENTHAL).

Wichtiger sind die Bewegungen der Stimmbänder. Bei ruhiger Atmung ist die Stimmritze ziemlich weit offen und macht nur geringe Bewegungen (CZERMAK). Bei verstärkter Atmung wird sie aber durch Kontraktion der *MM. cricoarytenoidei post.* bei jeder Inspiration erweitert. Wenn die Muskeln der Stimmbänder erlahmt sind, so stellen sich diese schräg, mit ihren oberen Oberflächen lateralwärts gerichtet. Ihre Innenränder sind dann wenig voneinander entfernt, und die schlaffen Stimmbänder werden dann bei der Inspiration durch den Luftstrom einander genähert. Bei jungen Tieren, deren Gießbeckenknorpel noch sehr weich sind, kann hierdurch ein vollständiger Verschluss der Stimmritze entstehen und also eine Erstickung hervorgerufen werden (LE GALLOIS).

Bei verstärkter Atmung werden ferner die Nasenlöcher bei jeder Inspiration erweitert, auch der Mund geöffnet und das Rückgrat gestreckt, wodurch teils den Rippenhebern eine günstigere Lage erteilt, teils auch der Brustkasten in der Richtung von oben nach unten vergrößert wird.

Wenn die Atmung unter Mitwirkung aller Muskeln, die überhaupt eine Erweiterung des Brustkastens hervorrufen können, stattfindet, so treten endlich auch diejenigen Muskeln, welche den Kopf und das Schulterblatt fixieren usw., in Tätigkeit. Bei erschwerter Expiration werden die Hände an die Brustwand gestemmt, um den Brustkasten soviel als möglich zusammenzudrücken.

Die Muskeln der Luftröhre sind bei ruhiger Atmung tonisch kontrahiert, so daß die Knorpelringe einander nahezu berühren. Bei heftiger Atmung folgt Erschlaffung bei der Expiration, Verkürzung bei der Inspiration (NICAISE).

§ 7. Besondere Formen von Atembewegungen.

Wenn sich mechanische Hindernisse der Respiration entgegenstellen, werden die Respirationsbewegungen in verschiedener Richtung verändert. Ist die gewöhnliche Atmung z. B. durch einen am Magen und dem unteren Teil des Thorax angelegten Gipsverband erschwert, so wird die Atmung tiefer, und die accessorischen Atemmuskeln, welche die Rippen heben können, werden zu Hilfe genommen. — Wenn das Hindernis von Schmerzen bei der Erweiterung des Brustkastens herrührt, so wird die Atmung schneller und oberflächlicher. — Bei Verengerung (Stenose) der Luftwege wird die Frequenz der Atmung geringer, statt dessen aber werden die einzelnen Atemzüge tiefer. — Wenn endlich die respiratorische Oberfläche der Lungen z. B. bei einer Lungenentzündung oder einer Ansammlung von Flüssigkeit in den Pleurahöhlen vermindert wird, so werden Frequenz und Tiefe der Atmung unter Anwendung der accessorischen Atemmuskeln gesteigert.

Unter den besonderen Formen der Atembewegungen sind noch folgende zu erwähnen: 1) das Husten, eine kräftige, durch Reflex hervorgerufene Expiration bei geschlossener Stimmritze, welche durch die unter einem hohen Druck herausgetriebene Luft geöffnet wird, wobei der den Husten begleitende Schall entsteht; 2) das Niesen, eine kräftige reflektorische Expiration bei offener Stimmritze und Abschluß der Mundhöhle vom Pharynx; wird oft durch eine tiefe Einatmung eingeleitet; 3) das Lachen, eine Reihe von kurzen und schwachen Expirationsstößen bei schwach geschlossener Stimmritze; 4) das Gähnen, eine tiefe Inspiration bei weit offener Stimmritze und in der Regel offenem Mund; 5) das Seufzen, eine tiefe Inspiration bei geschlossener Stimmritze; 6) das Schluchzen unterscheidet sich vom Seufzen nur durch die größere

Geschwindigkeit der inspiratorischen Bewegung; es ist in der Regel von einem ruckweisen Aufsteigen des Larynx begleitet. — Sämtliche diese Formen der Atembewegungen werden reflektorisch hervorgerufen oder treten als Begleiter von psychischen Affekten, also auch dann gewissermaßen reflektorisch, auf.

§ 8. Die Druckveränderungen in den Luftwegen bei den verschiedenen Atmungsphasen.

Wegen der geringen Kraft, die nötig ist, um die Lungen bei der Erweiterung des Brustkastens zu entfalten, erweitern sich die Lungen gleich zu Anfang der Inspiration, und dabei wird natürlich die Lungenluft zuerst verdünnt. Bei offener Stimmritze strömt nun neue Luft von außen hinzu. Dies kann aber angesichts der verhältnismäßig geringen Weite der zuführenden Luftwege und der an verschiedenen Stellen derselben stattfindenden Verengerungen nicht augenblicklich geschehen, und man findet daher bei der Inspirationsbewegung immer einen negativen Druck in den Luftwegen. Und umgekehrt, wenn die Expiration stattfindet, kann die auszutreibende Luft nicht sogleich entweichen; daher findet man während der Expirationsbewegung in den Luftwegen immer einen positiven Druck.

Bei offener Stimmritze und statischem Zustand des Brustkastens stellt sich die Spannung der Lungenluft sehr schnell mit derjenigen der Außenluft ins Gleichgewicht, und wir begegnen den soeben besprochenen Druckvariationen also nur, wenn die Kapazität der Lungen verändert wird, bei den Expirations- bzw. Inspirationsbewegungen.

Um die hier in Frage kommenden Druckwerte in absolutem Maße zu bestimmen, hat man an Hunden eine T-förmige Kanüle in die Trachea eingesetzt; das Tier atmet wie gewöhnlich durch die unversehrte Stimmritze, und die Druckschwankungen werden durch ein mit dem unpaaren Schenkel der Kanüle verbundenes Manometer bestimmt (KRAMER). Beim Menschen hat man diese Methode an Kranken mit einer Luftröhrenfistel anwenden können; an Gesunden hat man bei geschlossenem Munde entweder das Manometer in das eine Nasenloch eingesetzt und durch das andere atmen lassen (DONDERS), oder auch aus einer weiten Flasche atmen lassen, die einerseits mit dem Manometer, andererseits durch eine weite Öffnung mit der Außenluft kommunizierte (EWALD).

Es ist selbstverständlich, daß die bei diesen Versuchen erhaltenen Werte um so geringer ausfallen müssen, je näher an den äußeren Öffnungen der Atmungswege das Manometer angebracht wird. Nach der zuletzt erwähnten Methode fand EWALD einen Druck von -0.1 mm Hg für die Inspiration und von $+0.13$ mm Hg für die Expiration. Wenn DONDERS das Manometer in das eine Nasenloch einsetzte, erhielt er für die Inspiration etwa -0.7 und für die Expiration etwa $+0.5$ mm Hg. Bei Versuchen an tracheotomierten Menschen hat ARON unterhalb der Stimmritze Druckwerte von -1.9 (Inspiration) und $+0.7$ (Expiration) erhalten.

Um die bei den verschiedenen Atmungsphasen entwickelte Kraft zu messen, setzt man mittels einer dicht schließenden Maske ein

Hg-Manometer mit dem Mund und der Nase in luftdichte Verbindung und atmet darin (VALENTIN, HUTCHINSON). Bei der Inspiration bezw. Expiration tritt keine Luft in die Lungen hinein oder aus denselben heraus, sondern die in den Lungen befindliche Luft wird nur verdünnt oder verdichtet. Die vom Manometer dabei angegebenen Druckwerte können als relativer Ausdruck der bei der In- und Expiration verwendeten Kraft dienen. In solcher Weise hat HUTCHINSON bei der gewöhnlichen Atmung einen Druck von -50 mm Hg für die Inspiration und $+76$ mm Hg für die Expiration gefunden. Bei einer möglichst tiefen Inspiration wird der Druck auf etwa -140 bis 150 mm Hg angegeben; für die stärkste Expiration schwanken die Zahlenangaben zwischen $+108$ und 256 mm Hg.

An drei Individuen bestimmte Mosso den Inspirationsdruck bei rein kostaler und rein diaphragmatischer Atmung und fand im ersten Falle einen Druck von -32 bis -40 mm, im zweiten einen von -10 bis -20 mm Hg (vgl. oben S. 381).

§ 9. Die Atmungsgeräusche.

Bei Auskultation der Lungen und der Luftröhren hört man zweierlei Geräusche, nämlich 1) das vesikulare und 2) das bronchiale Geräusch.

Um sich den Charakter des vesikularen Atmungsgeräusches zu versinnlichen, sauge man bei verengter Mundöffnung Luft ein; es entsteht dabei ein schlürfendes Geräusch, welches dem vesikularen fast vollkommen gleicht. Es soll in dem Moment hervorgerufen werden, wo der Luftstrom in die Alveolen eintritt.

Während der Expiration hört man im normalen Zustande am Thorax nur ein schwaches und weiches, hauchendes, unbestimmtes Geräusch, welches keine Spur mehr zeigt von dem schlürfenden vesikularen Inspirationsgeräusch.

Auskultiert man den Larynx, so hört man sowohl während der In- als während der Expiration ein sehr lautes, scharfes, hauchendes Geräusch, in welchem *h* oder *ch* das dominierende ist. Es läßt sich vollkommen mit dem Geräusch vergleichen, welches man beim aphonischen Expirieren des *h*, sowie beim Hineinhauchen in eine Röhre erzeugt. Dieses laryngeale Geräusch pflanzt sich in die Trachea und in die beiden Hauptbronchien mit allmählich abnehmender Intensität fort (das bronchiale Geräusch).

Da die Bedeutung der Atmungsgeräusche vor allem in ihrer klinischen Verwertung liegt, verweise ich betreffend ihre Theorie usw. auf die Lehrbücher der physikalischen Untersuchungsmethoden hin.

§ 10. Schutzrichtungen für die Lungen.

Die zuführenden Luftwege: Nasenhöhlen, Schlund, Trachea und Bronchien dienen vor allem dazu, die Lungenalveolen vor verschiedenen Schädlichkeiten zu schützen.

Bei der Nasenatmung geht der Luftstrom der Hauptmasse nach durch den mittleren, zum Teil auch durch den oberen Nasengang. Durch den unteren

Nasengang wird nur eine ganz geringe Luftmenge gefördert. Eigentlich ist es der mittlere Nasengang, der in einem dicken, direkten und ununterbrochenen Zuge vom Nasenloche durch den engen Teil der Nase in die Choanen führt und der einzige weite und hindernislose Weg ist (SCHEFF).

Im Pharynx erleiden die Luftwege eine scharfe Knickung, indem sie aus der horizontalen in eine fast vertikale Richtung übergehen.

Die Enge der Nasengänge wie die soeben erwähnte Knickung haben eine sehr große Bedeutung, denn dadurch wird die eingeatmete Luft von den in derselben befindlichen Staubpartikeln wesentlich befreit, indem diese sich teils an der Wand der Nasengänge teils an der hinteren Wand des Pharynx, welche alle beide immer mit Schleim überzogen sind, festsetzen. Dieser Schutz fällt bei der Mundatmung in hohem Grade weg, wodurch die größere Zweckmäßigkeit der Nasenatmung zum Teil erklärt werden kann.

Ferner werden die Staubpartikeln auch durch das Flimmerepithel der Luftwege nach außen getrieben, indem die Cilien desselben sich immer in einer dieselben befördernden Richtung bewegen. Diese Bewegung hat besonders in den unterhalb des Larynx liegenden Teilen der Atmungswege für das Freihalten der Alveolen vom Staub eine große Bedeutung.

Von großer Bedeutung ist ferner die Tatsache, daß die Teile der Respirationswege, die unter der Glottis liegen, unter gewöhnlichen Verhältnissen keine Bakterienentwicklung gestatten: sie sind entweder ganz steril, oder sie enthalten nur eine verschwindend geringe Zahl von Bakterien (JUNDELL). Da das Trachealsekret keine antiseptischen Eigenschaften besitzt, muß diese Sterilität von irgend welchen anderen Umständen bedingt sein.

Die eingeatmete Luft hat nur in ganz seltenen Ausnahmefällen die Körpertemperatur; die ausgeatmete Luft ist aber auf Körpertemperatur erwärmt und bei dieser mit Wasserdampf gesättigt. Im Atmungsapparate wird die Luft also erwärmt und ihr eine gewisse Menge Wasserdampf abgegeben. Dies geschieht wesentlich in den ersten Luftwegen, und dadurch werden die Bronchien und besonders die zarten Alveolen vor dem schädlichen Einfluß der Wärme- und Wasserabgabe bewahrt. Man hat nämlich gefunden, daß eine Luft von 10—12° C., wenn sie mittels eines Aspirators von dem einen Nasenloch zu dem anderen durch die beiden Nasenhöhlen gezogen wird, wobei der Zutritt zum Schlund abgeschlossen ist, auf 31° C. erwärmt und für diese Temperatur mit Wasserdampf gesättigt wird. War die äußere Temperatur 0—4° C., so wurde sie auf 27.5° C. erwärmt. Bei entsprechenden Versuchen betreffend die Mundatmung war die in den Pharynx gelangte Luft etwa 0.5° C. kälter als bei der Nasenatmung (ASCHENBRANDT, KAYSER). Aus diesen Beobachtungen sind wir vollkommen berechtigt zu schließen, daß die Luft in den mittelgroßen Bronchien wenigstens die Temperatur des Körpers angenommen hat und für diese mit Wasserdampf aufs Nächste gesättigt ist.

Zum Schutz der Lungen tragen außerdem noch der beim Schlucken stattfindende, schon besprochene Schluß des Larynx (S. 343), sowie verschiedene expiratorische Reflexe, welche im folgenden Abschnitt erörtert werden sollen, wesentlich bei.

Zweiter Abschnitt.

Die Innervation der Atembewegungen.

§ 1. Die zentrifugalen Atmungsnerven.

Diejenigen Muskeln, welche bei ihrer Kontraktion die Brusthöhle erweitern oder verengen, erhalten, wenn wir von den nur selten wirkenden accessorischen Atemmuskeln absehen, sämtlich ihre Nerven vom Rückenmark, und zwar treten die Nerven der MM. scaleni in die II.—VII. Halswurzel, die der Levatores costarum und der Bauchmuskeln in die Brustnerven und die des Zwerchfells hauptsächlich in die III. und IV. Halsnerven (den N. phrenicus) aus. Nach LUSCHKA und CAVALIÉ erhält der Rand des Zwerchfells auch von den untersten Interkostalnerven einige Fasern.

Wenn das Rückenmark unterhalb des Abganges des letzten Interkostalnerven durchschnitten wird, so übt dies selbstverständlich auf die Atembewegungen keinen direkten Einfluß aus. Wenn aber der Schnitt ins Rückenmark verlegt wird, so werden diejenigen Muskeln gelähmt, deren Nerven unterhalb des Schnittes aus dem Rückenmark heraustreten. Ist der Schnitt oberhalb des ersten Interkostalnerven gemacht, so hören die Bewegungen der Rippen, mit Ausnahme derjenigen, welche von den MM. scaleni besorgt werden, ganz und gar auf, und das Tier atmet nunmehr nur mit dem Zwerchfell und den Scaleni.

Bei noch höherer Durchschneidung des Rückenmarkes werden auch diese Muskeln gelähmt, und nun bleiben nur die Bewegungen der Stimmritze, des Mundes und der Nase übrig (GALEN, LE GALLOIS, FLOURENS).

Wenn das Zwerchfell nach doppelseitiger Phrenicusdurchschneidung gelähmt ist, treten, besonders bei Tieren, die hauptsächlich mit Hilfe des Zwerchfells atmen, verschiedene Störungen der Atmung auf, welche teils davon bedingt sind, daß nun die rippenhebenden Muskeln allein die ganze Atmung zu besorgen haben, teils darin liegt, daß wegen der Erschlaffung des Zwerchfells die Baueingeweide bei jeder Inspiration in die Brusthöhle aspiriert werden. Indessen entsteht dadurch keine eigentliche Lebensgefahr, wenn es sich um erwachsene Tiere handelt, deren Brustkasten genügend starr und deren Muskeln genügend kräftig sind. Junge Kaninchen gehen dagegen nach doppelseitiger Phrenicusdurchschneidung zugrunde, weil der noch weiche Brustkasten und die ungenügend entwickelten Thoraxmuskeln es nicht vermögen, die wegen der Lähmung des Zwerchfells verengte Brusthöhle genügend zu erweitern.

Die Erfahrungen am Menschen haben ergeben, daß bei Lähmung sämtlicher Respirationsmuskeln außer dem Zwerchfell, sowie bei Lähmung des Zwerchfells bei beibehaltener Beweglichkeit des Brustkastens das Leben noch gefristet wird. Im letzt-erwähnten Falle war die Respirationsfrequenz größer als normal, und die Atmung fand ohne Beteiligung der accessorischen Muskeln, hauptsächlich durch die Levatoren, die Interkostalen und die Scaleni statt. Bei größerer körperlicher Anstrengung trat schwerere Atemnot auf.

Die motorischen Nerven für die Muskeln des Larynx und der Bronchien verlaufen im Vagusstamme. Unter den Larynxmuskeln wird der *M. cricothyreoideus* vom *N. laryngeus superior*, die übrigen von dem *N. laryngeus inf.* innerviert.

Daß auch die Bronchialmuskeln unter dem Einfluß der Vagi stehen, wurde zuerst von LONGET angegeben (1842). Diese Angabe wurde von den folgenden Autoren vielfach bestritten, jedoch ist es durch die neuere, sehr vervollkommnete Technik festgestellt, daß die Vagi in der Tat die Bronchialmuskeln zur Kontraktion bringen und außerdem, insbesondere bei der Katze, noch hemmende Fasern für diese Muskeln enthalten.

Die Bronchialmuskeln sind beim Hund schwach, beim Pferd stark tonisch erregt; sie werden von verschiedenen zentripetalen Nerven, wenn auch in der Regel schwach, beeinflusst, und dabei kommen sowohl Kontraktion als Erschlaffung derselben zum Vorschein. Die wichtigsten bronchokonstriktorischen Reflexe scheinen von der Schleimhaut der Respirationswege (Nase, Larynx) ausgelöst zu werden und können daher möglicherweise als schützende Reflexe aufgefaßt werden, denn je enger die Bronchien sind, um so leichter wird der in der Luft schwebende Staub sich an ihren Wänden festsetzen.

Die hauptsächliche Bedeutung der Bronchialmuskeln ist wohl die, daß sie bei intrabronchialen Drucksteigerungen durch ihre Kontraktion der Bronchialwand eine größere Festigkeit geben.

Die Schleimdrüsen des Larynx und der Trachea erhalten ihre Nerven durch die NN. laryngei. In diesen verlaufen auch zentripetale Fasern, welche eine reflektorische Schleimsekretion der Larynx- und Trachealschleimhaut bewirken (KOKIN).

§ 2. Das Atmungszentrum.

Da bei den Atembewegungen sich zahlreiche Muskeln in einer bestimmten Reihenfolge kontrahieren, ist es, unseren jetzigen Anschauungen über die zentrale Innervation gemäß, anzunehmen, daß sich irgendwo im zentralen Nervensystem ein diese Bewegungen beherrschendes Nervenzentrum (das Atmungszentrum) vorfindet.

Daß dieses nicht höher als im Kopfmark liegt, geht daraus hervor, daß die Atembewegungen nicht aufhören, wenn das Gehirn oberhalb des Kopfmarkes durchschnitten wird. In diesem Falle steht das Zwerchfell einen Augenblick still, fängt dann aber von selbst an sich zu kontrahieren, seine Bewegungen sind ganz regelmäßig und, wenn keine Nebenläsionen stattgefunden haben, von unveränderter Frequenz.

Wenn dagegen das Kopfmark vom Halsmark abgetrennt wird, so hört die Atmung auf. Schon GALEN wußte, daß im obersten Teil des Rückenmarkes sich eine Stelle vorfand, deren Zerstörung die Atmung

sogleich aufhob, und LE GALLOIS zeigte (1812), daß diese Stelle im Kopfmark lag. Lange Zeit hindurch war man im großen und ganzen darüber einig, daß das Atmungszentrum nur im Kopfmark zu suchen sei. In neuerer Zeit hat man aber mit großer Bestimmtheit behauptet, daß, obgleich im Kopfmark ein regulatorischer Apparat für die Atembewegungen sich vorfindet, die eigentlichen Zentren der Atembewegungen im Rückenmark zu suchen wären, und zwar sollten die Kerne der Atemmuskelnerven durch die Wirkung des sie gleichzeitig treffenden Blutreizes den Impuls zu einer koordinierten Atemtätigkeit geben (BROWN-SÉQUARD, LANGENDORFF, WERTHEIMER). Der Stillstand der Atmung nach Durchschneidung des Halsmarkes würde nach dieser Ansicht nicht davon bedingt sein, daß die Atemmuskelnerven vom Atmungszentrum im Kopfmark abgetrennt sind, sondern vielmehr durch die shockartige, hemmende Einwirkung des trennenden Schnittes hervorgerufen werden.

Es finden sich zahlreiche Erfahrungen vor, die da ergeben, daß die direkte Reizung des Kopfmarkes durch Elektrizität oder durch mechanische Eingriffe die Atmung zum Stillstand bringen kann, und hierin hat die betreffende Ansicht eine gute Stütze. Ferner ist es vorläufig nicht möglich zu entscheiden, wie lange eine derartige Shockwirkung dauern kann. Wenn man an einem Tier das Halsmark durchschneidet und künstliche Atmung unterhält, so kann man das Tier stundenlang am Leben erhalten. Wenn nun nach Stunden mit der künstlichen Atmung aufgehört wird und das Tier doch nicht atmet, so kann man ja immer sagen, daß die Shockwirkung noch stattfindet.

An Tieren mit durchschnittenem Halsmark hat man aber in der Tat eine rhythmische Atmung beobachtet, nachdem man zuerst eine Zeit lang an denselben die künstliche Atmung unterhalten hatte. Die ersten hierhergehörigen Beobachtungen wurden teils an neugeborenen Tieren und teils an solchen Tieren gemacht, deren Reflexerregbarkeit durch Strychnin künstlich gesteigert war (ROKITANSKY, LANGENDORFF). Später gelang es WERTHEIMER, auch an erwachsenen unvergifteten Tieren eine Rückenmarksatmung zu erhalten.

Diese Rückenmarksatmung kommt aber durchaus nicht immer zum Vorschein, und wenn sie da ist, ist sie niemals von demselben Umfang wie die bei erhaltenem Kopfmark erscheinende und dauert nach den bis jetzt vorliegenden Erfahrungen nie lange, höchstens $\frac{3}{4}$ Stunde. Endlich wird sie sehr oft vermißt. Das Tier reagiert auf allerlei sensible Reizungen mit reflektorischen Muskelzuckungen außerordentlich gut; die spinalen Gefäßzentren reagieren auf die asphyktische Reizung sehr kräftig: die Shockwirkung der Durchtrennung ist also schon vorbei, und dennoch ist es die Regel, daß keine wirkliche Atmung zu beobachten ist. Um unter solchen Verhältnissen die Lehre von der Präponderanz der spinalen Atmungszentren aufrecht erhalten zu können, muß man noch die Hilfhypothese aufstellen, daß diese Zentren gegen die Shockwirkung in einer ganz anderen Art als die übrigen spinalen Zentren reagieren.

Gegen die Hypothese einer Shockwirkung spricht auch die Tatsache, daß eine halbseitige Durchtrennung des Halsmarkes sehr oft gar keinen Stillstand der Atembewegungen der entsprechenden Körperhälfte zur Folge hat (BROWN-SÉQUARD u. a.) und daß ferner, wenn ein Stillstand erscheint, dieser unmittelbar beseitigt wird, wenn man den N. phrenicus an der entgegengesetzten Seite durchschneidet (PORTER). Wenn die mechanische Verletzung bei der Durchschneidung eine so starke Shockwirkung, wie die Anhänger der Rückenmarkszentren annehmen,

hervorrufen würde, so hätte die halbseitige Durchtrennung des Halsmarkes doch die Atembewegungen an der Seite des Schnittes wenigstens für eine Zeit aufheben sollen.

Wir kommen also zu dem Resultate, daß, nach den jetzigen Erfahrungen, das Kopfmark nicht allein für die Regulation der Atembewegungen eine sehr große Bedeutung hat, sondern daß es auch die koordinierte Tätigkeit der bei der Atmung mitwirkenden Muskeln als wirkliches Atmungszentrum beherrscht. Nur ausnahmsweise wird eine derartige Wirkung von den Nervenkerne des Rückenmarkes besorgt, und falls wir überhaupt von spinalen Atmungszentren sprechen können, so scheint es, daß dieselben im Verhältnis zu demjenigen im Kopfmark nur sehr wenig leistungsfähig sind.

Seit FLOURENS hat man sich sehr große Mühe gegeben, um den Ort des Atmungszentrums im Kopfmark festzustellen. Leider weichen die Angaben der verschiedenen Autoren untereinander sehr erheblich ab. FLOURENS verlegte diese Stelle nach der Spitze des Calamus scriptorius, wo ein nadelkopfgroßer Stich dasselbe zerstören und den Tod durch Aufhören der Atmung hervorrufen sollte (der Lebensknoten). Er selbst fand aber später, daß dies nicht richtig war und daß die Stelle des Kopfmarkes, deren Zerstörung die Atembewegungen aufhob, in der Tat an beiden Seiten der Mittellinie lag, daß das Atmungszentrum also ein paariges Zentrum darstellt. Die nähere Begrenzung dieses Zentrums ist dann von GIERKE, MISLAWSKY, GAD und MARINESCU versucht worden, ihre Ergebnisse stimmen aber gar nicht miteinander überein. Während nach GIERKE diejenige Stelle, deren Zerstörung die Atembewegungen aufhebt, nach außen von dem Accessoriuskern und unterhalb des Kernes der hinteren Pyramide liegt und ein longitudinales Bündel von Nervenfasern (Funiculus solitarius) mit eingestreuten Ganglienzellen darstellt, gibt MISLAWSKY an, daß das betreffende Bündel mit den Atembewegungen nichts zu tun hat. Diese werden aber aufgehoben, wenn zwei Nervenzentren von unregelmäßiger Form an beiden Seiten der Raphe innerhalb der Hypoglossuswurzeln zerstört werden. Weder die eine noch die andere Stelle soll nach GAD und MARINESCU das wirkliche Atmungszentrum sein. Dieses soll vielmehr in der *Formatio reticularis* liegen, deren Nervenzellen also wenigstens teilweise für das Atmungszentrum im Kopfmark in Anspruch genommen werden müssen. Beim Menschen und ebenso beim Kaninchen liegen weit mehr Nervenzellen in dem lateral von der Hypoglossuswurzel liegenden Teil dieser Formation als in dem medialen, während bei der Katze die Zahl der Nervenzellen auch in dem medialen Teile eine recht große ist. In Übereinstimmung hiermit wurde bei Katzen schon durch Zerstörung zwischen der Hypoglossuswurzel und Raphe, wenn sie genügend tief und der Länge nach ausgedehnt war, die Atmung schwer geschädigt oder ganz aufgehoben, während beim Kaninchen zur Herbeiführung definitiven Atmungsstillstandes die laterale *Formatio reticularis* in einiger Ausdehnung entfernt werden mußte. Wenn diese Stelle mit elektrischen Strömen gereizt wird, so treten Änderungen der Atmung in inspiratorischem Sinne, namentlich Beschleunigung des Atmungsrhythmus auf.

Wo nun auch das Atmungszentrum im Kopfmark lokalisiert sein möge, so viel scheint jedenfalls sicher zu sein, daß dies Zentrum keine engumgrenzte kleine Stelle darstellt, sondern in der Tat einen verhältnismäßig großen Umfang hat, was angesichts der zahlreichen nervösen Verbindungen, welche durch seine Mitwirkung zustande kommen, auch ziemlich selbstverständlich ist.

Diejenigen Nervenfasern, welche dieses Zentrum mit den Nervenkerne des Rückenmarkes verbinden, verlaufen zum größten Teil im vorderen Seitenstrang, und zwar

vorwiegend im ventralen Abschnitt desselben, zum kleinen Teil auch im lateralen Abschnitt des Vorderstranges. Die für die Zwerchfellinnervation bestimmten Fasern finden sich beinahe ausschließlich im Vorderseitenstrang, die für die Thoraxatmung bestimmten zum großen Teil im lateralen Abschnitt des Vorderstranges (ROTHMANN).

Nach medianer Spaltung des Kopfmарkes gehen die Atembewegungen beider Zwerchfellhälften (LANGENDORFF) sowie auch die der Stimmbänder und der Nase (KREIDL) synchron weiter, was zeigt, daß diejenigen Einflüsse, welche die Atembewegungen verursachen, in den beiderseitigen Atmungszentren genau synchronisch verlaufen. Dieser Synchronismus wird indes nach Durchschneidung des einen oder beider NN. vagi aufgehoben, und jede Körperhälfte atmet dann unabhängig von der anderen.

Daß die beiderseitigen Atmungszentren indes durch Kommissurenfasern untereinander verbunden sind, geht unter anderem daraus hervor, daß einseitige Durchschneidung des Vagus den betreffenden Synchronismus nicht stört. Das Vorhandensein einer gekreuzten Verbindung zwischen dem Atmungszentrum und den Kernen der Atemmuskelnerven folgt aus der oben erwähnten Tatsache, daß die Atmung nach Hemisektion des Rückenmarkes auch an der Seite des Schnittes ungestört fort dauern kann.

Auch durch Reizung der vor dem Kopfmарk liegenden Hirnteile können die Atembewegungen beeinflußt werden. MARTIN und BOOKER erhielten bei Reizung auf einem Schnitt zwischen den vorderen und hinteren Vierhügeln inspiratorische Wirkungen; dasselbe fand CHRISTIANI bei Reizung am Boden des dritten Ventrikels. Bei Reizung am Eingange des Aquaeductus Sylvii erhielt derselbe expiratorische Wirkungen. Endlich übt auch die Großhirnrinde auf die Atembewegungen einen unverkennbaren Einfluß aus, wie schon aus der außerordentlich feinen Abstufung der Atembewegungen, deren ein guter Sänger fähig ist, hervorgeht. Bei elektrischer Reizung des motorischen Rindensfeldes am Hunde und an der Katze können die Atembewegungen beschleunigt oder verlangsamt werden. Dieses Resultat ist nach F. FRANCK nicht von dem Orte der Reizung, sondern vor allem von ihrer Stärke abhängig: die Atmung wird bei starker Reizung verlangsamt und bei schwacher beschleunigt; auch wird der Umfang der Respiration in der einen oder anderen Richtung verändert. — Diese Teile des Gehirns üben nur unter Vermittlung des Kopfmарkes ihren Einfluß auf die Atembewegungen aus; die von denselben zum Atmungszentrum verlaufenden Fasern sind also in Bezug auf dieses als zentripetale Bahnen aufzufassen. Die Berechtigung dieser Anschauung liegt vor allem darin, daß die Atembewegungen, wie schon erwähnt, ganz unverändert fortgehen, auch wenn das Kopfmарk von den vor ihm liegenden Teilen des Gehirns vollständig abgetrennt wird. Übrigens ist es ja nicht zu leugnen, daß die eben besprochenen Ergebnisse zum Teil von einer Reizung der Leitungsbahnen herrühren können und daß also diese sogen. Gehirnzentren der Atmung zum Teil nur Leitungsbahnen darstellen. Daß diese Bahnen und gewisse Gehirnteile unter Umständen eine sehr große Bedeutung haben, werden wir sogleich sehen.

§ 3. Die Atmungsreflexe.

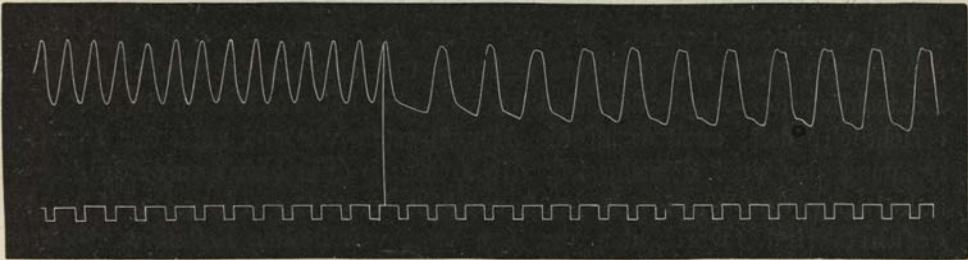
Wie alle übrigen mehr komplizierten Vorgänge im Körper werden auch die Atembewegungen von allen möglichen zentripetalen Nerven beeinflußt. Unter diesen sind indes zweierlei Bahnen die allerwichtigsten, nämlich 1) die Vagi und 2) die Nervenfasern, welche das Atmungszentrum mit den vor ihm liegenden Teilen des Gehirns verbinden. Wir müssen also diese Bahnen in erster Linie berücksichtigen.

a. Die Reflexe durch die NN. vagi.

So viel auch über den Einfluß der zentripetalen Vagusfasern geschrieben ist, so ist doch unsere Kenntnis von der Art und Weise, wie diese Nerven auf die Atembewegungen einwirken, noch sehr mangelhaft. Sogar in den wichtigsten Punkten weichen die tatsächlichen Angaben der Autoren beträchtlich voneinander ab, und wir können daher die Wirkung des Vagus auf die Atmung nur in ihren größten Umrissen darstellen.

Bei der Untersuchung über den Einfluß irgend eines Nerven auf die Vorgänge im Körper erhält man in der Regel die besten Aufschlüsse durch die Reizung des betreffenden Nerven. Dies ist bei dem Lungenvagus leider nicht der Fall, denn hier hat die Durchschneidung in der Tat bei weitem viel eindeutiger Resultate als die Reizung ergeben.

Bei der einfachen Durchschneidung eines Nerven mittels einer Schere geschieht die Durchtrennung nicht reizlos, denn wenigstens im Moment der Durchschneidung wird der Nerv gereizt. Und da im durchschnittenen Nerven ein elektrischer Strom



Figur 126. Atmungskurve, Kaninchen, mit dem in Figur 119 abgebildeten Apparat geschrieben, nach Lindhagen. Von links nach rechts zu lesen. Inspiration nach unten. Die untere Linie gibt Sekunden an. Die vertikale Linie bezeichnet den Augenblick, wo die beiden Vagi durch Durchfrierung ausgeschaltet wurden.

kreist (vgl. S. 54), so kann dieser möglicherweise eine mehr oder weniger lange andauernde Reizung auf ihn ausüben. Wie GAD gezeigt hat, können aber die Lungenvagi durch eine genügend starke Abkühlung reizlos außer Tätigkeit gesetzt werden. Zu diesem Zwecke legt man die Vagi auf silberne Röhren, welche von einer Kältemischung (z. B. durch Auflösen von salpetersaurem Ammoniak in Wasser) durchströmt werden.

Auch unter solchen Umständen haben verschiedene Autoren nicht ganz übereinstimmende Ergebnisse erhalten, doch sind sie alle in den fundamentalen Punkten einig, daß die Atmungsfrequenz nach doppelseitiger Vagusausschaltung abnimmt, daß die Inspirationen tiefer werden, sowie daß sich auf der Höhe der Inspiration ein länger oder kürzer dauernder Stillstand zeigt (Fig. 126). Dagegen gehen hinsichtlich der Expiration nach doppelseitiger Vagotomie die Ansichten sehr auseinander; GAD gibt an, daß die Expiration nicht mehr das frühere Niveau erreicht, während LINDHAGEN gefunden hat, daß die Erschlaffung der Inspirationsmuskeln nur sehr wenig oder gar nicht vermindert ist, und BORUTTAU bemerkt, daß die Expiration früher oder später

die gleiche Höhe als vor der Durchfrierung der Vagi erreicht. Nach GAD und LINDHAGEN ist die expiratorische Atempause meistens verkürzt, nach BORUTTAU dagegen die gleiche wie vorher oder selbst noch größer. Diese Angaben beziehen sich alle auf das Kaninchen. Beim Hunde tritt nach der Durchfrierung fast regelmäßig aktive Tätigkeit der Expirationsmuskeln auf (BORUTTAU). Im Zusammenhang hiermit steht auch, daß nach GAD die Atemgröße nach Durchfrierung der Vagi abnimmt, nach LINDHAGEN im großen und ganzen unverändert bleibt.

Diese Verschiedenheiten sind zum Teil wenigstens von der beim Versuch benutzten Tierart, zum Teil wohl auch von der Tiefe der Narkose wie von anderen uns nicht näher bekannten Umständen abhängig. Daß sich diese Verschiedenheiten dennoch ohne große Schwierigkeit erklären lassen, werden wir bald sehen.

Aus den über die Wirkung der reizlosen Ausschaltung der Vagi ermittelten sicher festgestellten Tatsachen geht jedenfalls hervor, daß die Atmung unter Mitwirkung der Vagi in der Weise geregelt wird, daß die Atemzüge frequenter und mit weniger luftgefüllten Lungen stattfinden, sowie daß die inspiratorische Atempause dabei vermieden wird. Da nun diese Atempause für die Ventilation der Lungen nicht das geringste bedeutet und also die dabei stattfindende Kontraktion der Inspirationsmuskeln von gar keinem Nutzen ist, ist es ersichtlich, daß, auch wenn die Atmungsgröße vor und nach der Durchtrennung der Vagi dieselbe ist, die Atmung dennoch nach der Ausschaltung der Vagi mit größerer Anstrengung als normal ausgeführt wird. Durch den von den Vagi vermittelten Reflex wird also erzielt, daß die Atmung mit geringerem Kraftaufwand stattfindet.

Untersuchungen von HERING und BREUER haben sehr wertvolle Aufschlüsse darüber gegeben, in welcher Weise diese Regulation geschieht. Aufblähen der Lungen, d. h. die Inspiration, hemmt unter Vermittlung der Vagi die Inspiration und löst also eine Expiration aus; das Zusammenfallen der Lungen, d. h. die Expiration, ruft eine Inspiration hervor. Durch die Vagi würde also eine Selbststeuerung der Atembewegungen erzielt werden: wenn sich die Lungen bei der Inspiration zu einem gewissen Grade entfaltet haben, wird die Inspiration reflektorisch unterbrochen, und wenn sie danach in genügendem Grade zusammengefallen sind, wird die Expiration unterbrochen und eine Inspiration ausgelöst. Beide Erscheinungen fallen nach Vagusdurchschneidung aus.

Die Volumenschwankungen der Lungen würden also die peripheren Endigungen der zentripetalen Lungenfasern der Vagi erregen, was dadurch bestätigt wird, daß dieselben Erscheinungen wie nach doppelseitiger Vagotomie auftreten, wenn man nach einseitiger Vagotomie die andere Lunge durch Eröffnen der entsprechenden Pleurahöhle zum Kollaps bringt (LOEWY).

Die nähere Deutung dieser Tatsachen ist sehr schwierig. Man könnte annehmen, daß sich im Vagus zweierlei zentripetale Nervenfasern vorfinden, unter welchen die einen inspiratorisch, die anderen expiratorisch wirken. — Es wäre aber auch möglich, daß die betreffenden Fasern nur einerlei Art wären, und daß ihre Wirkung von dem

augenblicklichen Zustande des Atmungszentrums bedingt wäre. Das bei der Inspiration erregte Atmungszentrum würde von einer während dieser Respirationsphase ihm durch die Vagi zugeführten Reizung gehemmt werden. Dadurch wird eine Expiration ausgelöst. Nachdem diese genügend weit fortgeschritten, kommt die Erregung des Atmungszentrums wieder zum Vorschein infolge einer beim Zusammenfallen der Lungen ausgelösten neuen Vagusreizung, welche bei dem augenblicklichen Zustande des Atmungszentrums dasselbe erregen würde. Wir besitzen in der Tat einige Fakta betreffend die Wirkungsweise der nervösen Zentren, welche sich mit dieser Auffassung gut vereinigen lassen (vgl. Näheres hierüber in Kap. XXII). — Endlich wäre es auch möglich, daß das Atmungszentrum, nachdem die Lungen bei der Expiration genügend weit zusammengefallen sind, von der durch die inspiratorische Erregung der Vagi bewirkten Hemmung freigemacht, seine inspiratorischen Wirkungen wieder ausübe. Die letzte Deutung des Versuches wird durch die von LEWANDOWSKY gemachte Beobachtung, daß nur das Aufblähen der Lungen, nicht aber der Lungenkollaps von einem Aktionsstrom im Vagus begleitet wird, kräftig unterstützt.

Die künstliche Reizung des zentralen Stumpfes des durchschnittenen Vagus müßte, so sollte man glauben, auf die Frage nach der Wirkungsweise dieses Nerven eine bestimmte Antwort ergeben. Dies ist jedoch nicht der Fall. Bei den vorliegenden, sehr zahlreichen Untersuchungen hat man allerdings sowohl in- als expiratorische Wirkungen beobachtet; die Angaben weichen aber in so vielen Beziehungen untereinander ab, daß es zur Zeit nicht möglich ist, aus denselben eine ganz bestimmt zu formulierende Schlußfolgerung zu ziehen. Und um so weniger können sie zur Entscheidung der Frage herbeigezogen werden, ob sich im Vagus eine oder zwei verschiedene Arten von zentripetalen Fasern aus den Lungen vorfinden. Da ich mich nicht getraue, die einander in vielen Punkten widerstreitenden Angaben der verschiedenen Autoren in der notwendigen Kürze zusammenfassen zu können, muß ich auf eine Darstellung derselben verzichten.

b. Die von dem Gehirn nach dem Kopfmark verlaufenden Fasern.

Wir haben bereits gesehen, daß die Durchschneidung des Gehirns oberhalb des Kopfmarkes ausgeführt werden kann, ohne daß dadurch die Atmung in nennenswertem Grade beeinflußt wird. Wenn man aber an einem solchen Tiere auch die Vagi ausschaltet, oder wenn man an einem vagotomierten Tiere das Gehirn oberhalb des Kopfmarkes durchschneidet, so treten merkwürdige Veränderungen der Atembewegungen auf. Die Atmung wird in einem sehr hohen Grade verlangsamt, die Inspiration nimmt einen krampfhaften Charakter an, indem die inspiratorischen Atempausen nun sehr beträchtlich verlängert werden, die Expiration tritt plötzlich ein und wird nicht selten von einer Kontraktion der Bauchmuskeln unterstützt. Die expiratorische Pause ist nur von kurzer Dauer und wird bald von einer neuen, ausgezogenen Inspiration unterbrochen. Die Atmungsgröße ist sehr herabgesetzt, und das Tier stirbt wegen mangelnden Luftwechsels (MARCKWALD). Diese Erscheinungen können in wechselnder Stärke auftreten, und es wird sogar angegeben, daß die inspiratorischen Krämpfe nach dieser Operation zuweilen gänzlich vermißt werden.

Nach diesen Angaben kann also auch nach doppelseitiger Vagotomie das vom Gehirn isolierte Atmungszentrum eine im wesentlichen

normale Atmung unterhalten, obgleich es sehr oft dazu unfähig ist. Jedenfalls scheint aus diesen Erfahrungen hervorzugehen, daß die vom Gehirn kommenden Bahnen unter Umständen eine sehr große Bedeutung für die Atmung haben, und zwar in derselben Weise wie die NN. vagi, d. h. inspirationshemmend wirken. Man hat angesichts des großen Einflusses, den der Trigeminus auf die Atmung ausübt, angenommen, diese Bahnen kämen vom sensiblen Trigeminuskern. Dagegen wird aber bemerkt, daß man am vagotomierten Tiere nach doppelseitiger Durchschneidung der Trigemini nicht denselben Erscheinungen als nach Durchtrennung des Gehirns begegnet. Nach LEWANDOWSKY tritt die betreffende Erscheinung nur dann ein, wenn durch den Schnitt die Verbindung der hinteren Vierhügel mit dem Kopfmark aufgehoben wird; die hierbei beteiligten Bahnen würden also den hinteren Vierhügeln entstammen. ASCHER und LÜSCHER stellen sie dagegen mit dem Trigeminuskern in Beziehung. — Übrigens wird die Deutung dieser Erscheinungen auch dadurch erschwert, daß wir zur Zeit nicht entscheiden können, in welchem Umfang sie von der durch den Schnitt bewirkten Reizung und von der Ausschaltung der Bahnen bedingt ist.

Angesichts des großen Einflusses, den diese Gehirnbahnen auf die Atembewegungen ausüben können, ist es nicht schwierig zu verstehen, wie die Vagusausschaltung nicht immer von genau denselben Ergebnissen begleitet wird, denn das Resultat muß ja von dem augenblicklichen Erregungszustand dieser Bahnen wesentlich abhängig sein. Es ist z. B. möglich, daß die Verkürzung der Expiration und die tonische Kontraktion der Inspirationsmuskeln, die von GAD erwähnt, von anderen aber nicht beobachtet worden sind, gerade darauf beruht, daß der Einfluß der Hirnbahnen durch eine stärkere Narkose etwas geringer als bei den Untersuchungen anderer Autoren gewesen ist.

c. Sonstige Atmungsreflexe.

Auch durch andere zentripetale Nerven werden die Atembewegungen in der einen oder anderen Richtung beeinflusst. Unter diesen bieten die Nerven der Respirationswege das größte Interesse dar, weil durch sie einige bedeutungsvolle schützende Atmungsreflexe ausgelöst werden.

Die Nasenöffnungen und die Nasenschleimhaut erhalten ihre sensiblen Fasern vom N. trigeminus. Bei dessen Reizung wird die Atmung retardiert. Wenn die Schleimhaut der Nase an der Nasenöffnung oder an dem vorderen oder hinteren Ende der mittleren und unteren Nasenmuschel oder der entsprechenden Teile des Septums gereizt wird, tritt je nach der Art und Stärke der Reizung Verlangsamung oder expiratorischer Stillstand der Atmung oder auch der Niesreflex hervor. Letzterer kann auch abortiv verlaufen, so daß nur die erste Phase, die Inspiration, zustande kommt. Auch bei Reizung der Gesichtshaut wird unter gewissen Umständen, z. B. wenn das Tier mit dem Kopf in Wasser getaucht wird, ein expiratorischer Atmungsstillstand ausgelöst (KRATSCHMER).

Wie diese Reflexe das Eindringen fremder Körper bzw. schädlicher Luftarten in die ersten Atmungswege verhindern, so werden durch die zentripetalen Nerven des Larynx, vor allem durch den N. laryngeus superior, die tieferen Respirationswege vor Fremdkörpern geschützt. Bei schwacher Reizung des Laryngeus sup. erhält man Verlangsamung der Atmung und Verlängerung der expiratorischen Atempause; dabei werden die einzelnen Atemzüge tiefer und länger. Bei stärkerer Reizung erscheinen expiratorischer Stillstand oder aktive Expiration. Inspiratorische Atmungskrämpfe können durch Reizung des Laryngeus superior unterbrochen werden.

Der Hustenreflex wird vor allem von diesem Nerven ausgelöst. Über die Stellen des Larynx und der Trachea, durch deren Reizung dieser Reflex hervorgerufen wird, stimmen die Angaben der Autoren nicht vollständig überein.

Betreffend die Einwirkung der übrigen zentripetalen Nerven liegen folgende Angaben vor. Die Reizung des Olfactorius durch wirkliche Gerüche gibt Verlangsamung oder Beschleunigung der Atmung oder expiratorischen Stillstand. Die Reizung des Opticus durch Elektrizität oder durch das Licht hat eine beschleunigende, inspiratorische Wirkung. Dieselbe Wirkung hat auch der Acusticus. Nach Zerstörung der Bogengänge wird die Atmung langsamer und tiefer. Der Glossopharyngeus bewirkt nach MARCKWALD Atmungsstillstand in derjenigen Phase, während welcher das Respirationszentrum von der Reizung getroffen wird, nach anderen verhält er sich aber wie die sensiblen Hautnerven. Die Hautnerven haben bei schwacher Reizung inspiratorische, bei stärkerer Reizung expiratorische Wirkungen. Der Phrenicus enthält auch zentripetale Fasern; diese scheinen dieselbe Wirkung wie die Hautnerven zu besitzen. Die zentripetalen Muskelnerven scheinen sich im großen und ganzen den Hautnerven ähnlich zu verhalten. Betreffs der sympathischen Nerven wird angegeben, daß der Splanchnicus nur expiratorisch wirkt, wie daß der Halssympathicus sowohl expiratorisch als inspiratorisch die Atmung beeinflusst. Auch durch Reizung des Herzens oder der Aorta hat man Reflexe auf die Atembewegungen und auf die Luftwege erzielt.

§ 4. Die normale Reizung des Atmungszentrums.

Da wir nun gesehen haben, wie das Atmungszentrum von den verschiedensten zentripetalen Nerven reflektorisch beeinflusst wird, liegt es nahe anzunehmen, daß es in der Tat nur reflektorisch in Tätigkeit versetzt wird. Diese Schlußfolgerung ist jedoch nicht berechtigt. Wir haben ja bereits gesehen, daß das von den Gehirnbahnen isolierte Atmungszentrum am vagotomierten Tiere sich in einer sehr kräftigen Tätigkeit befindet. Dies könnte allerdings teils von der reizenden Einwirkung des Schnittes, teils von den noch übrigen zentripetalen Einflüssen bedingt sein. Die Atembewegungen dauern aber noch fort, wenn man das Großhirn extirpiert, die Vagi durchschneidet und das Rückenmark unterhalb des Abganges der Atemnerven durchtrennt (ROSENTHAL). Es ist kaum anzunehmen, daß die Atembewegungen jetzt von den noch übrig gebliebenen zentripetalen Nerven hervorgerufen werden. Es gibt aber noch andre Tatsachen, die da bezeugen, daß die Erregung des Atmungszentrums vor allem von der Blutbeschaffenheit hervorgerufen wird.

Im Uterus atmet der Fötus nicht; erst nach der Geburt beginnt die Atmung. Was ist dann die Ursache des ersten Atemzuges?

Das Blut des Fötus wird im Uterus bei unversehrtem Placentarkreislauf auf Kosten des Blutes der Mutter arterialisirt. Die Temperatur des Fruchtwassers, worin sich der Fötus befindet, ist gleich derjenigen des Fötus selbst, und der Fötus wird also keinen Temperaturreizungen wie auch keinen anderen Hautreizungen ausgesetzt. Bei der Geburt ändern sich die Verhältnisse mit einem Schlage: der Placentarkreislauf hört auf, und die Haut wird verschiedenen sensiblen Reizungen ausgesetzt. Dann kann die Ursache des ersten Atemzuges entweder in dem Aufhören des Placentarkreislaufes oder in der sensiblen Hautreizung liegen.

Diese beiden Möglichkeiten haben ihre Verteidiger gefunden. Es scheint indes aus den vorliegenden Erfahrungen hervorzugehen, daß in der Tat die Unterbrechung des Placentarkreislaufes hierbei das entscheidende ist. Es ist allerdings wahr, daß man bei beibehaltenem Placentarkreislauf durch Hautreizung verschiedene motorische Reflexe und sogar Atembewegungen hervorrufen kann. Die letzteren treten aber isoliert und nicht in einer längeren Reihe auf, und oft kann man die Haut lange reizen, ohne eine einzige Atembewegung zu erhalten. Dagegen gelingt es immer, in welcher Weise auch die Versuche gemacht werden, durch Störungen des Placentarkreislaufes Atembewegungen zu erzielen, z. B. durch Zuklemmung des Nabelstranges, durch Blutung aus demselben, ja sogar bei unversehrtem Uterus durch Vergiftung der Mutter mit Kohlensäure oder durch Verblutung der Mutter.

Wenn nun der erste Atemzug durch die Blutbeschaffenheit ausgelöst wird, so folgt daraus mit großer Wahrscheinlichkeit, daß auch im weiteren Verlauf des Lebens das Atmungszentrum durch die Blutbeschaffenheit in Tätigkeit versetzt wird. Dies wird auch durch zahlreiche Erfahrungen bestätigt. Es hat sich nämlich gezeigt, daß alles, was die Verbrennung im Körper erhöht oder die Abgabe der gasförmigen Verbrennungsprodukte oder die Sauerstoffaufnahme erschwert, eine verstärkte Atmung hervorruft, welche, wenn sie unter Mitwirkung accessorischer Atemmuskeln stattfindet, als Dyspnoë bezeichnet wird.

Man könnte sich vorstellen, daß die in vermehrter Menge im Blute anwesenden Verbrennungsprodukte die peripheren Endverzweigungen zentripetaler Nerven reizen und daß also die betreffende Verstärkung der Atmung reflektorischer Natur sei. Auch wenn dies der Fall wäre, so zeigt die Erfahrung doch in der allerdeutlichsten Weise, daß z. B. bei der Muskelarbeit die verstärkte Atmung nicht allein in dieser Weise zustande gebracht wird, denn sie erscheint auch in dem Falle, daß der von jeder nervösen Verbindung mit dem Vorderkörper vollständig isolierte Hinterkörper gereizt wird; sie bleibt dagegen aus, wenn die Zurückströmung des Blutes aus dem Hinterkörper verhindert wird. Das vom Hinterkörper zurückströmende Blut wirkt also auf das Atmungszentrum direkt reizend ein (ZUNTZ und GEPPERT).

Endlich hat es sich auch gezeigt, daß die Atembewegungen in einer sehr feinen Weise auf jede Veränderung des Kohlensäuregehaltes des Blutes reagieren, indem nämlich, bei fast unveränderter Atemfrequenz, der Umfang der einzelnen Atemzüge und dadurch auch die Atmungsgröße bei zunehmendem CO_2 -Gehalt der Inspirationsluft in einer sehr regelmäßigen Weise zunimmt (MIESCHER). Dagegen beeinflussen ziemlich erhebliche Änderungen des Sauerstoffgehaltes der umgebenden Luft (von 12.5—60 Vol.-Proz.) die Atmung nur verhältnismäßig wenig.

Aus dem hier Angeführten ergibt sich also, daß das Atmungszentrum durch die Einwirkung des Blutes oder der Gewebsflüssigkeit erregt wird, daß seine Tätigkeit aber reflektorisch von den verschiedensten Nerven und vor allem von den Vagi und den Gehirnbahnen geregelt wird, indem von diesen hemmende Impulse ihm zugeleitet werden.

Als eine für die hier vorgetragene Auffassung schwer wiegende Tatsache hat man vielfach die von ROSENTHAL entdeckte Apnoë, d. h. einen durch überreichliches Lufteinblasen oder, beim Menschen, durch einmalige oder wiederholte tiefe Einatmung

erzielten, länger oder kürzer dauernden Atemstillstand aufgefaßt. Dieser Stillstand könnte seine Ursache darin haben, daß das durch die Lungen strömende Blut infolge der reichlichen Ventilation eine Zeit hindurch Gelegenheit hätte, sich mit Sauerstoff zu sättigen und von Kohlensäure zu befreien, ohne daß neue Atembewegungen nötig wären. Die Sache liegt aber nicht so einfach. Es hat sich nämlich herausgestellt, daß beim Kaninchen wenigstens die Apnoë weit schwieriger hervortritt, wenn die Vagi durchschnitten sind. Diese Nerven müssen also bei dem Zustandekommen der Apnoë zum Teil mitwirken. Die Apnoë tritt ferner durch Einblasen von Wasserstoff auf und erscheint auch dann, wenn man mittels eines Gummibeutels dieselbe Luft immer wieder in die Lungen hineintreibt (GAD). Endlich hört die Apnoë auf, erst nachdem an anderen Organen Erstickungserscheinungen aufgetreten sind. Die Apnoë ist also zum Teil wenigstens von einer durch das Aufblasen der Lungen bewirkten, die Tätigkeit des Atmungszentrums hemmenden Vaguserregung bedingt. Daß andererseits die Blutbeschaffenheit für das Entstehen der Apnoë nicht ohne Bedeutung ist, folgt z. B. aus folgendem Versuche. Zwei Hunde wurden so operiert, daß das Carotisblut des einen in den Kopf des anderen geleitet wurde. Durch künstliche Atmung des einen Hundes konnte Apnoë beim zweiten, dessen Atmungszentrum das durch die künstliche Atmung veränderte Blut empfing, erzielt werden (FREDERICQ). Man könnte diese Form der Apnoë, welche, wie es scheint, vor allem durch einen zu geringen CO_2 -Gehalt im Blute hervorgerufen wird, als *A. vera* von der durch den Vagus vermittelten Apnoë (*A. spuria*) unterscheiden (MIESCHER).

Während der Apnoë treten die expiratorischen Reflexe bei Reizung der Nasenschleimhaut wie gewöhnlich auf; dagegen bleibt der expiratorische Effekt der Lungenaufblähung in der Regel aus (SCHENCK).

Einer Hemmungserscheinung zentralen Ursprunges begegnen wir am Atmungsapparat bei der Erstickung und der Verblutung. Diese beiden Prozesse stimmen darin wesentlich überein, daß die O-Zufuhr zu den nervösen Zentralorganen und die CO_2 -Entfernung von denselben herabgesetzt wird. Infolgedessen finden wir zuerst eine ausgesprochene Dyspnoë, auf welche nach gewisser Zeit eine länger oder kürzer andauernde Apnoë (*Atempause*) folgt. Diese wird aber ihrerseits von einer Reihe neuer Atembewegungen unterbrochen (*terminale* Atmungen). Die genauere Analyse dieser Apnoë hat mit großer Wahrscheinlichkeit ergeben, daß dieselbe der Einwirkung irgend welcher hemmenden Mechanismen auf das Atmungszentrum ihr Entstehen verdankt (LANDERGREN).

In gewissen Krankheiten, im Chloralschlaf und bei gewissen anderen Vergiftungen, bei Druck auf das Kopfmark usw. beobachtet man noch eine besondere Art der Atmung, die nach den englischen Ärzten CHEYNE und STOKES benannte Atmung. Sie besteht in einem regelmäßigen An- und Abswellen in der Tiefe der Respirationszüge, so daß sehr tiefe Atmung mit ganz flacher, ja selbst vollkommenem Aussetzen der Respiration abwechseln kann. Zur Deutung dieser Atmungsform liegen zahlreiche Hypothesen vor; da die Theorie derselben noch lange nicht sicher ist, müssen wir auf eine nähere Besprechung dieser interessanten Erscheinung hier verzichten.

Da wir hier von dem Atmungszentrum gesprochen haben, haben wir die Atembewegungen als ein Ganzes vor Augen gehabt. Eine nähere Untersuchung zeigt, daß wir hier wie z. B. bei der Innervation des Schluckmechanismus in der Tat mehrere untereinander funktionell verbundene Zentren haben, deren anatomische Lage uns zur Zeit noch unbekannt ist, deren Wirkungen wir aber durch physiologische Versuche nachweisen können (Mosso).

Wir haben bereits gesehen, daß die inspiratorische Erweiterung der Brusthöhle entweder durch das Zwerchfell oder durch die rippenhebenden Muskeln erzielt werden

kann. Nun zeigt die Erfahrung, daß diese beiden Gruppen von Muskeln bei einem und demselben Individuum lange nicht immer in demselben relativen Umfang zur Erweiterung der Brusthöhle beitragen. Dies geht am deutlichsten daraus hervor, daß beim Manne die Atmung im Schlaf wesentlich eine kostale wird, während beim Zwerchfell eine gewisse Paresis stattfindet, so daß es bei einigen Personen sich wie eine träge Membran verhält. In der Agonie zeigt sich das Gegenteil: das Zwerchfell bewegt sich noch, nachdem die Rippenbewegungen aufgehört haben.

Ferner beginnt im Schlaf die Inspiration am Thorax und am Zwerchfell gleichzeitig, dauert aber an letzterem viel kürzer, so daß das Abdomen bereits im Zusammen-sinken begriffen ist, während der Thorax sich noch auszudehnen fortfährt; es kann auch eintreffen, daß die Inspirationsbewegung früher am Thorax als am Zwerchfell anfängt. Auch ist es beobachtet worden, daß die Hebung der Rippen nicht auf einmal stattfindet, sondern daß diese wellenartig von den oberen zu den unteren Rippen fortschreitet.

Diese und andere gleichlautende Erfahrungen bezeugen, daß die Zentren der rippenhebenden Muskeln und des Zwerchfells in einem gewissen Grade voneinander unabhängig sind. Unabhängig von diesen sind ihrerseits die Zentren, welche die expiratorisch wirkenden Bauchmuskeln beherrschen.

Endlich hat man gezeigt, daß die Atembewegungen des Mundes und der Nase in der Regel früher als die des Thorax anfangen, was wiederum die relative Selbständigkeit der Zentren dieser Teile dartut.

Dritter Abschnitt.

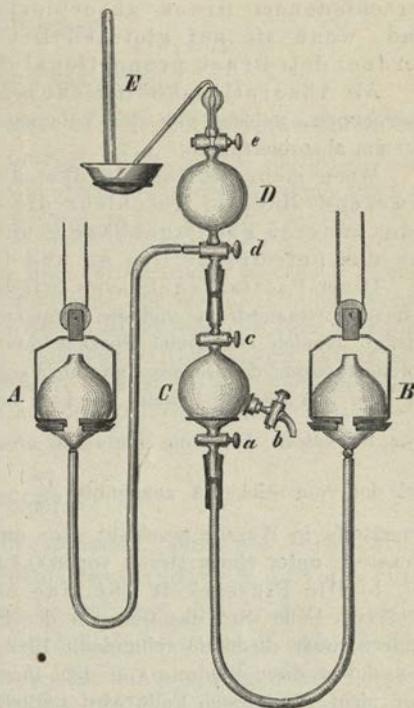
Die Blutgase.

Schon in der Mitte des 17. Jahrhunderts erhielt ROBERT BOYLE durch Pumpen Gas aus dem Blute, und MAYOW behauptete 1674, daß dieses Gas den von ihm sogen. Spiritus nitro-aëreus (Sauerstoff) enthielt. Ebenso wies PRIESTLEY die Gegenwart von Sauerstoff im Blute nach, und H. DAVY fand darin außerdem die Kohlensäure. Diese Angaben wurden aber von anderen bestritten, und erst nachdem MAGNUS (1838) im Blute sowohl Kohlensäure, als Sauerstoff und Stickstoff mit Bestimmtheit nachgewiesen, ist die Tatsache von der Gegenwart auspumpbarer Gase im Blute allgemein angenommen worden.

§ 1. Methodik.

Ein sehr bedeutungsvoller Fortschritt in unserer Kenntnis der Blutgase wurde durch die Anwendung des Torricellischen Vacuums zum Aus-pumpen des Blutes erzielt. Diese Methode wurde in vollkommener Form erst von LUDWIG angewandt (1859), nachdem COLLARD DE MARTIGNY und HOPPE-SEYLER dieselbe schon früher zu anderen Zwecken versucht hatten. Seitdem ist dieselbe von vielen Autoren vielfach verbessert worden.

Unter den nach dem Prinzip des Torricellischen Vacuums zu physiologischen Zwecken konstruierten Gaspumpen will ich nur die von LUDWIG angegebene hier beschreiben (vgl. Fig. 127). Die Pumpe besteht aus zwei untereinander mittels der Hähne *c* und *d* verbundenen Kugeln *C* und *D*, welche durch Gummischläuche mit den Quecksilber enthaltenden Gefäßen *A* und *B* verbunden sind. Werden die Hähne *a*, *c*, *d*, *e* geöffnet und das Gefäß *B* gehoben, so wird die Kugel *C* mit Quecksilber bis über *d* gefüllt. Jetzt wird der Hahn *c* geschlossen und die Kugel *B* gesenkt, so daß die Niveaudifferenz zwischen *B* und *C* größer als der Barometerdruck wird. Es entsteht also in der Kugel *C* ein Torricellisches Vacuum. Nachdem die Kugel *C* leer ist, wird der Hahn *a* geschlossen. In derselben Weise wird die Kugel *D* luftleer gemacht und der Hahn *d* geschlossen. — Das Blut wird in einem mit einem Hahn versehenen, kalibrierten Rezipienten durch Verdrängung von Quecksilber direkt aus der Arterie bezw. Vene oder aus dem Herzen bei Vermeidung jedes Luftertrittes zur Analyse gesammelt und der Rezipient unter Vermittlung des Hahnes *b* an der Kugel *C* festgesetzt. Öffnet man nun diesen Hahn *b* sowie die Hähne *c* und *d*, so tritt das Blut mit dem Vacuum in Berührung und gibt Gase ab. Nach einer Weile ist aber soviel Gas in der Kugel gesammelt, daß die Gasentwicklung aus dem Blute wesentlich abnimmt. Dann wird der Hahn des Rezipienten geschlossen, der Hahn *a* geöffnet, das Gas durch Heben des Gefäßes *B* aus *C* nach *D* getrieben; nach Schließung des Hahnes *c* wird wieder Vacuum in *C* erzeugt und nun *C* mit dem Rezipienten wieder in Verbindung gesetzt. Diese Manipulationen werden so lange wiederholt, bis jede Spur von Gas aus dem Blut entfernt worden ist.



Figur 127. Schema der Ludwigschen Gaspumpe.

Endlich hebt man das Gefäß *A* so hoch, daß das in *D* gesammelte Gas in die Endometerröhre (*E*) getrieben wird.

Die Analysen werden nach allgemeinen Methoden ausgeführt. Es darf hier nicht unerwähnt bleiben, daß die von BUNSEN ausgearbeiteten gasanalytischen Methoden, welche im Jahre 1857 veröffentlicht wurden, bei der Untersuchung der Blutgase von außerordentlicher Bedeutung gewesen sind.

§ 2. Die Absorption von Gasen in Flüssigkeiten.

Wenn eine Flüssigkeit mit einem Gas enthaltenden Raum in Verbindung steht, so geht Gas aus dem Raume in die Flüssigkeit über, bis diese so viel Gas aufgenommen hat, als sie unter den gegebenen Umständen aufzunehmen vermag. Hierbei sind zwei Fälle zu unterscheiden:

a) Die Flüssigkeit übt keine chemische Attraktion auf das Gas aus. In diesem Falle ist die Größe der Gasabsorption 1) von der eigenen Natur der Flüssig-

keit und des Gases, 2) von der Temperatur und 3) von dem Druck des Gases abhängig, und zwar so, daß das von einer bestimmten Flüssigkeit bei einer bestimmten Temperatur aufgenommene Volumen eines bestimmten Gases bei jedem Druck gleich groß ist. In der Regel reduziert man aber Gasyolumina auf 0° und 760, bzw. 1000 mm Barometerdruck. Da nun Gasvolumina sich in gerader Proportion zu dem auf sie wirkenden Druck vermindern, so kann das Absorptionsgesetz auch in folgender Weise formuliert werden: Die von einer bestimmten Flüssigkeit bei verschiedenem Druck absorbierten Volumina eines bestimmten Gases sind, wenn sie auf gleichen Druck und gleiche Temperatur reduziert werden, dem Druck proportional (HENRYS Gesetz).

Als Absorptionskoeffizient bezeichnet man das auf 0° und 760 mm reduzierte Gasvolumen, welches von der Volumeneinheit der Flüssigkeit unter dem Hg-Drucke 760 mm absorbiert wird.

Wenn mehrere Gase in dem über der Flüssigkeit befindlichen Raum anwesend sind, so geschieht die Absorption des einen Gases von der jedes anderen ganz unabhängig und hängt nur von demjenigen Druck ab, den das betreffende Gas an und für sich ausübt (DALTONS Gesetz).

Dieser Partiardruck kann berechnet werden, wenn der von der Gasmischung ausgeübte Gesamtdruck und die Zusammensetzung der Gasmischung bekannt sind. Er beträgt nämlich ebensoviel Prozent des Gesamtdruckes, als das betreffende Gas in Volumenprozent der Gasmischung ausmacht. — Angenommen, Wasser steht in Berührung mit Luft von 760 mm Druck. Die Luft besteht aus 21 Vol.-Proz. Sauerstoff und 79 Vol.-Proz. Stickstoff. Der vom Sauerstoff ausgeübte Partiardruck ist also $\frac{21}{100} \times 760 = 159.6$

und der vom Stickstoff ausgeübte $\frac{79}{100} \times 760 = 600.4$ mm Hg. Die Absorption des Sauerstoffs in Wasser geschieht also unter einem Druck von 159.6 mm, und die des Stickstoffs unter einem Druck von 600.4 mm.

b) Die Flüssigkeit übt eine chemische Attraktion auf das Gas aus. In diesem Falle wird das Gas von der Flüssigkeit nicht allein physikalisch absorbiert, sondern auch chemisch gebunden. Hier sind aber noch zwei Fälle zu unterscheiden, je nachdem diese Bindung von dem Partiardruck des betreffenden Gases abhängig ist oder nicht. In diesem Falle wird natürlich, gleichgültig wie gering der Partiardruck ist, die gesamte Menge des Gases absorbiert. In jenem Fall verhält es sich ganz anders. Denn wenn die chemische Verbindung zwischen der Flüssigkeit und dem Gase eine Funktion des Gasdruckes darstellt, so wird natürlich diese Verbindung in einem um so geringeren Umfang erfolgen, je geringer der Partiardruck des Gases ist, und beim Partiardruck Null wird sie wegen der Dissoziation ganz aufgehoben. In diesem Falle ist also wie beim physikalisch absorbierten Gase die absorbierte Menge eine Funktion des stattfindenden Druckes, jedoch mit dem wichtigen Unterschied, daß hier keine gerade Proportionalität zwischen dem absorbierten Volumen und dem Druck stattfindet.

Wenn eine Flüssigkeit mit einer gewissen Gasmenge genügend lange in Berührung gewesen ist und sie sich also mit den verschiedenen Gasen gesättigt hat, so ist die Spannung dieser Gase in der Flüssigkeit dem Partiardruck derselben in dem umgebenden Raum gleich. Wird der Partiardruck eines der Gase vermindert, so gibt die Flüssigkeit so viel von diesem Gase von sich ab, bis wieder ein Gleichgewichtszustand erreicht ist und umgekehrt.

Um die Spannung der Gase in einer Flüssigkeit zu bestimmen, bringt man daher dieselbe in Berührung mit einem vorher analysierten, unter einem bestimmten Druck stehenden Gasgemisch und analysiert nach entsprechender Zeit dasselbe, um zu erfahren, ob und welche Veränderungen dabei stattgefunden haben.

Die Spannung eines bestimmten Gases in der Flüssigkeit ist dem Partiardruck desselben Gases in dem umgebenden Raum gleich, wenn nach Ende des Versuches der Partiardruck dieses Gases derselbe als vor dem Versuch ist. Um den Ausgleich der Spannungsdifferenzen zu beschleunigen, schüttelt man die Flüssigkeit mit dem Gasgemisch oder läßt sie in einem feinen Strahl durch dasselbe strömen.

§ 3. Die Blutgase.

a. Der Stickstoff und das Argon

kommen im Blute nur physikalisch absorbiert vor. Der Absorptionskoeffizient des Stickstoffes bei Körpertemperatur beträgt etwa 0.013—0.02 und der Gehalt des Blutes an Stickstoff und Argon etwa 2 Vol.-Proz.; nach REGNARD und SCHLOESING enthält das Blut etwa 0.04 Vol.-Proz. Argon.

Wenn der Luftdruck, wie bei Taucher- und Caissonarbeit, sehr hoch ansteigt, muß daher die vom Blute aufgenommene Stickstoffmenge eine sehr beträchtliche werden. Folgt nun eine rasche Dekompression, so geht der Stickstoff (teilweise auch die übrigen Blutgase) plötzlich in Gasform über, und es entstehen im Gefäßsystem Luftembolien, welche mehr oder weniger eingreifende Störungen oder sogar den Tod verursachen (HOPPE-SEYLER, BERT). Das in diesen Fällen aus dem Herzen gesammelte Gas besteht zu etwa 80 Proz. aus Stickstoff.

b. Der Sauerstoff.

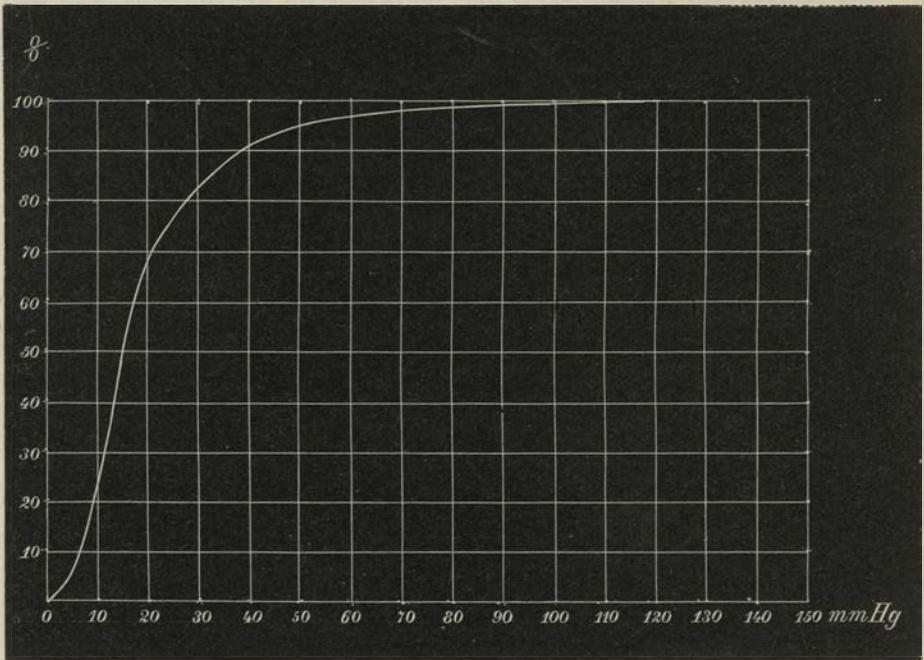
Nachdem LOTHAR MEYER nachgewiesen hatte, daß der Sauerstoffgehalt des Blutes bei verschiedenem Partiardruck nur unerhebliche Schwankungen darbot, woraus hervorging, daß er dort chemisch gebunden sein mußte, zeigte HOPPE-SEYLER, daß der Sauerstoff ausschließlich an die roten Blutkörperchen, und zwar an ihr Hämoglobin gebunden war.

Zur näheren Feststellung der Abhängigkeit der Sauerstoffaufnahme von dem Partiardruck dieses Gases wurden dann viele Untersuchungen teils an Hämoglobinlösungen, teils am Blute gemacht. Von vornherein ließ es sich nicht erwarten, daß beide sich in genau derselben Weise verhalten sollen, denn das Hämoglobin befindet sich ja in den Blutkörperchen nicht als solches, sondern in einer Verbindung, wahrscheinlich mit dem Lecithin. Aus den einschlägigen Erfahrungen scheint nun auch hervorzugehen, daß entsprechende Mengen Hämoglobin und Blut zwar im Maximum dieselbe Menge Sauerstoff binden, aber bei niedrigem Partiardruck sich wesentlich verschieden verhalten.

Es ist nicht möglich, die Angaben über die O-Aufnahme von Hämoglobinlösungen verschiedener Konzentration und die sich daran knüpfenden theoretischen Folgerungen hier zu erörtern. Ich beschränke mich daher darauf, die Resultate zusammenzustellen, welche BOHR am Hundeblood, KROGH am Pferdeblut (s. Fig. 128) und LÖEWEY am Menschenblut, bei allen bei einer Temperatur von 38° C., erzielt haben, und bemerke nur noch, daß in Bezug auf die Kurve der O-Aufnahme verschiedene individuelle Variationen vorzukommen scheinen, über deren Ursache indes noch nichts Sicheres ermittelt worden ist.

Partiardruck des Sauerstoffes; mm Hg	O-Aufnahme in Proz. der Sättigung		
	Hundeblut; Bohr	Pferdeblut; Krogh	Menschenblut; Loewy
10	33	24	36
20	67	68	53
30	81	82	67
40	—	91	75
50	93	95	81
80	97	98	—

Auch im Plasma ist Sauerstoff, obgleich in geringer Menge anwesend. Würde in einem gegebenen Moment aller Sauerstoff aus dem Plasma ent-



Figur 128. Die O-Aufnahme des Pferdeblutes bei Körpertemperatur, nach Krogh. Die Abszisse bezeichnet den Partiardruck des Sauerstoffes.

fernt werden, so würde natürlich sogleich eine Dissoziation des Oxyhämoglobins stattfinden, bis sich wieder ein Gleichgewichtszustand zwischen der Sauerstoffspannung im Plasma und in den Blutkörperchen hergestellt hätte. Der Absorptionskoeffizient des Sauerstoffes im Blut beträgt bei Körpertemperatur etwa 0,025.

Da der Partiardruck des Sauerstoffes in der atmosphärischen Luft etwa auf 160 mm Hg, und in den Alveolen, wie wir später sehen werden, etwa auf 120—130 mm Hg geschätzt werden kann, so folgt, daß unter normalen Umständen das Blut sich wenigstens bis zu 98 Proz. mit Sauerstoff sättigen kann, wie daß noch beim Partiardruck von 50 mm die Sauerstoffaufnahme beim Menschen um 19, beim Hunde um 7 Proz. abnimmt. Und auf der anderen Seite wird die Sauerstoffaufnahme ins Blut auch in dem Fall, daß

die atmosphärische Luft nur aus Sauerstoff bestände, nicht wesentlich größer werden, als sie jetzt ist.

Diese Folgerungen werden durch die Erfahrungen über die Atmung bei verschiedenem Sauerstoffdrucke bestätigt. Hinsichtlich der Sauerstoffaufnahme verläuft die Respiration ganz ebenso, wenn der Partiardruck des Sauerstoffes von 21 bis auf 60—75—90 Proz. gesteigert wird. Nur während der ersten drei Minuten findet bei Atmen einer sauerstoffreicheren Luft eine Mehraufnahme von Sauerstoff statt, und zwar ist diese dadurch bedingt, daß die Residualluft reicher an Sauerstoff wird und das Blutplasma, diesem höheren Partiardruck entsprechend, eine größere Menge Sauerstoff physikalisch absorbiert. Eine Aufspeicherung von Sauerstoff in den Geweben findet hierbei gar nicht statt (FALLOISE, DURIG).

Auf der anderen Seite wird bei Abnahme des Partiardruckes auf 86 mm und noch tiefer der Sauerstoffgehalt des Blutes auch nicht verändert. Erst wenn der atmosphärische Druck auf etwa 380 mm herabsinkt (Sauerstoffpartiardruck = 80 mm), zeigt sich, wenn auch nicht immer, eine Abnahme des Sauerstoffgehaltes im Blut; bei Partiardruck von 55 mm tritt die Abnahme entschieden hervor (LOEWY).

Hierbei muß man noch bedenken, daß für die Sauerstoffaufnahme nur der Partiardruck in den Alveolen maßgebend ist, und daß dieser immer geringer ist als der Sauerstoffdruck in der umgebenden Luft. Je vollständiger die Alveolen ventiliert werden, um so größer muß auch der Sauerstoffgehalt der Alveolarluft sein; daher ertragen Individuen, welche langsam und tief inspirieren, besser einen niedrigen Luftdruck als solche, die dabei oberflächlich und schnell atmen. Die unterste Grenze des Sauerstoffdruckes in der Alveolarluft, bei welcher der Stoffumsatz qualitativ und quantitativ normal ablaufen kann, wird von LOEWY zu etwa 30 mm Hg berechnet. Bei diesem Druck ist das Hämoglobin beim Menschen nur zu etwa 67 Proz. mit Sauerstoff gesättigt.

Nach BOHR zeigt die bei einer konstanten Sauerstoffspannung pro 1 g Eisen im Blute aufgenommene Sauerstoffmenge (spezifischer Sauerstoffgehalt des Blutes) sogar bei einem und demselben Individuum unter verschiedenen Verhältnissen ziemlich große Variationen, und zwar ist diese Menge im allgemeinen größer im arteriellen Blute als im venösen, größer bei normaler Blutfüllung der Gefäße als nach Aderlaß, größer bei normalem Sauerstoffdruck der Luft als bei geringem usw.

Die Bedeutung dieser Tatsachen scheint, wenn sie sich bestätigen, eine sehr große zu sein. Je geringer der spezifische Sauerstoffgehalt des Blutes ist, um so größer ist bei einer und derselben im Blute enthaltenen Sauerstoffmenge die Sauerstoffspannung und also auch die zur Verfügung der Gewebe stehende Sauerstoffmenge. Bei der Strömung des Blutes durch die Kapillaren wird der Sauerstoff allmählich verzehrt, dadurch würde, wenn die Bindungsweise des Sauerstoffs an das Hämoglobin unverändert bliebe, das verfügbare Quantum von Sauerstoff beträchtlich abnehmen. Diesem, unter Umständen sehr großen Übelstand würde nun dadurch entgegengewirkt, daß durch irgend welche, bis jetzt gänzlich unbekannt Einwirkungen das Vermögen des Hämoglobins, Sauerstoff zu binden, herabgesetzt wird: hierdurch muß selbstverständlich die Sauerstoffspannung und also auch die Sauerstoffmenge im Plasma zunehmen. — Ganz analoge Betrachtungen gelten für die übrigen oben erwähnten Fälle (Aderlaß, geringer Sauerstoffgehalt der umgebenden Luft usw.).

In derselben Richtung wirkt auch die Kohlensäurespannung im Blute, indem die Sauerstoffaufnahme bei zunehmender CO_2 -Spannung immer

geringer wird. Bei 50 mm Sauerstoff- und 5 mm CO_2 -Spannung betrug z. B. die Sauerstoffaufnahme in Proz. des Maximums 93, bei der gleichen O-Spannung aber 40 mm CO_2 -Spannung nur 78. Bei der Strömung des Blutes durch die Kapillaren wird der Sauerstoff allmählich verbraucht und gleichzeitig die CO_2 -Spannung gesteigert; letzteres bewirkt, daß die noch vorhandene Sauerstoffmenge eine größere Spannung ausübt, infolgedessen eine größere O-Menge als sonst den Geweben zur Verfügung gestellt werden kann. Besonders mächtig ist der Einfluß dieses Faktors bei der Erstickung (BOHR, HASSELBALCH und KROGH).

Bei hohem Sauerstoffdruck in der umgebenden Luft (von etwa 1000 mm Hg an) werden die Tiere (Mäuse) von einer akuten, tödlich verlaufenden Lungenentzündung angegriffen (LORRAIN SMITH); bei noch höherem Druck (über etwa 3400 mm Hg) treten epileptiforme Krämpfe auf (BERT).

c. Die Kohlensäure.

Das Vorkommen und die Bindungsweise der Kohlensäure im Blute sind viel komplizierter als die des Sauerstoffes, und trotz der zahlreichen hierher gehörigen Untersuchungen ist die Sache noch lange nicht als entschieden zu betrachten. Die Schwierigkeit liegt darin, daß der Sauerstoff nachweislich nur an das Hämoglobin, die Kohlensäure aber an mehrere verschiedene Substanzen im Blute gebunden ist.

Die Untersuchungen von PAUL BERT, ZUNTZ, SETCHENOW u. a. haben zur vollen Evidenz dargetan, daß die im Blute vorkommende Kohlensäure sich zum größten Teil in dissoziablen Verbindungen vorfindet, deren Existenz von dem herrschenden CO_2 -Partiardruck abhängt. In Übereinstimmung mit dem, was wir über die Sauerstoffbindung des Hämoglobins bemerkt haben, ist es unter solchen Umständen selbstverständlich, daß eine gewisse Menge physikalisch absorbiertes freier Kohlensäure im Blute anwesend sein muß (vgl. S. 406). Der Absorptionskoeffizient der Kohlensäure im Wasser ist bei 37° etwa 0.569. Der allergrößte Teil der Kohlensäure kommt indessen in dissoziablen chemischen Verbindungen, und zwar sowohl im Plasma als in den Blutkörperchen vor.

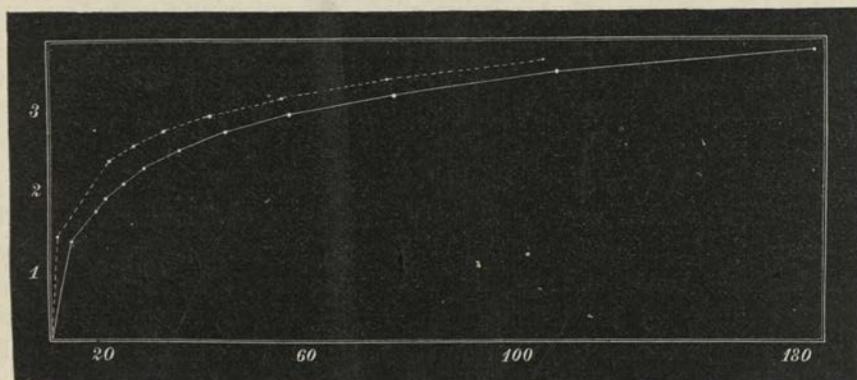
Betreffend diejenigen Substanzen, an welche die Kohlensäure gebunden ist, sollte man in erster Linie an das Natriumbikarbonat, NaHCO_3 , denken. Die Dissoziationserscheinungen bei Lösungen dieses Salzes zeigen jedoch, daß dasselbe hierbei keine wesentliche Rolle spielen kann, denn nach BOHR nimmt eine 0.15proz. Natriumkarbonatlösung bei einem Kohlensäuredruck von 0.6 mm schon 80 Proz. derjenigen Kohlensäuremenge auf, welche sie bei einem Druck von 120 mm aufnehmen kann, und schon bei einem Druck von 10 mm ist sie mit Kohlensäure fast gesättigt. Das Natriumbikarbonat kann also hierbei keine wesentliche Rolle spielen.

Ferner hat man den phosphorsauren Salzen des Serums bei der CO_2 -Bindung eine große Bedeutung zugeschrieben, indem man sich infolge der Analysen der Blut- asche vorstellte, daß das Blutplasma reichliche Mengen von diesen Salzen enthielte. Es hat sich jedoch gezeigt, daß der in der Asche gefundene Phosphor vorwiegend ein Bestandteil des Lecithins und Nukleoalbumins ist und sich nur in verschwindender Menge als Na_2HPO_4 vorfindet.

Dagegen scheinen die Globulin-Alkaliverbindungen für die Kohlensäurebindung von einer durchgreifenden Bedeutung zu

sein. Die Globuline treten als schwache Säuren auf und gehen Verbindungen mit den im Blute vorkommenden Alkalien ein. Aus diesen Verbindungen können sie durch die Kohlensäure ausgetrieben werden, und selber können sie die Kohlensäure aus deren Verbindungen austreiben.

Wenn in der Lösung einer basischen Substanz zwei Säuren von verschiedener Avidität anwesend sind, so teilen sie die basische Substanz unter sich im Verhältnis $\frac{a}{b}$, wenn a und b die bezw. Avidität der beiden Säuren bezeichnen. Bei Einwirkung von gleich großen Äquivalentmengen der Säuren und der Base, werden von der einen Säure $\frac{a}{a+b}$, von der anderen $\frac{b}{a+b}$ Äquivalente an die Base gebunden. Wenn dagegen in der Flüssigkeit nicht gleiche Äquivalentmengen der wirkenden Substanzen vorkommen, hängt die Verteilung der Base auf die beiden Säuren von den relativen Äquivalent-



Figur 129. Die Absorption von Kohlensäure in einer Hämoglobinlösung, nach Bohr. - - - - - 1.76 Proz. Hämoglobin. ——— 3.80 Proz. Hämoglobin. Die Abszisse bezeichnet den Druck, die Ordinaten die von 1 g Hämoglobin absorbierte Kohlensäuremenge in Kubikcentimetern.

mengen derselben ab, so daß die Säure, die in der relativ größten Menge vorkommt auch wenn ihre Avidität an und für sich schwächer ist, dennoch eine größere Menge der Base bekommt.

Diese Anschauungen, auf das vorliegende Problem angewandt, ergeben folgendes. Wenn die Kohlensäuremenge oder richtiger die Kohlensäurespannung im Plasma groß ist, so wird das Globulin aus der Alkaliverbindung ausgetrieben. Wenn aber dann das Blut in solche Verhältnisse kommt, daß die Kohlensäurespannung abnimmt, so kommen die Globuline wieder zu ihrem Recht, und die Kohlensäure verläßt das Alkali (ТОРUP).

Auch in den Blutkörperchen kommt, wie schon bemerkt, die Kohlensäure in Form dissoziabler Verbindungen vor. Daß die Globulinalkaliverbindungen der Blutkörperchen in derselben Weise wie die des Serums auf die CO_2 -Bindung einwirken müssen, ist sehr wahrscheinlich. Es kommt aber noch etwas hinzu, wie daraus hervorgeht, daß sich die Kurve der CO_2 -Aufnahme der Blutkörperchen in einem viel höheren Grade als die entsprechende Kurve für das Serum vom CO_2 -Partiardruck abhängig zeigt (BOHR). Der hierbei vor allem wirksame Bestandteil ist das Hämoglobin.

Das Hämoglobin kann sich also sowohl mit dem Sauerstoff, als mit der Kohlensäure verbinden. In welcher Weise dies stattfindet, darüber sind wir noch nicht im klaren. BOHR hat gezeigt, daß die Kohlensäureaufnahme von seiten des alkalifreien Hämoglobins (vgl. Fig. 129) durch gleichzeitige Aufnahme von Sauerstoff nur wenig oder gar nicht beeinträchtigt wird. Auf Grund dessen nimmt BOHR an, daß die beiden Gase an verschiedene Teile des Hämoglobins gebunden werden, und zwar würde der Sauerstoff von dem Farbstoffkerne und die Kohlensäure von der Eiweißkomponente gebunden sein.

d. Die Menge der Blutgase.

Der Gasgehalt ist im arteriellen und im venösen Blut sehr verschieden. Die unter der Leitung von LUDWIG und von PFLÜGER ausgeführten Analysen der Blutgase beim Hunde ergeben nach einer Zusammenstellung von ZUNTZ im Mittel: für das arterielle Blut 18.3 Vol.-Proz. Sauerstoff und 38.3 Vol.-Proz. Kohlensäure. Bei sehr schneller Entgasung des Blutes erhielt PFLÜGER für das arterielle Blut 22.6 Vol.-Proz. Sauerstoff und 34.3 Vol.-Proz. Kohlensäure. Während des Stehens wird also im Blute Sauerstoff verbraucht und Kohlensäure gebildet. Im arteriellen Menschenblut erhielt SETCHENOW 21.6 Vol.-Proz. Sauerstoff und 40.3 Vol.-Proz. Kohlensäure. — Übrigens zeigt der Gehalt des arteriellen Blutes an Sauerstoff und Kohlensäure nicht unbedeutende Variationen.

Der Gasgehalt des venösen Blutes ist natürlich von der Geschwindigkeit der Blutströmung sowie von der Lebhaftigkeit des Stoffwechsels abhängig. Es steht ganz außer Frage, daß die Blutgase in verschiedenen Gefäßprovinzen sehr große Variationen darbieten, je nachdem das betreffende Organ in größerer oder geringerer Tätigkeit ist. Zur Zeit besitzen wir aber nur Analysen über die Blutgase des aus dem rechten Herzen oder aus den zentralen Venen erhaltenen, gemischten Venenblutes. Diese ergeben, nach der Zusammenstellung von ZUNTZ, dem arteriellen Blut gegenüber im Mittel ein Plus an Kohlensäure von 9.2 und ein Defizit an Sauerstoff von 8.15 Vol.-Proz., oder nach Korrektur für die durch den Katheter bewirkte Venenstauung bezw. $+ 8.2 \text{ CO}_2$ und $- 7.15 \text{ Vol.-Proz. O}_2$.

Bei Erstickung verschwindet der Sauerstoff nicht vollständig aus dem Blute. Auch wenn das Auge reflexlos ist, finden sich noch Spuren von Sauerstoff. Die Analysen des Erstickungsblutes von SETCHENOW, HOLMGREN u. a. ergeben im Mittel 0.96 Vol.-Proz. Sauerstoff und 49.5 Vol.-Proz. Kohlensäure, also dem normalen arteriellen Blut gegenüber ein Plus an Kohlensäure von 11.2 Vol.-Proz. und ein Sauerstoffdefizit von 17.3 Vol.-Proz.

e. Die Verteilung der Blutgase auf die Blutkörperchen und das Plasma ist nur in einem Falle (von FREDERICQ, venöses Blut vom Pferde) untersucht. Dabei wurde nur die Kohlensäure bestimmt; diese betrug im Plasma 71.4 Vol.-Proz. und in den Blutkörperchen 49.6 Vol.-Proz.

Die übrigen hierüber vorliegenden Bestimmungen beziehen sich auf das defibrierte Blut. Hierbei zeigen sich folgende bemerkenswerte Erscheinungen. Im Serum kommen nur Spuren (0.1—0.2 Vol.-Proz.) von Sauerstoff vor; fast die Gesamtmenge des Sauerstoffes gehört also den Blutkörperchen. Daß jedoch diese Spuren von Sauerstoff im Serum nie vermißt werden können, solange die Blutkörperchen überhaupt Sauerstoff enthalten, ist schon bemerkt worden.

Auf der anderen Seite enthält das Serum die größte Menge der Kohlensäure. Nach den Untersuchungen von FREDERICQ, ZUNTZ und A. SCHMIDT beträgt die Kohlensäure des Serums etwa 86 Proz. der Kohlensäuremenge des Gesamtblutes. Es ist indes nicht unmöglich, daß durch die bei der Defibrinierung des Blutes stattfindenden Prozesse die Kohlensäure von dem Serum zu den Blutkörperchen oder von diesen zum Serum wandern könnte. Es zeigen nämlich die Beobachtungen von HAMBURGER, daß durch Veränderung des Gasgehaltes des Blutes Stoffe aus dem Serum zu den Körperchen und umgekehrt übergehen, und es ist ja nicht ausgeschlossen, daß bei der Gerinnung ebensolche Wandlungen stattfinden könnten, wobei sich die Kohlensäureträger vielleicht in anderer Weise als in normalem Blute auf Körperchen und Serum verteilen.

Wenn das Gesamtblut mit dem Vacuum in Verbindung kommt, so entweicht die gesamte Kohlensäuremenge. Anders beim Serum. Dasselbe verliert im Vacuum nur einen Teil seiner Kohlensäure, während ein anderer Teil nur nach Zusatz von Säure herausgetrieben wird. Nach PFLÜGER beträgt die fest gebundene Kohlensäure im Serum 5—9 Vol.-Proz. Da diese fest gebundene Kohlensäure bei Gegenwart von Blutkörperchen ohne Säurezusatz herausgetrieben wird, müssen sich in diesen Bestandteile vorfinden, welche wie eine Säure einwirken.

Vierter Abschnitt.

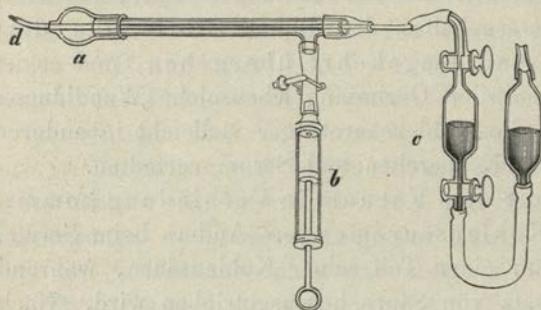
Der respiratorische Gaswechsel.

§ 1. Der Mechanismus des Gaswechsels zwischen Blut und Alveolarluft.

Da die Kohlensäure in Form einer vom Partiardruck abhängigen dissoziablen Verbindung im Blute vorkommt, liegt es nahe anzunehmen, daß der Übergang der Kohlensäure von dem Blute in die Lungenalveolen durch Ausgleich der stattfindenden Spannungsdifferenz geschieht. Ebenso ist anzunehmen, daß die Sauerstoffaufnahme ins Blut zufolge der Spannungsdifferenz des Sauerstoffs in der Alveolarluft und im venösen Blut erfolgt.

Wie die Spannung eines Gases in einer Flüssigkeit im allgemeinen bestimmt wird, ist bereits oben dargestellt (S. 404). Zur Bestimmung der Gasspannungen im Blute ließ PFLÜGER das Blut aus dem geöffneten Gefäß in einem feinen Strahl durch ein mit einer Gasmischung von bekannter Zusammensetzung beschicktes Rohr fließen und analysierte nachher das Gas. Bei dieser Versuchsanordnung steht das Blut indes nur eine kurze Zeit mit dem Gasgemisch in Diffusionsaustausch, weshalb ein vollständiger Ausgleich der Tensionsdifferenzen nicht ganz sichergestellt ist.

Um die reine Alveolarluft zur Analyse zu erhalten, konstruierte PFLÜGER ein besonderes Instrument, das Lungenkatheter (Fig. 130). Dasselbe besteht aus zwei ineinander geschachtelten Röhren, von denen die äußere eine Kautschukröhre, mit einem Gummiballon *a* kommuniziert, dessen unteres, dünnwandiges Ende, nachdem es in einen Bronchus eingeführt ist, mittels der Luftpumpe *b* kugelig aufgeblasen werden kann, so daß es das Bronchiallumen hermetisch verschließt. Die innere Röhre *d*, ein gewöhnlicher elastischer Katheter, setzt den abgesperrten Lungenraum mit einer passenden, mit Quecksilber gefüllten Röhre *c* in Verbindung, in welche die Luft, nachdem die Absperrung die gewünschte Zeit gedauert, durch Ausfließen des Quecksilbers eingesogen wird.



Figur 130. Lungenkatheter, nach Ludwig.

Wenn man das Volumen der Trachea usw. kennt, kann man aus der Zusammensetzung der ausgeatmeten Luft die Zusammensetzung der Luft in dem Augenblick, wo sie die Bifurkatur der Trachea passiert, unter gewissen Voraussetzungen approximativ berechnen (BOHR).

Nach den hauptsächlich in PFLÜGERS Laboratorium nach dieser Methodik ausgeführten Bestimmungen würde die Spannung der Kohlensäure im arteriellen Blute etwa 2.8 und im venösen Blute etwa 3.8 bis 5.4 sowie die Spannung des Sauerstoffs im arteriellen Blute höchstens etwa 15 Proz. einer Atmosphäre betragen. Da es sich nun weiter herausstellte, daß in der Alveolarluft der Partiardruck der Kohlensäure geringer und der des Sauerstoffs größer war als die Spannungen der betreffenden Gase im arteriellen Blute, fand man darin einen Beweis für die Auffassung, daß der respiratorische Stoffwechsel einfach durch Ausgleich stattfindender Tensionsdifferenzen zu stande kommt.

Dem gegenüber ist BOHR entschieden aufgetreten. Nach einer besonderen Methode bestimmte er die Spannung der Blutgase im strömenden Blut und analysierte zu gleicher Zeit die ausgeatmete Luft. Dabei fand er, daß die Spannung der Kohlensäure im arteriellen Blut niedriger als der Partiardruck der Kohlensäure in der Luft, welche die Bifurkatur der Trachea passiert, sein kann, wie auch, daß die Spannung des Sauerstoffs im arteriellen Blut größer sein kann als der Partiardruck des Sauerstoffs in der Bifurkaturluft. Bei dem respiratorischen Gaswechsel müssen daher auch andere Mechanismen als

die Spannungsdifferenzen beteiligt sein. Als solche hebt BOHR vor allem eine sekretorische Tätigkeit der Lungenwand hervor, durch welche die Kohlensäure aktiv sezerniert und der Sauerstoff aktiv aufgenommen werden sollte.

Im allgemeinen hat man sich nur abweisend gegen die Ergebnisse BOHRs verhalten. Daß seine Resultate von vornherein ganz plausibel sind, kann indes nicht verneint werden. Wissen wir doch schon längst, daß die Speicheldrüsen Kräfte entfalten, welche die Sekretion sogar bei einem Gegendruck unterhalten, der den arteriellen Blutdruck beträchtlich übertrifft. In ganz entsprechender Weise könnte man sich denken, daß die Lungen Kohlensäure aus dem Blute in solcher Menge sezernieren, daß die CO_2 -Spannung in der Alveolarluft größer als die im arteriellen Blute wird, und daß umgekehrt die Lungen Sauerstoff aus der Alveolarluft mit einer solchen Gewalt anziehen, daß die Sauerstoffspannung im arteriellen Blute größer als in der Alveolarluft wird.

Was nun die Versuche von BOHR betrifft, so hat man gegen dieselben geltend machen wollen, daß ein Zustand des Gleichgewichts zwischen den Blutgasen und dem mit dem Blute zusammengebrachten Gasvolumen innerhalb der Versuchsdauer nicht zustande gekommen ist. Dies kann in der Tat gegen die Mehrzahl der Versuche bemerkt werden. Es finden sich aber unter den Versuchen BOHRs einige, bei welchen die Ergebnisse durch diese Fehlerquelle nicht getrübt sind und aus welchen die oben formulierte Schlußfolgerung ganz entschieden hervorgeht. Außerdem sind, betreffend den Sauerstoff, HALDANE und LORRAIN SMITH nach einer besonderen Methode, welche hier nicht erörtert werden kann, zu ganz entsprechenden Resultaten gekommen, und zwar fanden sie für die Sauerstoffspannung im arteriellen Blut des Menschen Zahlen bis auf 38.5 Proz. des atmosphärischen Druckes (= 293 mm Hg).

Auch verschiedene andere Erfahrungen sprechen für diese Auffassung. So geht aus Versuchen von MAAR an Schildkröten mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit hervor, daß die Sauerstoffaufnahme durch Einflüsse vom zentralen Nervensystem aus reguliert wird. Beim Frosche zeigt der respiratorische Gaswechsel in den Lungen mehrere Eigentümlichkeiten, welche als Ausdruck eines sekretorischen Prozesses gelten können, während sich der Gaswechsel durch die Haut als ein einfacher Diffusionsvorgang darstellt. Bemerkenswert ist auch, daß bei diesen Tieren die Kohlensäureabgabe zum größeren Teil durch die Haut, die Sauerstoffaufnahme dagegen wesentlich durch die Lungen stattfindet (KROGH).

Wie bekannt, ist die Schwimmblase der Fische den Lungen der höheren Tiere homolog. Die in derselben enthaltene Luft besteht bei Fischen, die in großer Tiefe gefangen werden, bis zu 80 Proz. aus Sauerstoff. Wenn die Schwimmblase punktiert und ihr Gas entleert wird, sammelt sich Sauerstoff wieder darin, aber nur dann, wenn die zu ihr gehenden Nervenzweige unversehrt geblieben sind (BOHR).

Im allgemeinen stellt man sich vor, daß die gesamte in den Lungen abgegebene Kohlensäure durch die Venen des großen Kreislaufes dem kleinen Kreislauf zugeführt wird. Bei seinen Untersuchungen über die Respiration sprach aber schon LAVOISIER die Vermutung aus, daß in den Lungen eine Kohlensäurebildung stattfände. In der neuesten Zeit haben BOHR und HENRIQUES Versuche veröffentlicht, aus welchen sie nachweisen wollen, daß in der Tat ein sehr bedeutender Teil (2 bis 66 Proz.) der abgegebenen Kohlensäure in den Lungen gebildet wird. Diese Erscheinung dürfte, wenn sie sich bestätigt, etwa aus folgendem Gesichtspunkte zu deuten sein. Bei der in allen Organen des Körpers stattfindenden Verbrennung bildet sich nicht allein Kohlensäure, sondern auch eine Anzahl intermediärer Zersetzungsprodukte, welche dem Blut zugeführt und dort weiter

oxydiert werden (vgl. S. 410). Nun wäre es nicht unmöglich, daß unter der Mitwirkung des Lungengewebes eine unter Umständen sehr umfangreiche Kohlensäurebildung aus intermediären Zersetzungsprodukten stattfinden könnte (vgl. jedoch die dieser Deutung widerstrebenden Angaben, § 2).

§ 2. Der Gaswechsel zwischen Blut und Gewebsflüssigkeit.

Während seiner Strömung durch die Kapillaren gibt das Blut Sauerstoff an die Gewebe ab und erhält statt dessen Kohlensäure aus diesen. Wie dieser Gaswechsel in den Geweben stattfindet, darüber wissen wir zur Zeit noch sehr wenig. Da die Spannung des Sauerstoffs in den Geweben jedenfalls außerordentlich gering ist, während nach STRASSBURG die Kohlensäurespannung daselbst diejenige des venösen Blutes nicht unbeträchtlich übertrifft (CO_2 -Spannung im venösen Blut 42 mm Hg, im Darm 59, in der Galle 51, in saurem Harn 67 mm), so könnte ja dieser Gaswechsel als eine einfache Ausgleichung der stattfindenden Spannungsdifferenzen aufgefaßt werden. Angesichts der Tatsachen, die wir soeben über die Lungenatmung kennen gelernt haben, und da der Sauerstoffverbrauch wie schon bemerkt (S. 32) nicht von der Sauerstoffspannung, sondern von den Leistungen der Gewebe abhängt, ist es jedoch nicht unmöglich, daß die aktive Tätigkeit der Gefäßwand hierbei irgend welchen Einfluß ausübte — darüber wissen wir aber vorläufig gar nichts.

Wie schon bemerkt, verliert das dem Körper entzogene Blut, wenn es bei Körpertemperatur aufbewahrt wird, an Sauerstoff, wogegen die Menge der Kohlensäure zunimmt. Wird Erstickungsblut mit Sauerstoff versetzt, so kann dieser Sauerstoff durch Auspumpen nicht vollständig wieder erhalten werden, sondern es tritt statt dessen eine nicht unbeträchtliche Steigerung der Kohlensäuremenge zum Vorschein. Die Größe dieser Oxydation ist verschieden je nach dem Organe, welchem das Blut entnommen wird. Das aus gereizten Muskeln stammende Blut band 3—4 Proz. Sauerstoff, das gemischte Blut des Herzens etwa 2 Proz., das der Lebervene einmal 0.8 Proz., einmal gar nichts; usw. (LUDWIG und A. SCHMIDT). Es liegt natürlich am nächsten anzunehmen, daß die Sauerstoffzehrung von intermediären, den Geweben entstammenden Zersetzungsprodukten, die ins Blutplasma hineingekommen waren, bedingt wäre. Dies dürfte aber nicht der Fall sein, denn fortgesetzte Untersuchungen haben ergeben, daß nur die Blutkörperchen, nicht aber das Serum des Erstickungsblutes Sauerstoff chemisch binden, sowie daß die Lymphe erstickter Tiere, ebenso wie ihr Blutserum frei von reduzierenden Substanzen ist. Hieraus scheint daher zu folgen, daß diejenigen Substanzen, welche die erwähnte Reduktion bedingen, gar nicht aus den Geweben in das Blut übertreten, sondern in den Blutkörperchen selbst sich bilden, indem diese bei ihrem Stoffwechsel gerade wie die übrigen Elementarorganismen im Körper Sauerstoff aufnehmen und Kohlensäure abgeben. Es wäre aber auch möglich, daß die betreffenden Substanzen nicht in den Blutkörperchen gebildet, sondern aus dem Plasma dorthin aufgenommen werden.

Die Spannung der Kohlensäure in der Lymphe des Brustganges ist geringer als die im venösen Blute. Dies könnte möglicherweise dadurch erklärt werden, daß die Lymphe während ihrer Strömung mit dem Blut der arteriellen Kapillaren in Diffusionsaustausch trete. Gegen diese Deutung kann aber bemerkt werden, daß dieselbe Erscheinung auch bei erstickten Tieren hervortritt.

§ 3. Die durch die Respiration hervorgerufenen Veränderungen der eingeatmeten Luft.

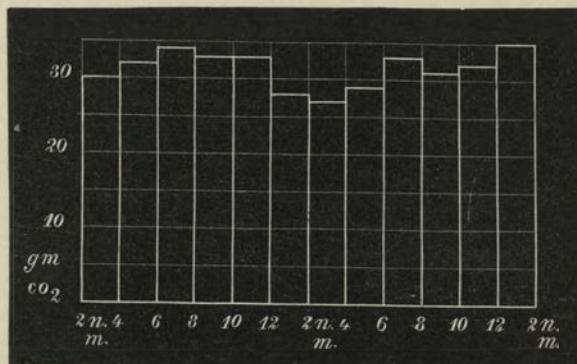
Die bei der Atmung abgegebenen Ausscheidungsprodukte sind Kohlensäure, Wasserdampf und möglicherweise einige andere noch nicht näher bekannte gasförmige Substanzen.

Die eingeatmete Luft enthält rund 79 Vol.-Proz. Stickstoff und 21 Proz. Sauerstoff, wenn wir vom Argon usw. absehen. Hierzu kommt noch etwas Kohlensäure, welche in der atmosphärischen Luft nur 0.03 Proz., in Zimmerluft zuweilen bedeutend mehr beträgt, sowie Wasserdampf, dessen Menge aber sehr beträchtlichen Schwankungen unterliegt.

Die ausgeatmete Luft ist mit Wasserdampf gesättigt. Dieser stammt aber zum größten Teil aus den zuführenden Luftwegen (vgl. S. 389); in welchem Maße gerade dieser Wasserdampf ein Produkt des Stoffwechsels darstellt, kann natürlich nicht entschieden werden.

Der Kohlensäuregehalt der expirierten Luft zeigt bei verschiedenen Tieren und Individuen, sowie bei einem und demselben Individuum unter verschiedenen Umständen, je nach der Tiefe und Frequenz der Atembewegungen usw. große Schwankungen. Im allgemeinen gibt man als Normalzahl für den CO_2 -Gehalt der ausgeatmeten Luft beim Menschen 4.1 Vol.-Proz. an (VIERORDT). Bei schnellerem und tieferem Atmen werden die Lungen besser ventiliert, und der Kohlensäuregehalt sinkt auf etwa 2.5—2.7 Vol.-Proz. herab. Dabei wird die pro Minute in der Expirationsluft abgegebene CO_2 -Menge zu gleicher Zeit größer, was aber an und für sich nur einen Ausdruck für die bessere Ventilation der Lungen abgibt und nichts darüber sagt, in welcher Weise die CO_2 -Bildung und -Abgabe durch den veränderten Atmungstypus beeinflusst wird. Was diesen an und für sich betrifft, so lehren die darüber vorliegenden zahlreichen Untersuchungen, daß bei verstärkter Atmung die absolute CO_2 -Menge in der Tat zunimmt, jedoch nicht infolge des größeren Luftwechsels, sondern wegen der stärkeren Arbeit der Respirationsmuskeln, die selbstverständlich eine vermehrte Verbrennung und Kohlensäurebildung erzeugt.

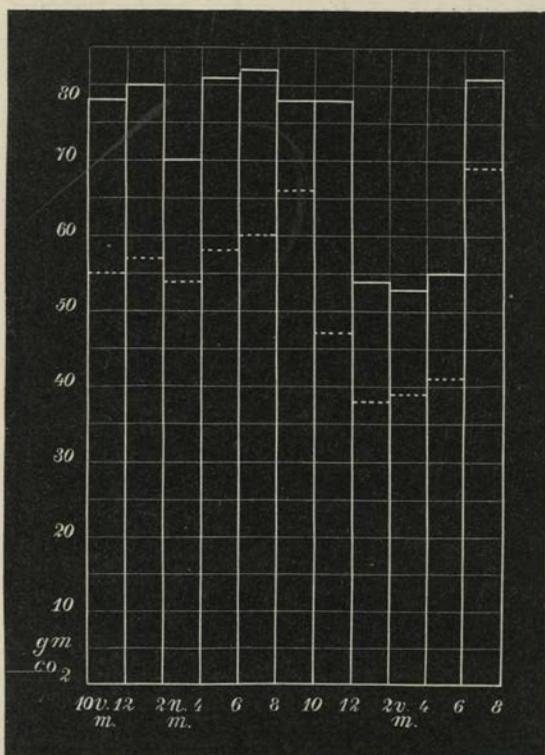
Der Sauerstoffgehalt der ausgeatmeten Luft ist selbstverständlich geringer als der der eingeatmeten, und zwar nimmt er in der Regel in einem höheren Grade ab, als der CO_2 -Gehalt zunimmt. Wenn Kohlenstoff in Sauerstoff zu Kohlensäure verbrennt, so verändert sich das Gasvolumen nicht. Da nun das Volumen des verschwundenen Sauerstoffes größer ist als das der gebildeten Kohlensäure, so folgt daraus, daß Sauerstoff im Körper auch zu anderen Oxydationen als zu der des Kohlenstoffes verwendet wird. Man bezeichnet die Verhältniszahl zwischen der gebildeten Kohlensäure und dem verbrauchten Sauerstoff, $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$, als respiratorischen Quotienten.



Figur 131. Der Verlauf der Kohlensäureabgabe bei einer Frau, welche die ganze Versuchszeit schlief und vor dem Versuch fünf Tage lang nur äußerst wenig genossen hatte.

ist. Die Gesamtmenge des Sauerstoffes kann daher zur Oxydation ihres Kohlenstoffes verbraucht werden. Der respiratorische Quotient ist also,

Der Wert des respiratorischen Quotienten ist unter verschiedenen Umständen sehr verschieden, und zwar hängt er von denjenigen Nahrungstoffen ab, die zur Zeit im Körper verbrannt werden. Die Kohlehydrate enthalten in ihrem Molekül gerade so viel Sauerstoff, als zur vollständigen Oxydation ihres Wasserstoffes nötig ist. Die Kohlehydrate im Körper verbrennen, gleich 1.



Figur 132. Der Verlauf der Kohlensäureabgabe bei Nahrungsaufnahme (—, Mittel für drei Tage) und bei Hunger (----, Mittel für fünf Tage). Die Bestimmungen sind an demselben Individuum (25-jährigem Mann) gemacht. Schlaf an den Tagen mit Nahrungsaufnahme zwischen 12 Uhr mitternacht und 6 Uhr vormittag, an den Hungertagen zwischen 10 Uhr nachmittag und 6 Uhr vormittag.

Um vollständig oxydiert zu werden, brauchen das Fett und das Eiweiß mehr Sauerstoff als die Kohlehydrate, weil der in ihrem Molekül enthaltene Sauerstoff nicht zur vollständigen Oxydation des Wasserstoffes genügt. Infolgedessen wird der respiratorische Quotient, wenn diese Stoffe im Körper verbrennen, kleiner als 1, und zwar für das Fett 0.71 (das Fett enthält im Mittel 76.5 Proz. C, 12 Proz. H, 11.5 Proz. O) und für das Eiweiß 0.78 (Eiweiß [trockener Muskel] enthält 50.5 Proz. C, 7.6 Proz. H, 15.4 Proz. N und 20.97 Proz. O; davon werden 11.3 Proz. C, 2.8 Proz. H, 15.4 Proz. N und 11.44 Proz. O im Harn und Kot abgegeben; es bleiben also für die Abgabe durch die Atmung 39.2 Proz. C, 4.8 Proz. H und 9.53 Proz. O). Da es nur selten eintritt, daß allein Kohlehydrate im Körper verbrennen, so wird der respiratorische Quotient in der Regel kleiner als 1 sein und kann bei gewöhnlicher Nahrung auf

etwa 0.8 geschätzt werden. — Bei einer Bildung von Fett aus Kohlehydraten kann der respiratorische Quotient über 1 ansteigen.

Auf Trockenheit und 0° reduziert, hat daher die ausgeatmete Luft ein geringeres Volumen als die eingeatmete. Wenn sie aber direkt gemessen wird, ist ihr Volumen größer als das der Inspirationsluft, was von dem Wasserdampf und der höheren Temperatur der Expirationsluft abhängt.

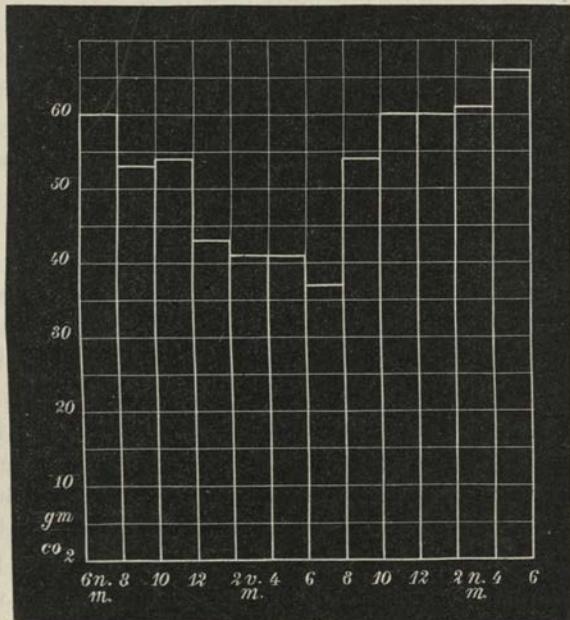
Wir nehmen an, daß die eingeatmete Luft (500 ccm) eine Temperatur von 20° C. hat, daß sie bei dieser Temperatur mit Wasserdampf gesättigt sei (Spannung = 17.4 mm Hg). Die ausgeatmete Luft habe eine Temperatur von 37.5° C., sei mit Wasserdampf gesättigt (Spannung = 47.9 mm Hg) und habe 4.783 Proz. Sauerstoff verloren, statt dessen aber 4.380 Proz. Kohlensäure bekommen. Dann ist das nicht reduzierte Volumen der ausgeatmeten Luft gleich 554.89, d. h. etwa $\frac{1}{9}$ größer als das der eingeatmeten. Die Differenz wird selbstverständlich noch beträchtlicher, wenn die eingeatmete Luft kälter ist, als wir hier angenommen haben (J. R. EWALD).

Während der letzten Jahre ist die Frage, ob die ausgeatmete Luft giftige, gasförmige Bestandteile enthalte, lebhaft erörtert worden. — BROWN-SÉQUARD und D'ARSONVAL hatten diese Frage an der Hand zahlreicher Versuche bejahend beantwortet. Diese Angaben wurden von mehreren Autoren, von den meisten

ohne Erfolg, nachgeprüft. Unter diesen ist besonders FORMÁNEK zu erwähnen, welcher durch genaue Versuche nachwies, daß die von den genannten Forschern beobachtete Giftwirkung in der Tat nur von Ammoniak herrührte, welches aus den festen und flüssigen Exkreten der Tiere freigemacht wurde.

Da die Kohlensäure in der Luft, ohne eine schädliche Wirkung auszuüben, bis auf etwa 4—5 Proz. und höher ansteigen kann, ist es erlaubt zu schließen, daß das Unwohlsein, welches bei längerem Aufenthalt in schlecht ventilierten, überfüllten Lokalen auftritt, nicht von dem Einfluß irgend welcher giftiger Bestandteile der ausgeatmeten Luft, sondern von anderen Umständen, z. B. der höheren Temperatur, dem höheren

Tigerstedt, Physiologie. I. 3. Aufl.



Figur 133. Der Verlauf der Kohlensäureabgabe bei einem 11 jährigen Knaben. Schlaf zwischen $\frac{1}{2}$ 11 Uhr abends und 8 Uhr morgens.

Feuchtigkeitsgrad, verschiedenen aus dem Darm oder aus einer unsauberen Haut entstammenden gasförmigen Substanzen usw. bedingt ist. Hierbei wird natürlich vorausgesetzt, daß der Luftwechsel nicht so schlecht ist, daß sich die Kohlensäure in gar zu großer Menge ansammelt.

§ 4. Die absolute Größe des respiratorischen Gaswechsels.

Schon im Abschnitt über die Ernährung des Menschen habe ich mehrere hierher gehörige Angaben mitgeteilt. Ich verweise daher auf dieselben und stelle nur in Figg. 131, 132 und 133 noch einige Angaben über die Variationen der Kohlensäureabgabe bei gewöhnlicher Lebensweise (vgl. S. 168) für Perioden von 2 Stunden zusammen.

Angesichts der zahlreichen Umstände, welche auf die Größe des Stoffwechsels und also auch auf die der Kohlensäureabgabe einwirken, ist es nicht möglich, die Menge der täglich ausgeschiedenen Kohlensäure in einer einzigen Zahl anzugeben. Bei einem nicht arbeitenden Menschen kann sie auf Grund direkter Beobachtungen von 24 Stunden Dauer auf rund 0.5 g pro Stunde und Körperkilo geschätzt werden, was bei einem mittleren Körpergewicht von 70 kg durchschnittlich pro Stunde 35 g und pro 24 Stunden 840 g = 427 l beträgt. Bei strenger Arbeit kann die stündliche CO₂-Abgabe auf 169 g und höher ansteigen; bei vollständiger körperlicher Ruhe sinkt sie auf etwa 20 g pro Stunde herab.

Die Sauerstoffaufnahme ist ebenso wie die Kohlensäureabgabe von der Nahrung, von Arbeit und Ruhe, vom Alter usw. abhängig. Unter Annahme eines respiratorischen Quotienten von 0.80 würde der Sauerstoffverbrauch bei einer Kohlensäureabgabe von 427 l pro Tag gleich 534 l = 764 g sein. Nach den indirekten Bestimmungen von PETTENKOFER und VOLT beträgt sie beim erwachsenen Manne bei Hunger und Ruhe etwa 740—780 g, bei Hunger und Arbeit 1070 g, bei mittlerer Kost und Ruhe 700—900 g, bei mittlerer Kost und Arbeit 1000 g; usw. Bei direkter Bestimmung mittels des Respirationsapparates von HOPPE-SEYLER betrug die Sauerstoffaufnahme bei einem erwachsenen nicht arbeitenden Manne bei gemischter Kost pro 24 Stunden 559—586 g (LAVES). Bei kürzer dauernden Versuchen hat MAGNUS-LEVY den Sauerstoffverbrauch beim nüchternen, vollständig ruhenden Menschen etwa gleich 17.5—19 g pro Stunde gefunden, was pro Tag bezw. 428 und 456 g entspricht.

ZEHNTES KAPITEL.

Die Gewebsflüssigkeit und ihre Bewegung.

Die Gewebsflüssigkeit stellt das für das Leben der Elementarorganismen notwendige Medium dar.

Sie ist zum Teil in der Substanz der lebendigen Gewebe imbibiert, zum Teil in größeren oder kleineren Hohlräumen gesammelt. Unser ganzer Körper ist von solchen Hohlräumen, Safräumen, durchzogen; diese besitzen die mannigfachsten Formen, wie Spalten, Kanälchen, Scheiden, Säcke usw., und zeigen auch in Bezug auf ihre Größe die vielfachsten Variationen, indem einige, wie die sogen. serösen Säcke, das Peritoneum, die Pleurae, das Pericardium, die serösen Säcke, welche die nervösen Zentralorgane umgeben, usw., enorm groß sind, während andere nur mit starker Vergrößerung wahrgenommen werden können. Diese Safräume, welcher Art sie auch sein mögen, kommunizieren mit den Lymphgefäßen und durch diese mit dem Blutgefäßsysteme.

Die Gewebsflüssigkeit entstammt dem Blute und wird durch die Lymphgefäße wieder zum Blute geführt. Außerdem werden Bestandteile der Gewebsflüssigkeit direkt in das Gefäßsystem aufgenommen, indem sie in die die Gewebe durchziehenden Blutkapillaren übergehen.

Die Gewebsflüssigkeit bekommt aus dem Blute alle diejenigen Stoffe, welche für das Leben der Elementarorganismen notwendig sind; ferner erhält sie von den Elementarorganismen die bei deren Lebensprozessen gebildeten Produkte, sowohl solche, welche durch die dissimilatorische Tätigkeit entstehen, als auch Substanzen, welche durch synthetische Prozesse in dem einen oder anderen Organ gebildet und von anderen Organen verwertet werden. Daraus folgt, daß die Gewebsflüssigkeit in verschiedenen Organen eine verschiedene Zusammensetzung haben muß, da ja einerseits der Bedarf der einzelnen Organe an verschiedenen Substanzen, sowohl quantitativ als qualitativ, verschieden ist, und andererseits die assimilatorischen und die dissimilatorischen Produkte auch Verschiedenheiten darbieten.

Indessen besitzen wir zur Zeit keine vollständig durchgeführten Analysen über die Zusammensetzung der Gewebsflüssigkeit der verschiedenen Organe, noch der von verschiedenen Organen strömenden Lymphe, sondern unsere Kenntnisse beschränken sich vorläufig nur auf die Zusammensetzung der gemischten, aus dem Brustgang zu erhaltenden Lymphe.

§ 1. Die chemischen Eigenschaften der Lymphe.

Die Lymphe ist, wie einer der Entdecker des Lymphgefäßsystems, GLAUS RUDBECK (1653), bemerkt, eine wasserhelle Flüssigkeit von salzigem Geschmack, die spontan gerinnt. Unsere jetzigen Kenntnisse sind nicht viel umfangreicher.

Die Lymphe enthält spärlich farblose Blutkörperchen. Ihre chemische Zusammensetzung stimmt qualitativ mit derjenigen des Blutplasmas überein; in quantitativer Hinsicht zeigen sich gewisse Differenzen, vor allem darin, daß die Lymphe ärmer an Eiweiß ist. Im Verhältnis zum Gesamteiweiß soll die Lymphe weniger Globulin als das Plasma enthalten.

In der Hundelymphe fand HAMMARSTEN fast gar keinen Sauerstoff, dagegen 37—53 Vol.-Proz. Kohlensäure. Es wird angegeben, daß die Kohlensäuretension in der Lymphe größer ist als im arteriellen Blute, kleiner aber als im venösen.

Nach den bis jetzt vorliegenden Analysen enthält die Lymphe des Menschen 93.5—95.9 Proz. Wasser, 4.2—6.4 Proz. Fixa, 0.04—0.05 Proz. Fibrin, 3.5—4.3 Proz. Eiweiß, 0.7—0.8 Proz. Asche, 0.4—0.9 Proz. Fett, Cholesterin und Lecithin.

In der Lymphe finden sich außerdem Stoffe vor, die auf gewisse Teile des zentralen Nervensystems eine deutliche Wirkung ausüben. Wenn man einem Hunde Lymphe aus dem Halslymphstamm desselben Tieres in die Carotis interna hirnwärts injiziert, so erscheinen am Kreislauf Veränderungen mannigfacher Art; sie bestehen in Reizungen und Lähmungen des nervösen Gefäßmechanismus und in Änderungen in der Form der Blutdruckkurve; entsprechende Injektionen von Blut haben keine solche Wirkung (ASHER und BARBÈRA). Die chemische Natur dieser Stoffe ist bis jetzt nicht näher bekannt; aller Wahrscheinlichkeit nach stellen sie Produkte dar, welche bei der in den Organen stattfindenden Verbrennung gebildet werden.

Die Menge der Lymphe, einschließlich des Chylus, die durch den Brustgang usw. täglich in das Blutgefäßsystem hineinströmt, dürfte beim Menschen auf 1—2 l geschätzt werden können. Angesichts des durch die Kapillaren erfolgenden Übertritts von Bestandteilen der Gewebsflüssigkeit in das Blut scheint eine genaue Bestimmung der durch den Brustgang strömenden Flüssigkeitsmenge vorläufig kein größeres Interesse darzubieten.

§ 2. Die Bewegung der Gewebsflüssigkeit.

Um die Bewegung der Gewebsflüssigkeit quantitativ zu bestimmen, legt man eine Fistel am Brustgang oder an einem größeren Lymphgefäß an.

Die Menge der aus dem Brustgang strömenden Flüssigkeit ist sogleich nach der Operation wegen der bei der Einbindung der Kanüle stattgefundenen Stauung ziemlich groß, nimmt aber schnell wieder ab. Im weiteren Verlauf des Versuches kann die Lymph-

menge dann entweder eine Zeit lang konstant bleiben, oder nimmt sie ununterbrochen ab; letzteres scheint die Regel zu sein.

Aus dem Hauptlymphgefäß einer Extremität bekommt man beim Hunde überhaupt keine Lymphe, wenn nicht ihre Strömung durch aktive oder passive Bewegung der Extremität beeinflusst wird. Hieraus folgt, daß der bei weitem größte Teil der ohne Beihilfe von Bewegungen aus dem Brustgang strömenden Lymphe den Eingeweiden entstammt.

Die Lymphgefäße sind immer mit Lymphe gefüllt; der Druck der Lymphe beträgt in den Halslymphstämmen beim Hunde und Pferde etwa 10—20 mm Sodalösung. Die Geschwindigkeit der Lymphströmung ist, wie aus dem schon Bemerkten hervorgeht, viel geringer als die Geschwindigkeit des Blutes in Gefäßen entsprechender Größe.

Unter denjenigen Kräften, welche die Lymphströmung unterhalten, ist in erster Linie die Gewebsspannung zu nennen, welche durch die Elastizität der Gewebe ausgeübt wird; jede Vermehrung der Gewebsflüssigkeit muß natürlich die Gewebsspannung erhöhen und also die Lymphströmung beschleunigen. In derselben Richtung wirken auch die Bewegungen der einzelnen Körperteile, gleichgültig, ob sie aktiv oder passiv sind, indem dadurch, wie wir schon bei der Darstellung der Blutströmung in den Venen ausgeführt haben, der auf die Lymphspalten und die Lymphgefäße wirkende Druck erhöht wird. Außerdem finden sich überall in den tendinösen und fascinösen Bildungen Momente, welche teils regelmäßig wiederkehrend, rhythmisch, teils willkürlich und mehr zufällig auf die Strömung der Gewebsflüssigkeit einwirken.

Bei gewissen Tieren (Ratten, Meerschweinchen) führen die Wandungen der Lymphgefäße rhythmische Kontraktionen aus, und bei den Batrachiern wird die Strömung der Lymphe von den sogen. Lymphherzen — kleine kontraktile Gebilde an beiden Seiten des Coccyx und unterhalb der Scapula — wesentlich begünstigt, indem diese durch ihre Kontraktionen den Inhalt der genannten Gefäße in die *V. iliaca communicans*, bezw. in die *V. jugularis* hineintreiben.

Die aus den Darmzotten durch die Chylusgefäße ausströmende Flüssigkeit wird durch Kontraktion der glatten Muskelzellen derselben ausgetrieben. — Endlich kommt noch die Ansaugung durch die Brusthöhle hierbei in Betracht, indem dieselbe auf die Entleerung des Brustganges in derselben Weise wie auf die der zentralen Venen einwirkt.

Daß bei diesen Einwirkungen die Klappen der Lymphgefäße eine durchgreifende Bedeutung haben, leuchtet ohne weiteres ein.

Die glatten Muskeln der *Cisterna chyli* und des Brustganges wenigstens stehen unter dem Einfluß des zentralen Nervensystems. Für die *Cisterna* enthält der linke *Splanchnicus* erweiternde und, obgleich in geringerer Zahl, verengende Nerven. Die motorischen Nerven des Brustganges finden sich im *Brustsympathicus*: auch hier sind die erweiternden Fasern den verengenden an Leistungsfähigkeit überlegen. Von verschiedenen zentripetalen Nerven her können vor allem die erweiternden Nerven des Brustganges und der *Cisterna* reflektorisch beeinflusst werden (GLEYS und CAMUS).

§ 3. Die Bildung der Gewebsflüssigkeit.

Da der Blutdruck in den Kapillaren höher als die Spannung der umgebenden Gewebsflüssigkeit ist, stellte man sich lange vor, daß letztere durch die Druckdifferenz aus den Blutkapillaren herausgepreßt würde (Filtration), wobei osmotische Prozesse zwischen dem Blut und der Gewebsflüssigkeit auf die Menge und Zusammensetzung des Filtrates einen mehr oder weniger beträchtlichen Einfluß ausübten.

Als wesentlichste experimentelle Unterlage dieser Auffassung galt die leicht zu konstatierende Tatsache, daß der Lymphstrom nach Bindung einer Vene, wobei natürlich der Druck in den Kapillaren zunimmt (venöse Hyperämie), beträchtlich anschwellt. Dagegen zeigte es sich indes, daß eine durch Arterienverengung hervorgerufene noch so starke Zunahme des Kapillardruckes (arterielle Hyperämie) oft keine Spur einer vermehrten Lymphbildung zustande brachte.

Wenn man die Hals- und Armnerven an einem Tier durchschneidet und die Gefäße des Armes also dem Einfluß des Nervensystems entzieht und dann das Halsmark reizt, infolgedessen sich die Gefäße überall im Körper, nur nicht im Arme kontrahieren, so wird natürlich die Blutzufuhr zum Arme und der Blutdruck in dessen Kapillaren in hohem Grade gesteigert. Dessenungeachtet wird die Menge der aus den Lymphgefäßen des Armes durch passive Bewegungen strömenden Lymphe nicht im geringsten erhöht, sondern sie nimmt ganz wie vorher allmählich ab (LUDWIG und PASCHUTIN). Dasselbe findet man auch bei der Unterkieferdrüse, wenn man nach Durchschneiden des Hals-sympathicus das Halsmark und die Chorda tympani an einem atropinisierten Tiere reizt: die hierdurch gewaltig vermehrte Blutzufuhr zu der Drüse ruft keine Spur eines Ödemes hervor (HEIDENHAIN).

Die Druckdifferenz zwischen Blut und Gewebsflüssigkeit kann also an sich nicht die Ursache der Lymphbildung darstellen.

Nachdem also die Unzulänglichkeit der Filtrationshypothese erwiesen war, blieb noch immer die Möglichkeit übrig, die Bildung der Gewebsflüssigkeit unter Bezugnahme auf osmotische Vorgänge zu erklären. Bei den zahlreichen Untersuchungen, welche in den letzten Jahren zu diesem Zwecke ausgeführt worden sind, hat man allerdings mehrere Erscheinungen beobachtet, welche dieser Annahme keine Schwierigkeit bereiten. Es sind indes andere Erscheinungen da, welche nicht so einfach erklärt werden können und daher zu der Hypothese geführt haben, daß bei der Bildung der Gewebsflüssigkeit nicht allein die Druckdifferenz und die osmotischen Vorgänge, sondern auch irgend welche spezifische, sekretorische Prozesse in der Kapillarwand maßgebend sind (HEIDENHAIN).

Von den Tatsachen, welche HEIDENHAIN zu dieser Auffassung führten, sind allerdings einige hinfällig geworden, andere sind aber bis jetzt noch nicht von rein physikalischem Gesichtspunkte aus einwurfsfrei erklärt. Ich werde die wichtigsten dieser Erscheinungen der Reihe nach kurz erörtern.

Wenn eine hypertonische Lösung von Kochsalz oder Zucker in die Blutgefäße eingespritzt wird, so tritt binnen kurzem aus der Gewebsflüssigkeit eine große Menge von Wasser in das Blut, während zu gleicher Zeit das Salz oder der Zucker schnell aus dem Blute verschwindet und der Lymphstrom in einem sehr hohen Grade, und zwar für eine lange Zeit verstärkt wird.

Diese Erscheinung könnte in der Weise gedeutet werden, daß die Gefäßwand für Zucker (bezw. Salz) weniger durchgängig als für Wasser ist: infolgedessen tritt Wasser in das Gefäßsystem hinüber, während Zucker davon heraustritt. Dieser Zucker zieht seinerseits Wasser aus den Geweben, was die Zunahme der Lymphmenge veranlaßt. Dieser Deutung werden aber Schwierigkeiten dadurch bereitet, daß hierbei nach HEIDENHAIN der Gehalt der Lymphe an Zucker über den des gleichzeitig aufgefangenen Gesamtblutes wie des Serums hinausgeht: der Austritt des Zuckers aus dem Blute könne daher nicht durch osmotische Prozesse erklärt werden und sei von einer aktiven Tätigkeit der Kapillarwand bedingt.

Demgegenüber hat aber COHNSTEIN bemerkt, daß es angesichts der langsamen Strömung der Lymphe nicht richtig ist, den Vergleich zwischen gleichzeitig aufgefangenen Blut- und Lymphproben anzustellen, sondern man darf, um eindeutige Resultate zu bekommen, nur die Konzentrationsmaxima des Blutes und der Lymphe untereinander vergleichen. Wenn diese Regel beobachtet wird, so liegt das Konzentrationsmaximum im Serum meistens höher als in der Lymphe, zuweilen findet aber auch das entgegengesetzte Verhalten statt. Dies sei nun, nach COHNSTEIN, davon bedingt, daß die Blutproben nicht unmittelbar nach Ende der Injektion entnommen sind. In diesem Falle ist es aber auch möglich, daß eine genügende Durchmischung des Blutes mit der injizierten Flüssigkeit noch nicht erfolgt ist. Dem sei nun, wie ihm wolle, die jetzt besprochenen Erscheinungen können aus rein physikalisch-chemischen Gesichtspunkte unzweideutig erklärt werden und stellen daher keinen entscheidenden Beweis für die Sekretionshypothese dar.

Auch die von HAMBURGER betonte Tatsache, daß die osmotische Spannung der unter normalen Verhältnissen aus den Lymphstämmen der Extremitäten strömenden Lymphe größer ist als die des Blutes in den entsprechenden Arterien, ist kein endgültiger Beweis, denn es läßt sich denken, daß die Lymphe den in ihr enthaltenen, aus den Geweben stammenden Zersetzungsprodukten diese größere Spannung verdankt (KORANYI).

Von größerer Bedeutung scheint folgende Tatsache zu sein. Es gibt eine ganze Menge von nicht kristalloiden Substanzen, welche, wenn sie in die Blutbahn injiziert werden, eine beträchtlich verstärkte Lymphbildung bewirken (HEIDENHAIN). Zu diesen gehören z. B. Kurare, Extrakte von Krebsmuskeln, Blutekeln, Anodontamuskeln und der Darmwand, verdünnte Lösungen von Eiereiweiß und Pepton, Nuklein und Stoffwechselprodukte von Bakterien, wässriges Extrakt aus Erdbeeren usw. Diese Steigerung der Lymphbildung hat fast ausschließlich in der Leber ihren Sitz, und dabei zeigt der Druck in den Leberkapillaren nur eine vorübergehende Zunahme. Die Ursache der vermehrten Lymphbildung kann daher nicht in einer Art von Filtration gesucht werden; auch können osmotische Vorgänge hierbei keine Rolle spielen, da die Menge der injizierten Substanzen immer nur eine geringe war. Es liegt daher vorläufig am nächsten, den Vorgang als einen sekretorischen Prozeß aufzufassen, wenn man sich nicht mit STARLING vorstellt, daß die Leberkapillaren durch die genannten Substanzen beschädigt werden und dabei eine größere Durchlässigkeit bekommen, was aber noch nicht erwiesen ist.

Bei der Tätigkeit der drüsigen Organe wenigstens nimmt gleichzeitig mit der Sekretion auch die Lymphströmung in den entsprechenden Lymphgefäßen zu. Die Reizung der sekretorischen Nerven der Speicheldrüsen vermehrt also auch die Lymphmenge in den Halslymphstämmen; bei intravenöser Injektion von Natriumtaurocholat wird Galle reichlich sezerniert und der Lymphstrom in den Lymphgefäßen der Leber schwillt

an; dasselbe ist der Fall, wenn daselbst die Harnstoffbildung durch Einspritzung von Ammoniumtartrat in die Höhe getrieben wird; hierher gehört wahrscheinlich auch die Zunahme der im Ductus thoracicus strömenden Lymphmenge während der Eiweißverdauung.

Bei diesen Vorgängen wäre nach ASHER und BARBERA die Tätigkeit der Drüsenzellen die primäre Erscheinung und die gesteigerte Bildung von Gewebsflüssigkeit würde nur eine sekundäre darstellen. Daß eine sezernierende Drüse um so mehr Wasser usw. aus dem Blute bekommen muß, je lebhafter ihre Absonderung ist, ist ja ohne weiteres klar. Auch läßt es sich leicht verstehen, daß von diesem Wasser ein gewisser Teil durch die Lymphgefäße wegströmt, es fragt sich nur, welche Kräfte diesen vermehrten Flüssigkeitsaustritt bewirken.

Man könnte hier wiederum an eine aktive Beteiligung des Kapillarendothels denken; indes ist ja die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß die osmotische Spannung der Gewebsflüssigkeit infolge der stattfindenden Sekretion in der Art verändert werden würde, daß immer neue Flüssigkeitsmengen durch rein osmotische Prozesse aus den Kapillaren hinaustreten würden. — Eine bestimmte Entscheidung zwischen diesen beiden Deutungen ist aber, wegen Mangel an genauen quantitativen Bestimmungen über den osmotischen Druck der Gewebsflüssigkeit und dessen Veränderungen während der Absonderung, zur Zeit nicht möglich.

Es treten aber nicht allein Wasser, sondern auch Salze und organische Nahrungstoffe aus dem Blute in die Gewebsflüssigkeit über. Auch hier begegnet die theoretische Deutung der Erscheinungen gewissen Schwierigkeiten. Die verschiedenen Organe des Körpers haben einen hinsichtlich des Umfanges und der Art sehr verschiedenen Stoffwechsel, sie brauchen verschiedene Substanzen in einer sehr verschiedenen Menge. Eine milchende Kuh z. B. sondert täglich aus ihren Milchdrüsen 25 l Milch mit etwa 42.5 g Kalk aus; aus den Kapillaren der Milchdrüsen tritt also der Kalk in einer viel größeren Menge als aus allen anderen Kapillargebieten des Tieres aus.

Dasselbe gilt hinsichtlich der Jodverbindungen von der Schilddrüse, welche das nur in ungeheuer geringen Mengen im Körper vorkommende Jod (das Blut des Hundes enthält nach GLEY und BOURCET 0.01—0.11 mg Jod pro Liter) in einer an Jod sehr reichen Verbindung aufspeichert (BAUMANN).

Die verschiedenen Organe müssen daher ein spezifisches Selektionsvermögen besitzen, kraft dessen sie die für ihre Tätigkeit notwendigen Bestandteile aus dem Blute anziehen. Da aber die Drüsenzellen nicht an den Kapillarzellen festgewachsen, sondern von ihnen durch Lymphspalten getrennt sind, können diese die Auswahl nicht selbst treffen, sondern müssen es den Kapillarzellen überlassen, dies zu tun — was natürlich eine aktive Tätigkeit der Kapillarwand voraussetzt.

Dem gegenüber hat COHNSTEIN die Vorstellung entwickelt, daß die Gewebsflüssigkeit, je nachdem die Parenchymzellen aus ihr einen gewissen Bestandteil weggenommen haben, durch einen Diffusionsprozeß Ersatz aus dem Blut bekomme. Damit diese Vorstellung als genügend aufgefaßt werden soll, muß es sich indes nachweisen lassen, daß die Verteilung der einzelnen Stoffe in der Gewebsflüssigkeit verschiedener Organe die gleiche ist, daß also z. B. das Jod in der Gewebsflüssigkeit aller Organe mindestens ebenso reichlich als in der der Schilddrüse vorkommt. Nur wenn ein solcher Beweis geliefert worden ist, kann man die Annahme einer aktiven Tätigkeit der Kapillarwand bei der Abgabe der betreffenden Stoffe als definitiv widerlegt erachten.

Über den Austritt des Eiweißes und der Fette in die Gewebsflüssigkeit können wir zur Zeit nichts Bestimmtes sagen. Gegen eine einfache Filtration, wie sie vielfach noch angenommen wird, spricht das, was wir sonst über die Filtration wissen, meines Erachtens ganz entschieden.

Endlich scheint folgende von mehreren Nervenärzten beobachtete Tatsache, wenn sie richtig ist, einen Beweis für die Sekretionshypothese zu bilden. An hypnotisierten Menschen kann man unter Umständen eine Blase, d. h. einen beträchtlichen lokalen

Flüssigkeitsaustritt suggerieren, wenn man z. B. eine gewöhnliche Briefmarke auf die Haut klebt und der Versuchsperson bestimmt versichert, man habe ihr ein Vesicatorium administriert. Die sonst zur Erklärung des Flüssigkeitsaustrittes aus dem Blut herbeigezogenen Umstände lassen uns hier ganz und gar im Stich. — Übrigens hat HEIDENHAIN bei Reizung des N. lingualis einige Zeit nach Durchschneidung des N. hypoglossus an der Zunge Erscheinungen beobachtet, welche deutlich für einen durch Nervenreizung hervorgerufenen Flüssigkeitsaustritt sprechen, obgleich allerdings die Sache noch nicht vollständig klar vorliegt.

Als Facit der vorliegenden Erfahrungen dürfte also hervorgehen, daß rein physikalische Triebkräfte, wie Differenzen des Druckes und der osmotischen Spannung, nicht allein für sich genügen, um alle die bei der Bildung der Gewebsflüssigkeit stattfindenden Erscheinungen zu deuten. Zur Zeit müssen wir uns also vorstellen, daß die lebendige Kapillarwand durch irgend einen sekretorischen Prozeß bei der Bildung der Gewebsflüssigkeit beteiligt ist. Daß die rein physikalischen Faktoren hier mitwirken können, ist dadurch nicht ausgeschlossen, obwohl es uns noch nicht möglich ist zu unterscheiden, welche Rolle denselben und welche der aktiven Tätigkeit der Kapillarzellen zukommt.

Wenn diese Auffassung richtig ist, so folgt daraus, daß die Kapillarwand durch die verschiedensten Substanzen, darunter auch solche, die sich bei ganz normaler Zusammensetzung des Blutes in diesem befinden, zur Tätigkeit veranlaßt werden kann, sowie auch, daß die Kapillaren in verschiedenen Organen in gewissen Beziehungen verschieden sind. Im allgemeinen leisten sie dem Austritt von Wasser und anderen Stoffen einen gewissen Widerstand, welcher nach dem Tode oder nach gewissen Eingriffen, z. B. venöser Stauung, Vergiftung mit Chloroform, Chloral und Äther (MAGNUS) mehr oder weniger herabgesetzt wird. HAMBURGER scheint sogar anzunehmen, daß der gesteigerte Flüssigkeitsaustritt bei venöser Stauung durch die reizende Einwirkung von den in größerer Menge angehäuften lymphtreibenden Stoffen verursacht sei. In diesem Zusammenhang sei noch folgende von HAMBURGER beobachtete Erscheinung erwähnt. Wenn ein Pferd mit ruhendem Kopfe seine Extremitäten bewegt, so schwillt der Lymphstrom im Halslymphstamm beträchtlich an. Hier liegt wahrscheinlich eine durch gewisse in den arbeitenden Muskeln gebildete und dem Blute abgegebene Produkte ausgeübte Reizung der Gefäßwand vor.

Gegen die hier in erste Linie gestellte Anschauung könnte man einwenden wollen, daß die Kapillarwand so dünn ist, daß sie doch eine ausgiebige Filtration gestatten müßte, und daß also diese eine viel größere Rolle spielen dürfte, als hier angenommen worden ist. Es zeigt sich aber, daß andere lebendige tierische Membranen, wenn sie nur unversehrt sind, keine Filtration erlauben. Dies ist z. B. mit der Froschlunge und der Membrana Descemeti des Auges (LEBER) der Fall. Wenn sie getötet werden, filtrieren sie sehr gut; im lebendigen Zustande lassen sie aber keinen Tropfen einer indifferenten Flüssigkeit hindurch. Auch die geringe Größe der Kapillarzellen spricht nicht gegen die Annahme, daß sie eine kräftige sekretorische Tätigkeit entfalten können. Sie leben ja mitten in dem Blute und brauchen also keine Reservevorräte in sich aufzunehmen.

§ 4. Die Lymphdrüsen.

Über die Verrichtungen der Lymphdrüsen sind unsere Kenntnisse zur Zeit sehr gering. Nach dem, was uns sonst über die Leukocyten bekannt ist, läßt es sich denken, daß sie die in der durchströmenden Flüssigkeit enthaltenen Stoffe in irgend

einer Weise verändern, sowie daß sie schädliche Substanzen in einem gewissen Grade wenigstens zurückhalten und also ihren Übergang in den Kreislauf hindern, wie vor allem aus der Anschwellung der Lymphdrüsen bei verschiedenen pathologischen Prozessen hervorgeht.

Wenn die zu- und abführenden Lymphgefäße einer Lymphdrüse gebunden werden, die Blutgefäße aber offen sind, so vergehen die Leukocyten in der Drüse (KOEPE). Daraus scheint zu folgen, daß die Lymphe einen Reiz für die Lymphdrüse bildet, welchen diese mit der Bildung von Leukocyten beantwortet (ASHER und BARBÈRA).

§ 5. Anhang. Die Resorption aus den serösen Räumen.

Aus der Gewebsflüssigkeit treten nicht allein Wasser, sondern auch darin gelöste Stoffe in die Blutgefäße hinein, wie daraus hervorgeht, daß subkutan, ohne jede Verletzung der Blutgefäße eingespritzte Lösungen an einer Extremität, welche nur durch ihre Blutgefäße mit dem übrigen Körper im Zusammenhang steht, dennoch resorbiert werden (MAGENDIE).

Betreffend die Resorption von Flüssigkeiten aus den serösen Höhlen der Peritoneal-, Pericardial- und Pleurahöhle, hat sich unter anderem folgendes herausgestellt.

Seröse sowohl als nicht-seröse Flüssigkeiten, gleichviel von welcher Herkunft, werden aus diesen Höhlen resorbiert. Ist die eingeführte Flüssigkeit mit dem Blutplasma des Versuchstieres isotonisch, so bleibt sie es während der ganzen Resorptionsdauer. Ist sie es nicht, so wird sie es während des Resorptionsprozesses und bleibt es, bis die Resorption vollendet ist. Wenn eine hypertonische Lösung, z. B. eine 2proz. NaCl-Lösung, eingespritzt wird, so wird während des Resorptionsprozesses die osmotische Spannung der intraperitonealen Flüssigkeit, der osmotischen Spannung des Blutplasmas entsprechend, die einer 0.92proz. NaCl-Lösung; wenn man dagegen eine hypotonische Lösung, z. B. eine 0.5proz. NaCl-Lösung injiziert, so nimmt während des Resorptionsprozesses die osmotische Spannung der intraperitonealen Flüssigkeit zu, bis sie die Spannung des Blutplasmas erreicht; in allen beiden Fällen bleibt sie bei diesem Wert, bis die Resorption vollendet ist.

Diese Veränderungen der osmotischen Spannung der injizierten Flüssigkeit hängen unzweifelhaft von osmotischen Vorgängen zwischen derselben und dem Blutplasma ab. Die Schwierigkeit liegt aber in der Erklärung der Resorption von Lösungen, welche dem Blutplasma gegenüber isotonisch sind oder es während ihres Aufenthaltes in der betreffenden serösen Höhle werden.

Man könnte sich denken, daß ihre Resorption durch die Lymphspalten erfolge. Was speziell die Pleurahöhle betrifft, so werden die dünnen Häute der oberflächlichsten Lymphgefäßnetze bei der Inspiration entfaltet, und der Pleurainhalt kann durch die grobporöse Haut der Lymphgefäße eindringen und sich aus den oberflächlichen in die tieferen Röhren begeben, sofern auch diese auseinander gezogen werden. Wenn nun die Pleura bei der Expiration wieder zusammenfällt, so wird der Inhalt der tieferen Netze in die größeren Lymphstämme übertreten, weil die anatomischen Anordnungen den Rücktritt gegen die Pleurahöhle nicht erlauben (DYBKOWSKI). Ähnliche Einrichtungen finden sich wohl auch bei den übrigen serösen Höhlen.

Die Resorption von Lösungen aus der Bauch- und Brusthöhle findet aber nicht allein durch die Lymphgefäße, sondern auch durch die Blutgefäße statt, und zwar scheinen diese hier sogar die Hauptrolle zu spielen.

Da nun auch isotonische Flüssigkeiten, wie man annimmt, durch die Blutgefäße resorbiert werden, würde man geneigt sein, hier, gleichwie bei der Absorption aus dem Darm, an eine spezifische Lebenstätigkeit der Endothelzellen zu denken. Gegen eine derartige Annahme spricht aber der Umstand, daß die Resorption trotz energischer

Schädigung des Bauchfelles oder der Pleurae, sowie auch an toten Tieren in etwa demselben Maße wie beim unversehrten Tier stattfindet.

Die Resorption isotonischer Lösungen hat also nicht eine aktive Zellentätigkeit nötig, obgleich eine solche damit nicht ausgeschlossen ist. Zur Erklärung derselben wird nebst der Diffusion und der wasseranziehenden Kraft des Eiweißes (vgl. S. 186) ganz besonders die Imbibition herbeigezogen. Alle Gewebe, lebendige wie tote, haben das Vermögen, mehr Flüssigkeit in sich aufzunehmen, und zwar kann diese Aufnahme teils eine molekulare Imbibition, d. h. Aufsaugung von Flüssigkeiten in homogenen Massen, teils eine kapillare sein, d. h. Aufsaugung von Flüssigkeiten in die Poren poröser Massen. HAMBURGER stellt sich nun vor, daß durch Imbibition der ersten Art Flüssigkeit in die homogene Kittsubstanz des Peritonealendothels aufgesogen werde; durch denselben Prozeß befördere das subendotheliale Bindegewebe die Flüssigkeit weiter, und endlich helfen die Blutkapillaren sowohl mittels molekularer Imbibition (Aufnahme in die Kittsubstanz des Kapillarendothels), wie mittels kapillarer Imbibition (Aufnahme in das Lumen der feinsten Blutgefäße) die Aufsaugung aus der Bauchhöhle zu vollenden.

Indessen ist die Imbibitionsfähigkeit der Gewebe beschränkt, und ein bestimmtes Gewebavolumen kann nur ein beschränktes Flüssigkeitsquantum aufnehmen. Nach einiger Zeit würde eine maximale Quellung erreicht sein und fortbestehen bleiben, wenn nicht die in die Blutkapillaren aufgenommene Flüssigkeit durch den Blutstrom fortwährend fortgeführt und immer wieder durch neue ersetzt würde. In der Tat befördert die Durchspülung der Blutgefäße eines toten Tieres mit frischem Serum die Resorption sehr wesentlich.

Während ihres Aufenthaltes in der serösen Höhle wechselt die eingespritzte Flüssigkeit Bestandteile mit dem Blutplasma aus; man findet z. B. nach Injektion einer mit dem Blutplasma isotonischen Na_2SO_4 -Lösung eine bedeutende Menge NaCl, sowie Natriumphosphat und Eiweiß in der isotonisch bleibenden intraperitonealen Flüssigkeit.

Aus den serösen Höhlen werden nicht allein Lösungen, sondern auch feste Körperchen, wie Milchkugeln, Karminkörnchen usw. resorbiert, und zwar nur durch die Lymphgefäße, wahrscheinlich vermöge des oben beschriebenen Mechanismus. Auch an einem toten Tiere kann man durch künstliche Nachahmung der Atembewegungen eine gleiche Resorption erzielen. Es ist nicht unmöglich, daß bei der erfahrungsgemäß verhältnismäßig langsam erfolgenden Resorption seröser (kolloider) Flüssigkeiten die Lymphgefäße in einem hervorragenden Grade beteiligt sind.

Auch die Leukocyten spielen bei der Resorption fester Partikelchen aus den serösen Höhlen eine nicht zu unterschätzende Rolle, indem sie diese Partikelchen fressen und sie durch ihre Bewegungen aus den Höhlen fortführen.

Was von den serösen Höhlen gesagt ist, gilt der Hauptsache nach auch von der Resorption aus anderen Lymphräumen.

Wir dürfen uns aber nicht vorstellen, daß die hier besprochenen Mechanismen überall und ausschließlich tätig sind, denn z. B. bei der Absorption von Flüssigkeiten durch die Froshhaut scheint es ziemlich sicher zu sein, daß die Epidermiszellen aktiv mitwirken, indem sie Flüssigkeit von außen aufnehmen und nach innen abgeben, wie daraus hervorgeht, daß die überlebende Froshhaut, wenn sie auf beiden Seiten von einer gleich starken NaCl-Lösung umgeben ist, die Flüssigkeit von ihrer äußeren Seite zu der inneren treibt — eine Erscheinung, die bei der toten Froshhaut nicht beobachtet wird (REID). Etwas ganz Entsprechendes haben wir betreffend den Darm der Säugetiere schon kennen gelernt (vgl. S. 366).

ELFTES KAPITEL.

Die Wechselwirkungen der Organe im Tierkörper.

Ogleich die einzelnen Organe, ja, die einzelnen Elementarorganismen auch bei den Metazoen zu einem gewissen Grade ihr selbständiges Leben führen, stehen sie doch vielfach in Abhängigkeit voneinander, und nur so kann aus der Tätigkeit der unzähligen kleinsten Teile die des Gesamtkörpers resultieren.

Diese Abhängigkeit der einzelnen Körperteile voneinander wird in erster Linie durch das Nervensystem bewirkt. Es kommen aber bei den einzelnen Organen noch vielfache, vom Nervensystem mehr oder minder unabhängige, gegenseitige Einwirkungen vor, welche für die Leistungen des Körpers eine sehr große Bedeutung haben und bei der Regulation seiner Verrichtungen wesentlich beteiligt sind. Hierher gehören teils die durch Veränderungen der Zellen oder der Gewebsflüssigkeit bewirkten osmotischen Vorgänge, teils der Einfluß, welchen verschiedene Organe durch die in ihnen gebildeten und den Körperflüssigkeiten abgegebenen Produkte aufeinander ausüben.

§ 1. Die osmotischen Erscheinungen.

Alle Zellen des Körpers sind — wengleich einzelne nur in einer Richtung — für Wasser durchgängig. Wenn im Körper weder eine Zufuhr noch eine Abgabe von Salzen stattfände, so würde nach einer gewissen Zeit durch Wasseraufnahme oder -Abgabe nicht nur in allen Zellen derselbe osmotische Druck herrschen, sondern es würden auch alle freien Flüssigkeiten im Körper eben diesen Druck haben. Überall würde zwischen Zellflüssigkeit und der die Zelle umspülenden Flüssigkeit ein Gleichgewichtszustand bestehen, nachdem der Austausch zwischen Wasser und event. Salzteilchen beendet worden ist.

Dieser Zustand absoluten Gleichgewichts des osmotischen Druckes innerhalb des ganzen Organismus hört aber, und zwar für das ganze System sofort auf, wenn an einer Stelle der osmotische Druck sich ändert, indem neue Moleküle in Lösung gehen oder aus der Lösung ausfallen. Wenn der osmotische Druck in der Zelle infolge einer Zunahme der gelösten Moleküle erhöht wird, so können folgende Erscheinungen hervortreten: 1) wenn die Zellwände vollkommen durchlässig sind für die Salz-moleküle, so werden diese, in ihrem Bestreben sich auszudehnen, aus der Zelle in deren Umgebung wandern, sich also vom Orte höherer Konzentration nach solchen niedrigerer begeben, bis allenthalben wieder Gleichgewicht herrscht; 2) wenn die Zellwand für die Moleküle undurchgängig ist, dann werden sie, um sich auszudehnen, auf die Wand einen Druck ausüben, und Wasser wird aus der Umgebung in die Zelle dringen. Dadurch wird die Flüssigkeit in unmittelbarer Nähe der Zelle konzentrierter und wirkt nun in gleicher

Weise wieder wasseranziehend auf ihre Umgebung, und so entsteht eine Bewegung des Wassers, die sich weiter fortpflanzt, bis die Druckunterschiede so klein geworden sind, daß die Bewegung erlischt. Noch ist ein dritter Fall denkbar, nämlich der, daß die Zellwand für die Salzmoleküle nicht absolut, sondern nur unvollkommen durchgängig ist: dann wird gleichzeitig eine Auswanderung von Salzmolekülen aus der Zelle und ein Einströmen von Wasser stattfinden.

Für den einfachsten Fall, für die einzelne Zelle, hat demnach eine Änderung des osmotischen Druckes ihres Inhaltes eine Bewegung zur Folge. Für einen Zellenkomplex werden sich nun die Ströme der einzelnen Zellen summieren, wenn sie gleichsinnig verlaufen, sie werden sich gegenseitig schwächen oder aufheben, wenn sie in entgegengesetztem Sinne einwirken. Demnach müssen wir uns den ganzen Organismus von unzähligen Strömen und Gegenströmen durchsetzt denken, die sich in unzähligen Variationen verstärken oder aufheben. Ein Augenblick vollkommenen Gleichgewichts wird während des Lebens niemals eintreten können, aber jederzeit herrscht im Körper das Bestreben, dieses Gleichgewicht zu erreichen. So können wir von vornherein wohl erwarten, was auch durch die Erfahrung vielfach bestätigt wird, daß der osmotische Druck verschiedener Körperflüssigkeiten zwar annähernd der gleiche, aber doch keinesfalls vollkommen der gleiche ist; desgleichen wird auch der osmotische Druck derselben Körperflüssigkeit nicht immer der gleiche sein, aber doch auch nur in engen Grenzen schwanken (KOEPE).

§ 2. Die durch die Stoffwechselprodukte vermittelten Einwirkungen der Organe aufeinander.

a. Allgemeines.

Durch ihre Stoffwechselprodukte wirken die Organe vielfach aufeinander ein, indem jene mit dem Blut zu den verschiedensten Körperteilen geführt werden und in der einen oder anderen Richtung die Tätigkeit der Organe beeinflussen.

In dieser Hinsicht ist vor allem die sogen. automatische Reizung zu nennen, welche wesentlich durch die Zersetzungsprodukte der Organe auf verschiedene Teile des zentralen Nervensystems ausgeübt wird und für die Regulation der Vorgänge im Körper eine so durchgreifende Bedeutung hat (vgl. S. 61 sowie Kap. XXII).

Wenn durch die Tätigkeit des Verdauungsapparates Eiweiß in vermehrter Menge dem Blute zugeführt wird und infolgedessen die Eiweißzersetzung im Körper ansteigt, so dürfte wohl aller Wahrscheinlichkeit nach diese Steigerung der Eiweißzersetzung von dem direkten Einfluß des Eiweißes und dessen Digestionsprodukte auf die Organe bedingt sein; d. h. die Tätigkeit des Verdauungsapparates hat ohne Mitwirkung des Nervensystems eine Zunahme der Zersetzungen im Körper zuwegegebracht (vgl. S. 114).

Verschiedene Zersetzungsprodukte des Eiweißes, welche sich in verschiedenen Körperteilen bilden, werden mit dem Blut in die Leber geführt und dort zu Harnstoff verwandelt (vgl. Kap. XII).

Bei stärkerer Zersetzung von Eiweiß bildet sich Harnstoff in größerer Menge, und die Nieren kommen dadurch in stärkere Tätigkeit, was nach unseren jetzigen Kenntnissen wesentlich von einer durch den Harnstoff bewirkten Reizung der Nieren bedingt ist (vgl. Kap. XIII).

Nicht allein durch die beim Stoffwechsel gebildeten Zersetzungsprodukte kann das eine Organ auf das andere einwirken.

Es kommt auch vor, daß, wahrscheinlich durch synthetische Prozesse, in einem Organ Substanzen gebildet werden, die wenigstens keine wirklichen Zersetzungsprodukte darstellen, in das Blut hineinkommen und für die Leistungen des Körpers von hervorragender Bedeutung sind. Solche Substanzen, deren chemische Beschaffenheit uns zum größten Teil gar nicht bekannt ist, werden von den Hoden und den Eierstöcken, der Schilddrüse, der Bauchspeicheldrüse und den Nebennieren, wahrscheinlich auch von dem Hirnanhang und den Nieren gebildet, und es ist sehr möglich, daß auch andere und vielleicht alle Organe eine derartige sogen. innere Sekretion (BROWN-SÉQUARD) haben.

Streng genommen gehören hierher auch die in verschiedenen Organen gebildeten Enzyme. Da indes ihre Bedeutung für die Vorgänge im Körper noch lange nicht festgestellt ist, werde ich sie hier nicht berücksichtigen, sondern verweise auf das schon früher (S. 44) Ausgeführte.

Bei den einschlägigen Untersuchungen hat man sich vielfach damit begnügt, das in der einen oder anderen Weise bereitete Organextrakt hinsichtlich seiner Wirkungen auf den Körper zu prüfen. Indes bietet diese Versuchsweise an und für sich keine sicheren Garantien dafür, daß die im Extrakte enthaltenen wirksamen Bestandteile nicht Produkte postmortaler Veränderungen darstellen, und also für die Vorgänge im Körper keine reale Bedeutung haben. Um das Vorhandensein einer inneren Sekretion wirklich festzustellen, muß man daher nachweisen, daß das aus dem Organe strömende Venenblut einen spezifischen Einfluß auf die Körperverrichtungen ausübt, oder auch, daß die Exstirpation des Organs Störungen hervorruft, welche nicht von Nebenverletzungen bedingt sind und eventuell bei Transplantation des Organes oder Darreichung des Organextraktes zurückgehen.

b. Die Hoden.

Schon längst weiß man, daß Tiere und Menschen nach Kastration eine Reihe von Störungen darbieten. Ein Stier, der kastriert wird, büßt seine ungestüme Kraft zum größten Teil ein und wird ein verhältnismäßig sanftes und ruhiges Tier. Wenn ein Knabe kastriert wird, wechselt er nicht, wie es sonst der Fall ist, zur Zeit der Geschlechtsreife seine Stimme, sondern diese behält vielmehr die hohe Lage der kindlichen Stimme; seine Kraft und Ausdauer sind nicht die eines erwachsenen Mannes, seine Muskeln sind in der Regel schlaff, und statt dessen zeigt der Körper nicht selten ein gedunsenes Aussehen und eine große Fettleibigkeit. Auch nimmt der Umfang des Sauerstoffverbrauches nach Kastration ab.

Abgesehen von ihren Geschlechtsfunktionen, welche zur Brunstzeit gewaltige körperliche und geistige Erscheinungen hervorrufen, üben die Hoden also auch sonst eine sehr bedeutungsvolle Einwirkung auf den Gesamtkörper aus.

Man könnte sich denken, daß dieser Einfluß in irgend welcher Art durch die zentripetalen Nerven der Hoden vermittelt würde. Auch wenn dies der Fall wäre — worüber uns zur Zeit nichts bekannt ist — so kommen indes noch andere Umstände hinzu. Wenn an einem sehr jungen Hahn die beiden Hoden weggenommen und Stückerhen derselben in die Bauchhöhle verpflanzt werden, so treten die sonst nach der Kastration ausbleibenden sekundären Geschlechtsmerkmale dennoch in wesentlichem Grade

zum Vorschein. Da die Hoden hier von ihren nervösen Verbindungen vollständig gelöst waren, kann ihr Einfluß nur aus dem Gesichtspunkte einer inneren Sekretion erklärt werden (FOGES).

Die hierbei abgegebenen Verbindungen stellen wahrscheinlich die wirksamen Bestandteile des mit Glycerin bereiteten Hodenextraktes dar, welches nach BROWN-SÉQUARD bei subkutaner Einspritzung den Tonus und die Leistungsfähigkeit des neuro-muskularen Apparates steigern und auf den körperlichen Zustand im allgemeinen günstig einwirken soll.

Auf Grund der Empfehlung BROWN-SÉQUARDS hat das Hodenextrakt eine sehr verbreitete Anwendung bei der Behandlung verschiedener Schwächezustände gefunden. Allerdings wurde vielfach angenommen, daß die nicht zu leugnenden günstigen Wirkungen von einer Suggestion abhängig seien, denn bekanntlich kommt es außerordentlich oft vor, daß ein an und für sich ganz unwirksames Mittel eine sehr ausgesprochene Verbesserung, ja Heilung allerlei nervöser Beschwerden hervorbringt, wenn nur die betreffenden Kranken davon überzeugt sind, daß sie durch das betreffende Mittel geheilt werden. Durch meines Erachtens völlig einwandfreie Versuche hat es sich indes herausgestellt, daß das betreffende Extrakt in großem Maße die Wirkung der Muskelübung befördert, indem es teils die Leistungsfähigkeit des neuro-muskularen Apparates steigert, teils die Ermüdbarkeit vermindert, teils endlich die Erholbarkeit erhöht. Diese Wirkung dauert noch lange Zeit nach Abschluß der Übungen und Injektionen an und nimmt nur ganz allmählich ab (PREGL und ZOTH). — Auch auf das vom Körper isolierte, blutdurchströmte Herz übt das Testikelextrakt eine deutliche, kräftigende Einwirkung aus (HEDBOM).

In welcher Weise das Extrakt diese Wirkung ausübt, darüber können wir nichts Bestimmtes sagen, es läßt sich zur Zeit sogar nicht feststellen, auf welche Teile des zum Zustandekommen einer willkürlichen Muskelbewegung notwendigen komplizierten Systemes seine Wirkung sich erstreckt, obgleich es nicht unwahrscheinlich ist, daß es in erster Linie das zentrale Nervensystem beeinflusst.

Die wirksame Substanz des Extraktes ist noch nicht isoliert dargestellt worden und ist nur in Lösung bekannt. Der direkte Einfluß der geformten Bestandteile der Hoden ist dadurch ausgeschlossen, daß das Extrakt durch Porzellan filtriert wird. — Beim langsamen Eintrocknen der Samenflüssigkeit treten Krystalle auf, welche eine Verbindung von Phosphorsäure mit einer Base, C_2H_5N , dem Spermin, darstellen. Dieselbe Base ist auch bei in Alkohol aufbewahrten anatomischen Präparaten, in eingetrocknetem Hühnereiweiß usw. beobachtet worden. Man hat ihr eine tonisierende Wirkung zugeschrieben. Es scheint jedoch, daß diese Base nicht die wirkende Ursache des Hodenextraktes darstellt.

c. Die Eierstöcke.

Gleichwie die Entfernung der Hoden am männlichen Organismus weitgreifende Veränderungen hervorruft, bedingt auch der Ausfall der Ovarialfunktion, sei es bei eingetretenem Climacterium oder nach künstlicher Entfernung der Eierstöcke, eine Reihe von Störungen, welche sich durch die sog. „Wallungen“, durch Schweiße, Schwindelanfälle usw. dokumentieren und nicht allein von der Aufhebung der Geschlechtstätigkeit bedingt sein können. Da der aus seinen nervösen Verbindungen vollkommen gelöste und auf irgend eine Stelle des Körpers verpflanzte Eierstock die sonst eintretende Atrophie der übrigen Geschlechtsorgane inkl. der Brustdrüse verhindert sowie dem Ausbleiben der Menstruation vorbeugt (HALBAN), ist es ersichtlich, daß der betreffende Einfluß nicht ausschließlich von den nervösen

Verbindungen des Organs bedingt sein kann, sondern daß auch hier eine innere Sekretion vorliegt, dessen Wegfallen die erwähnten Störungen verursacht.

Von den Frauenärzten wird vielfach angegeben, daß die Kastration bei der Frau ganz wie beim Manne in zahlreichen Fällen eine mehr oder minder ausgeprägte Fettleibigkeit zur Folge hat, welche ihrerseits andeutet, daß der Umfang des Stoffwechsels nach der Operation abnimmt. Dieser Schluß wird durch eine an hungernden Hunden von LOEWY und RICHTER ausgeführte Versuchsreihe bestätigt. Nach Entfernung der Eierstöcke wurde der Sauerstoffverbrauch im Mittel um 12 Proz. herabgesetzt, während andererseits das Füttern der kastrierten weiblichen Tiere mit Ovarialschub den Stoffwechsel wieder in die Höhe trieb, und zwar konnte dieser weit über das ursprüngliche Maß ansteigen.

An normalen, nicht kastrierten (weiblichen oder männlichen) Tieren hat die Ovarialschub keinen Einfluß auf den Stoffwechsel; auf kastrierte männliche Tiere ist aber ihre Wirkung eine außerordentlich intensive.

In welcher Weise die Ovarialschub den Stoffwechsel erhöht, ob dieser wegen eines stärkeren Muskeltonus, bezw. -Tätigkeit oder in einer anderen Weise zunimmt, darüber läßt sich zur Zeit nichts sagen. Jedenfalls scheint die Eiweißzersetzung unter dem Einfluß der Ovarialschub keine Veränderungen zu erfahren.

d. Die Schilddrüse.

Unsere näheren Kenntnisse von der physiologischen Aufgabe der Schilddrüse datieren sich eigentlich von 1882, als J. L. REVERDIN die Aufmerksamkeit auf die schweren Störungen lenkte, welche sich nach totaler Exstirpation der Drüse wegen Kropf beim Menschen einstellen. Kurz nachher wiesen KOCHER und REVERDIN auf die große Ähnlichkeit dieser Störungen mit dem merkwürdigen Symptomenkomplex hin, welcher zuerst von GULL (1873) beschrieben und von ORD mit dem Namen Myxödem bezeichnet worden war.

Die Mitteilung REVERDINS veranlaßte SCHIFF, aufs neue seine schon 1856 ausgeführten, aber unbeachtet gebliebenen Versuche über die Schilddrüsenexstirpation beim Hunde wieder aufzunehmen. Unter 60 von ihm operierten Hunden starben innerhalb 4 Wochen 59. Von nun an begann eine rege Tätigkeit, die physiologische Aufgabe der Schilddrüse klarzustellen, und sämtliche Beobachter kamen zu einem und demselben Resultat, daß nämlich die Ausschaltung der Thyreoidea beim Hunde in der Regel innerhalb einiger Tage oder Wochen zum Tode führt, daß sie beim Menschen sehr erhebliche Nahrungsstörungen verursacht, sowie daß jüngere Individuen nach dieser Operation schneller als ältere zugrunde gehen.

Von den hierbei auftretenden Störungen, welche im folgenden näher besprochen werden sollen, hat man einige Zeit angenommen, daß sie nur von Nebenwirkungen bei der Operation bedingt wären. Dies ist aber entschieden unrichtig. Man kann die ganze Operation auf die grösste Weise ausführen, und das Tier zeigt keins der charakteristischen Symptome, wenn man es nur unterläßt, die herausgeschälte Drüse zu entfernen (FANO). Sogar

wenn nur ein Teil der Drüse zurückgelassen wird, treten die Krankheitserscheinungen nicht auf, und es zeigt sich eine aus den zurückgebliebenen Resten hervorgehende Hypertrophie. Auch der Symptomenkomplex des Myxödems beim Menschen spricht gegen die betreffende Auffassung. Endlich wird die Unzulänglichkeit derselben dadurch nachgewiesen, daß die intra-peritoneale Transplantation der Schilddrüse vor den Folgen der Thyreoidektomie so lange schützt, als sich die überpflanzte Drüse in funktioneller Aktivität befindet (v. EISELSBERG); wenn sie aber atrophiert, so treten die gewöhnlichen Krankheitserscheinungen ein.

Auch bei subkutaner Einspritzung von Schilddrüsenextrakt wie durch Verabreichung von Thyreoideapräparaten per os (HOWITZ) hat man dieselbe

A

B



Figur 134. Myxödematöse Frau, nach J. A. Andersson. A, vor der Behandlung; B, 7 Monate später.

günstige Einwirkung erzielt, d. h. man kann die schädliche Wirkung der Thyreoideausschaltung durch künstliche Einführung von Schilddrüsen-substanz in den Körper vermeiden.

Es ereignet sich ausnahmsweise, daß ein Hund nach Exstirpation der Schilddrüse von dem betreffenden Symptomenkomplex nicht befallen wird. In diesem Falle finden sich aller Wahrscheinlichkeit nach accessorische Schilddrüsen vor, welche die Aufgabe der ausgeschalteten Hauptdrüse übernommen haben.

Die nach Ausschaltung der Thyreoidea auftretenden Störungen betreffen die verschiedensten Organsysteme des Körpers. Ich werde sie jetzt unter besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse beim Menschen kurz zusammenstellen.

Wegen einer Vermehrung des Mucins im subkutanen Bindegewebe wird die Haut, insbesondere am Kopf und Gesicht teigig geschwollen (Fig. 134 A). In späteren

Stadien der Erkrankung nimmt das Mucin wieder ab, und statt dessen erscheinen neben Abmagerung Veränderungen in den Bindegewebsfasern. Ferner hört die Hautsekretion auf, und infolgedessen wird die Haut hart, rauh und trocken; die Haare verändern ihre Beschaffenheit und fallen aus; die sichtbaren Schleimhäute sind angeschwollen; die Stimme wird monoton und rauh.

Auch die inneren Organe zeigen beträchtliche pathologische Veränderungen; die Nieren und die Leber werden fettig und kolloid degeneriert, die Arterienwand bietet eine hyaline Entartung dar.

Der Stoffwechsel ist abnorm niedrig; bei einer von J. A. ANDERSSON untersuchten Patientin betrug er durchschnittlich pro Tag nur etwa 1260 Kal., d. h. 18,8 Kal. pro Körperkilo. Die EBlut ist gering und die Ausnützung der Nahrungsstoffe schlechter als normal.

Dagegen beobachtet man bei myxödematösen Menschen in der Regel keine bemerkenswerten Veränderung der Pulsfrequenz.

Stark hervortretend sind die vom Ausfall der Thyreoidea bewirkten Störungen von seiten des Nerven- und Muskelsystems. Beim Affen folgen die einzelnen Kontraktionen der Muskeln nach der gewöhnlichen Weise klonischer Krämpfe aufeinander; dann tritt eine Summation der Kontraktionen ein, und es erfolgen tetanoide Spasmen, bis schließlich Rigidität und Kontraktur vorhanden sind. Neben diesen Symptomen kommen aber auch solche von herabgesetzter Nerventätigkeit vor, die sich als motorische Lähmungen und Anästhesie äußern. Auch bringt die Thyreoidektomie nicht selten funktionelle Neurosen mit sich, wie z. B. Epilepsie usw. Diese Störungen sind nicht peripheren Ursprungs, denn sie bleiben nach Durchschneidung der motorischen Nerven aus; auf der anderen Seite werden sie durch Abtragung der motorischen Zone der Großhirnrinde nicht aufgehoben. Der Ausgangspunkt für die Muskelkrämpfe usw. scheint also in den niederen Teilen des zentralen Nervensystems zu liegen, obgleich auch die höheren Nervenzentren nach Thyreoidektomie, wie es ihre anatomischen Veränderungen nachweisen, sich nicht in ganz normalem Zustande befinden. Dies geht übrigens auch daraus hervor, daß die motorischen Rindfelder bei elektrischer Reizung bald ermüden, bis in den späteren Stadien der Krankheit, wenn die willkürlichen Bewegungen außerordentlich langsam und unvollkommen werden, die Reizung überhaupt ohne merkbare Wirkung bleibt. Dasselbe gilt auch von der Reizung der Corona radiata und des Rückenmarkes. Auf der Höhe der Krämpfe ist dagegen die Reizbarkeit des ganzen Nervensystems deutlich gesteigert.

Auch diejenigen Hirnteile, die bei den psychischen Leistungen tätig sind, werden infolge der Ausschaltung der Thyreoidea funktionell herabgesetzt. Bei myxödematösen Menschen begegnet man einem Zustand von Gedankenschwäche, Reizbarkeit, Stupidität usw., welcher seinerseits zur Abnahme des Muskeltonus und der Körperbewegungen wesentlich beiträgt.

Endlich zeigen sich auch Störungen der Körpertemperatur und der Wärmeregulation. Während der Höhe der Muskelzuckungen hat man sehr oft eine beträchtliche Temperatursteigerung beobachtet. Wenn dieses Stadium vorüber ist, tritt dagegen eine ausgesprochene Temperaturniedrigung ein; die Körpertemperatur fällt bei Affen bisweilen bis auf 33° C. herab. Auch beim Menschen ist die subnormale Temperatur eine der konstantesten Krankheitserscheinungen, wie auch die Kranken an einem subjektiven Kältegefühl leiden.

Beim wachsenden Organismus bleiben nach Ausfall der Thyreoidea noch die Knochen in ihrer Entwicklung erheblich zurück und die Ossifikation der Epiphysenknochen und Synchondrosen verzögert sich wesentlich. Auch sind hier die geistigen Störungen vielleicht mehr ausgeprägt als beim Erwachsenen (s. Fig. 135 A).

Diese Störungen gehen zum großen Teil wenigstens nach Behandlung mit Thyreoideapräparaten allmählich zurück. Die Haut erlangt wieder eine normale Beschaffenheit (s. Fig. 134 B); der Stoffwechsel steigt an, in dem oben ge-

nannten Falle nach 9 Monate langer Behandlung auf den durchaus normalen Wert von 2099 Kal. = 32.3 Kal. pro Körperkilo; die Ausnützung der Nahrungsstoffe wird vollständiger; die Störungen von seiten des Muskel- und Nervensystems gleichen sich wieder aus, und bei jungen Individuen kann man bei dieser Medikation vielfach einen geradezu glänzenden Erfolg beobachten (s. Fig. 135 B).

Aus diesem allen folgt, daß die Schilddrüse als ein Organ aufgefaßt werden muß, welches durch eine innere Sekretion gewisser Substanzen eine lebenswichtige Funktion ausübt.

Die betreffenden Substanzen stellen entweder wichtige Bestandteile der Körperflüssigkeiten dar oder werden zur Neutralisation vorhandener Gift-

A



B



Figur 135. Myxödematöses Kind, 2 Jahre 4 Monate alt, nach G. Hellström. A, vor der Behandlung; B, 3 1/2 Monate später.

stoffe verwendet. Ob die Schilddrüse außerdem noch andere Funktionen hat, darüber läßt sich zur Zeit nichts Bestimmtes sagen.

Nach den histologischen Untersuchungen über den Sekretionsvorgang in der Schilddrüse scheint man zu der Annahme berechtigt zu sein, daß der Follikelinhalt aus dem die Follikeln umgebenden Epithel abgegeben wird und durch Lücken in den Follikelwänden, welche durch einfache Atrophie (kolloide Schmelzung) der Epithelzellen entstehen, von den Follikelräumen in die Lymphräume der Drüse übergeht. In den Lymphräumen wird der Follikelinhalt allmählich mit Lymphe verdünnt, verliert bald seine charakteristische Konsistenz und Färbbarkeit und wird durch die Lymphgefäße dem allgemeinen Kreislauf zugeführt (HÜRTHLE).

Das Thyreoidasekret ist, nach O. ANDERSSON, keine einheitliche Substanz, sondern aus wenigstens zwei morphologisch trennbaren Bestandteilen zusammengesetzt: aus einer unfärbaren Flüssigkeit, die als Sekretbläschen von den Zellen ausgeschieden wird, und aus einer hyalinen, eiweißreichen Substanz, die Farbstoffe begerlich auf-

nimmt und in Form von stark färbbaren Kügelchen abgegeben wird, die aber allmählich schon in den Lymphräumen der Drüse ihre Färbbarkeit verliert.

Nach Entleerung des Follikels legen sich die Zellen desselben aneinander und bilden den Anfang eines soliden Zellenhaufens, in welchem sich durch Sekretion der Epithelzellen wieder ein Lumen ausbildet, usw.

Unsere Kenntnisse in betreff der Innervation der Schilddrüse sind noch sehr mangelhaft. Nach EXNER jun. treten (bei der Katze) nach Durchschneidung der Schilddrüsenerven auf der einen Seite, wenn die Drüse der entgegengesetzten Seite entfernt ist, während der ersten Tage verschiedene Störungen (Hyperästhesie, Apathie, Krampfbewegungen usw.) auf, welche indes innerhalb einiger Wochen völlig zurückgehen. Inwiefern diese Störungen eine direkte Folge des Ausfalles der Nerveinwirkung auf die Thyreoidea darstellen, oder ob sie von anderen Umständen bedingt sind, dürfte zur Zeit kaum entschieden werden können.

Durch Reizung der Schilddrüsenerven konnten HÜRTHLE und KATZENSTEIN keine histologischen Veränderungen erhalten. Dagegen gelang es letzterem, an Hunden, deren Schilddrüsenerven durchschnitten waren, deutliche Degenerationserscheinungen in der Drüse nachzuweisen.

In der letzten Zeit hat man vielfach versucht, die wirksame Substanz aus der Schilddrüse zu isolieren, und besonders das von BAUMANN dargestellte Jodothyrim ist Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen.

Das Jodothyrim ist eine braungefärbte amorphe Substanz, welche sich beim Erhitzen unter starkem Aufblähen und unter Entwicklung eines an Pyridinbasen erinnernden Geruches zersetzt. Es ist in Wasser fast unlöslich, in Weingeist schwer löslich. In verdünnten Alkalien löst es sich leicht und wird durch Säuren aus der Lösung wieder gefällt. Konzentrierte Natronlauge wirkt beim Erhitzen langsam zersetzend ein. Die Drüse kann tagelang mit 10proz. Schwefelsäure gekocht werden, ohne daß das Jodothyrim zersetzt wird.

Das Jodothyrim zeigt keine Eiweißreaktionen, enthält aber stets Phosphor in organischer Verbindung (0,56 Proz. P) und, was das wichtigste ist, wenigstens 9,3 Proz. Jod.

Das Jodothyrim, welches in der Schilddrüse nur zu etwa 0,3 Proz. vorkommt, hat eine ausgesprochene Wirkung auf die nach Thyreoideaausschaltung auftretende Erkrankung, und zwar ist es schon in sehr geringen Mengen wirksam.

Nach BAUMANN würde das Jodothyrim in der Schilddrüse an Eiweißkörper gebunden vorkommen, und OSWALD ist zu dem Resultat gelangt, daß das sogen. Kolloid der Schilddrüse aus zwei Eiweißkörpern besteht, von welchen der eine, das Thyreoglobulin, einzig und allein das Jod enthält, der andere ein Nukleoprotein darstellt und eine Kohlehydratgruppe enthält. Aus jenem hat OSWALD durch Kochen mit 10proz. Schwefelsäure ein stark jodhaltiges (14,3 Proz. J) Produkt isoliert, welches er als ein möglichst reines Jodothyrim auffaßt.

Die ganze Ausbeute an dieser Substanz betrug auf Jod berechnet indes nur etwa $\frac{1}{10}$ des verarbeiteten Jods, und es ist daher, wie es besonders BLUM und TAMBACH bemerkt haben, sehr fraglich, ob überhaupt das Jodothyrim als Paarling mit dem Eiweiß in der Schilddrüse vorkommt, oder ob es nicht erst durch eine Zerstörung des Eiweißmoleküls abgespalten wird.

Eine nähere Darstellung der von den verschiedenen Autoren ausgesprochenen Ansichten über die Natur und Wirkungsart der Schilddrüsensubstanz ist hier nicht möglich, denn die zur Zeit herrschenden großen Meinungsdivergenzen werden sich erst durch weiter fortgesetzte Untersuchungen schlichten lassen. Ich erwähne nur, daß S. FRÄNKEL sowie DRECHSEL und KOCHER jun. noch zwei andere Substanzen basischer Natur isoliert haben, welche auf thyreoidektomierte Tiere eine ausgesprochen günstige, wenngleich, wie es scheint, nicht sehr starke Wirkung ausüben.

Wenn ein gesundes Tier mit großen Mengen von Thyreoidea gefüttert wird, so erscheinen verschiedene Vergiftungssymptome, wie hochgradige Tachykardie, Polydipsie, Polyphagie, Polyurie; die Quantität des Harnstickstoffes steigt an, Zucker erscheint nach einiger Zeit im Harn, und die Tiere fallen im Gewicht ab. Auch beim Menschen treten, wenn die Thyreoidea als Arzneimittel in zu großen Dosen verabreicht wird, Aufregung, abnormes Hitzegefühl, vermehrter Eiweißzerfall, Icterus, Albuminurie, Herzklopfen und Herzschwäche auf.

Nach CYON würde die Thyreoideaexstirpation die Erregbarkeit der hemmenden Herznerven und des N. depressor wesentlich herabsetzen, während Einspritzung von Thyreoideapräparaten in großer Dosis bei normalen Tieren die Erregbarkeit dieser Nerven beträchtlich erhöhen würde. Die Thyreoidea würde also in hohem Grade dazu beitragen, den regulatorischen Mechanismus des Herzens bei normaler Erregbarkeit zu erhalten. Wie ersichtlich, stehen diese Angaben in direktem Widerspruch zu den oben erwähnten Erfahrungen. Eine Bestätigung derselben wäre natürlich für unsere Vorstellungen über die Aufgabe der Schilddrüse sehr wichtig.

e. Die Bauchspeicheldrüse.

Wenn an einem Säugetier (Hund, Katze, Schwein) das Pankreas, ohne daß irgend welche Nebenläsionen stattfinden, total exstirpiert wird, so tritt nach einigen Autoren ausnahmslos, nach anderen in der Regel, ein Diabetes mellitus, d. h. eine Zuckerausscheidung im Harn, schwerster Form auf (v. MERING und MINKOWSKI, DE DOMINICIS 1889).

Die betreffende Zuckerausscheidung beginnt nicht immer unmittelbar nach der Operation. Sie zeigt sich bald früher, bald später, nimmt aber ausnahmslos in den nächsten 24 Stunden, meist auch am folgenden Tage allmählich an Intensität zu. In den meisten Fällen finden sich am 1. Tage nur Spuren bis zu 1 Proz., am folgenden Tage etwa 4—6 Proz., und erst am 3. Tage erreicht in der Regel die Zuckerausscheidung ihren Höhepunkt mit 8—10 Proz. und darüber. Wenn jetzt keine Nahrung zugeführt wird, beginnt alsbald der Zuckergehalt des Harns allmählich wieder zu sinken; er verschwindet aber selbst nach 7 tägigem Hunger nicht vollständig. Bei reichlicherer Nahrungszufuhr kann der Zuckergehalt im Harn sogar 10 bis 12 Proz. betragen und die täglich ausgeschiedene Zuckermenge bei reiner Fleischkost bei einem Hunde von 15 kg Körpergewicht 102 g, und bei Zufuhr von Kohlehydraten noch viel höhere Werte erreichen.

Aus diesen Beobachtungen scheint hervorzugehen, daß das Pankreas für die normale Zersetzung der Kohlehydrate im Körper eine außerordentliche Bedeutung hat. Es könnte jedoch auch der Fall sein, daß irgend welche bei der Operation stattfindenden Nebenläsionen die Ursache der betreffenden Störung abgaben. Dies wird aber durch die folgenden Erfahrungen widerlegt. Wenn man bei der Exstirpation verhältnismäßig sehr kleine Reste der Drüse in der Bauchhöhle zurückläßt, kommt es trotz der Operation zu keinem Diabetes. Wenn ferner bei der Operation zunächst ein Stück der Drüse so unter die Bauchhaut verpflanzt wird, daß es eine Zeit lang noch in der Gefäßverbindung mit der Abdominalhöhle bleibt und erst, nachdem es fest angeheilt ist, der Rest der Drüse aus der Bauchhöhle entfernt wird, so wird das Tier weder nach der Entfernung dieses intraabdominalen Drüsenrestes, noch nach Durchschneidung des Gefäßstiels des subkutanen Stückes diabetisch; dagegen tritt die

Zuckerausscheidung sofort in größter Intensität auf, und der Zuckergehalt des Blutes wird erheblich erhöht, sobald das subkutane Pankreasstück durch einen an und für sich ganz unbedeutenden operativen Eingriff nachträglich entfernt wird. Hieraus folgt, daß weder die Nebenläsionen noch der Mangel an Pankreassekret im Darm die Ursache der Zuckerausscheidung sein können. Das Pankreas übt also in der Tat einen spezifischen Einfluß auf die Umsetzung des Zuckers im Körper aus.

Wenn das Pankreas durch Injektion von Fett oder Säuren in den Ductus Wirsungianus allmählich (beim Hunde) verodet wird, so tritt in vielen Fällen gar keine Zuckerausscheidung im Harn auf (HÉDON, ROSENBERG). Zur Deutung dieser sehr bemerkenswerten Tatsache bleibt kaum eine andere Möglichkeit offen als die Annahme, daß irgend welches andere Organ die Aufgabe des Pankreas beim Kohlehydratstoffwechsel übernommen habe, und daß dies nur in dem Falle stattfinden kann, wenn die Funktion des Pankreas ganz allmählich aufgehoben wird. Die am nächsten liegende Deutung, daß Reste der Drüse zurückgeblieben sind, wird durch die gegenteilige Angabe der Autoren ausgeschlossen. Näheres läßt sich aber hierüber zur Zeit nicht sagen.

Wie sind nun die nach der Pankreasexstirpation auftretenden Störungen zu erklären?

Schon unter normalen Verhältnissen geht bei reichlicher Zufuhr von Zucker in der Kost ein Teil davon in den Harn über (alimentäre Glykosurie). Dabei verhalten sich verschiedene Zuckerarten in verschiedener Weise. Die Lävulose wird fast vollständig zersetzt, während Rohrzucker, Traubenzucker und besonders Milchzucker in verhältnismäßig großen Mengen in den Harn übergehen. Da nun nach der Pankreasexstirpation große Mengen von Zucker im Blute zirkulieren, so ist es selbstverständlich, daß auch im Harn Zucker erscheinen muß.

Kohlehydrate, die einem solchen Tiere im Futter gegeben werden, verhalten sich sehr verschieden. Bei Zufuhr von Traubenzucker geht die gesamte gefütterte Zuckermenge in den Harn über. Die Maltose wird im Körper in Traubenzucker verwandelt und als solcher ausgeschieden. Dagegen werden die linksdrehenden Kohlehydrate (Lävulose, Inosit) im Körper verwertet; jedoch werden sie zum Teil in Traubenzucker umgewandelt und als solcher im Harn ausgeschieden. Nach Fütterung mit Rohrzucker ist weder dieser noch Lävulose im Harn nachweisbar. Statt dessen zeigt sich stets eine erhebliche Vermehrung der Traubenzuckerausscheidung. Vermutlich handelt es sich darum, daß der Rohrzucker invertiert wird und alsdann neben der hierbei entstandenen Dextrose auch ein mehr oder weniger großer Teil der Lävulose als Traubenzucker in den Harn übergeht. Auch der Milchzucker scheint sich im Körper in Traubenzucker umzuwandeln und als solcher ausgeschieden zu werden.

Bei den nach Pankreasexstirpation diabetischen Tieren verschwindet das Glykogen frühzeitig bis auf Spuren aus der Leber. Bei Tieren dagegen, bei welchen Teile des Pankreas in der Bauchhöhle zurückgeblieben waren, finden sich noch ziemlich erhebliche Mengen von Glykogen. Endlich kommt es bei Fütterung von Lävulose zu einer unter Umständen nicht unbeträchtlichen Ablagerung von Glykogen in der Leber, und, was sehr bemerkenswert ist, dieses Glykogen ist, wie gewöhnlich, ein rechtsdrehendes.

Nach Ausschaltung des Pankreas wird also die Fähigkeit des Körpers, aus der Dextrose Glykogen (oder Fett) zu bilden, aufgehoben.

Tiere, denen das Pankreas extirpiert wurde, zeigen einen gesteigerten Zerfall von Organeiweiß, was am besten daraus hervorgeht, daß die Tiere trotz überreichlicher Ernährung außerordentlich rasch abmagern, so daß sie mitunter in 14 Tagen ein Drittel ihres Körpergewichts und noch mehr einbüßen. Die Tiere leben also wesentlich auf Kosten ihrer eigenen Leibessubstanz. Da sie trotzdem reichlich Zucker im Harn ausscheiden, so müssen die Tiere den Zucker nicht in gewöhnlichem Umfange zersetzen können.

Die Folgen der Pankreasextirpation zeigen also, daß das Pankreas für den Ansatz von Kohlehydraten und für deren Umwandlung in Fett sowie für die Zersetzung von Zucker eine wesentliche Rolle spielt.

Als Erklärung dieser Einwirkungen des Pankreas auf die Umsetzung des Zuckers könnte man sich denken, daß in der Drüse eine Substanz gebildet wird, welche für den normalen Stoffwechsel des Zuckers notwendig ist, oder auch, daß in der Drüse eine irgendwo anders gebildete Substanz zerstört wird, deren Retention im Organismus die betreffenden Störungen hervorruft. Von diesen Annahmen scheint die erstere am wahrscheinlichsten zu sein, obgleich sich bis jetzt kaum ein bindender Beweis dafür vorfinden dürfte und es auch nicht gelungen ist, durch Extraktion die wirksame Substanz aus dem Pankreas zu erhalten.

Daß die Abgabe dieser Substanz an das Blut zum Teil unter dem Einfluß des zentralen Nervensystems steht, scheint aus einigen, hier nicht näher zu besprechenden Erfahrungen hervorzugehen.

f. Die Nebennieren.

Im Jahre 1855 gab BROWN-SÉQUARD an, daß die beiderseitige gleichzeitige Exstirpation der Nebennieren binnen sehr kurzer Zeit den Tod zur Folge hätte. Spätere Untersuchungen haben diese Angabe im großen und ganzen bestätigt. Der Tod tritt in einigen Stunden oder Tagen ein.

Wenn die Exstirpation in mehreren Sitzungen ausgeführt wird, so sterben die Tiere (Katzen) etwas später. Wenn beim Kaninchen einige Zeit zwischen den beiden Operationen verläuft, so kann das Tier sogar monatelang keine krankhaften Veränderungen zeigen.

Nach einseitiger Exstirpation, sowie nach Exstirpation der einen Nebenniere und eines Teiles der anderen, können die Tiere am Leben bleiben, sind aber nach diesem Eingriff eine längere oder kürzere Zeit mehr oder weniger heruntergekommen. Sie sind träger als sonst; ihr Körpergewicht nimmt rasch ab, sie werden bei körperlichen Anstrengungen sehr schnell müde. Allmählich gehen diese Störungen vorüber, und die Tiere erholen sich. Wenn nur ein Teil der einen Nebenniere zurückgelassen wird, so findet aus den zurückgebliebenen Resten eine Regeneration statt, wie nach einseitiger Ausrottung der Nebenniere bei der anderen eine kompensatorische Hypertrophie er-

scheint. Auch sollen sowohl beim Menschen wie bei Tieren accessorische Nebennieren vorkommen, welche nach vollständiger Exstirpation der Nebennieren genügen, um das Leben zu erhalten.

HULTGREN und O. ANDERSSON beschreiben das nach der Entfernung der Nebennieren sich zeigende Krankheitsbild folgendermaßen. Nach der Operation erholt sich das Tier binnen einigen Stunden wieder und zeigt in den nächsten Tagen außer einer herabgesetzten oder völlig aufgehobenen Freßlust nichts Krankhaftes. Während der letzten 24 Stunden vor dem Tode, oder bei langsamerem Verlauf noch früher, wird das Tier stumpf, sitzt meistens still und zeigt, was besonders bei den Katzen in auffälliger Weise der Fall ist, bei seinen Bewegungen Schwäche und Unsicherheit in den hinteren Extremitäten. Gleichzeitig hiermit beginnt die Temperatur zu sinken. Unter fortwährendem Sinken der Temperatur nehmen die Apathie und die Schwäche des Tieres immer zu. Die Katzen liegen zumeist mit der Schnauze am Boden und folgen mit ihren halbgeschlossenen Augen dem, was um sie herum vorgeht, nicht wie gewöhnlich mit Interesse, auch reagieren sie bei Reizung schlechter und langsamer als früher. Sie gehen schwankend und unsicher, mit einer eigentümlichen Steifheit in den hinteren Beinen. Beim Herabspringen von einem Gegenstande fallen sie leicht um. Sie ermüden schon bei geringer Bewegung und liegen dann lange in tiefer Prostration. Diese Kraftlosigkeit nimmt immer mehr zu, und schließlich stellt sich Dyspnoë ein, die Atmung wird tief und langsam, die Herztätigkeit retardiert und unregelmäßig, worauf das Tier stirbt. Krämpfe kommen bei Katzen und Hunden nicht oder selten vor, sind aber bei Kaninchen ziemlich gewöhnlich.

Unter den sonstigen Erfahrungen an solchen Tieren seien noch folgende erwähnt. Der Eiweißumsatz und die Verdauung werden ebensowenig als der Hämoglobingehalt und die Zahl der roten Blutkörperchen von der Abtragung der Nebennieren beeinflußt. Auch sind keine Paralysen zu beobachten, und die elektrische Erregbarkeit der Nerven bleibt bis zum Tode unverändert.

Der Blutdruck sinkt sogleich nach der Operation herab und erreicht in den letzten Stunden des Lebens einen sehr niedrigen Wert.

Das Blut der Tiere, an welchen die Nebennieren exstirpiert wurden, soll eine ausgesprochen toxische Wirkung ausüben. Wenn man nämlich einem solchen Tiere Blut von einem anderen, in derselben Weise operierten Tiere einspritzt, so treten bei jenem binnen sehr kurzer Zeit die charakteristischen Symptome hervor, welche sonst erst mehrere Stunden nach der Exstirpation erscheinen.

Die schweren Folgen, welche von der Ausschaltung der Nebennieren hervorgerufen werden, können nicht durch die Operation an und für sich oder von den dabei stattgefundenen Nebenläsionen verursacht sein. Dagegen spricht die Erfahrung, daß Reste der Nebennieren, welche unabsichtlich zurückgelassen worden sind, genügen können, um das Leben zu retten; sowie die Tatsache, daß keine Erkrankung eintritt, wenn man die Nebennieren von allen ihren Verbindungen löst, so daß sie nur durch ihre Gefäße mit dem Körper in Verbindung stehen.

Die nach Exstirpation der Nebennieren auftretende Erkrankung ist also davon bedingt, daß diese Organe irgend eine wichtige Aufgabe für den Gesamtkörper haben.

Diese Aufgabe kann zweierlei Art sein: entweder zerstören sie irgend welche beim Stoffwechsel entstehenden Produkte, welche, wenn sie sich in größerer Menge ansammeln, auf den Körper eine giftige Wirkung ausüben, oder sie bilden Substanzen, welche für die normale Tätigkeit des Körpers notwendig sind. Die nach Exstirpation der Nebennieren auftretenden Erkrankungen und ganz besonders der Einfluß, den die Einspritzung von Blut der ihrer Nebennieren beraubten Tiere auf andere in ähnlicher Weise operierte Tiere ausübt, scheinen ziemlich bestimmt für die erste Annahme zu sprechen. Auch wenn sie richtig ist, wird dadurch die physiologische Aufgabe der Nebennieren nicht vollständig aufgeklärt, denn die Einspritzung eines Nebennierenextraktes oder des Blutes aus der Nebennierenvene (CYBULSKI) an Tieren, welche ihre Nebennieren eingebüßt haben, ruft für einige Zeit eine erhebliche Besserung der Symptome hervor, wie sie auch auf ganz gesunde, normale Tiere eine unverkennbare Wirkung ausübt. Die Nebennieren müssen also dem Blute eine oder einige spezifisch wirkende Substanzen abgeben.

Diese Substanzen sind dialysierbar; in Wasser, verdünntem Alkohol und Glycerin löslich, dagegen in absolutem Alkohol und Äther unlöslich; vertragen Trocknen bei 110° C. und Kochen, wenn dies nicht sehr lange dauert, und werden nicht von Säuren, wohl aber durch Alkalien zerstört.

Man hat zahlreiche Versuche gemacht, um diese Substanz zu isolieren und sie zu identifizieren. Nach v. FÜRTH dürfte sie eine zur Pyridinreihe in Beziehung stehende Substanz darstellen, die an einem ringförmigen Kerne zwei Hydroxylgruppen in Orthostellung trägt (Suprarenin oder Adrenalin). Sie hat eine alkalische Reaktion und bildet mit Säuren Salze. Ihre empirische Formel ist nach TAKAMINE $C_{10}H_{15}NO_3$, nach ABEL $C_{10}H_{13}NO_3, \frac{1}{2} H_2O$, nach PAULY $C_9H_{13}NO_3$. Der Gehalt der Nebennieren an dieser Substanz soll etwa 0.1—0.17 Proz. betragen.

Wenn das Extrakt direkt in eine Vene eingespritzt wird, so wirkt es bereits in sehr geringen Mengen außerordentlich kräftig: schon 0.0015 g der frischen Drüse pro Kilogramm Körpergewicht üben eine maximale Wirkung auf das Gefäßsystem aus. Da aber die wirksame Substanz nur im Mark der Nebenniere enthalten ist, entspricht dies etwa 0.0005 g der frischen Marksubstanz oder etwa 0.0001 g der getrockneten, welche aber zum größten Teil aus eiweißartigen, beim Kochen nicht in die Lösung übergehenden Stoffen besteht (SCHÄFER und OLIVER). Dem entsprechend erzielte TAKAMINE bei Einspritzung von nur 0.0000013 g des Adrenalins eine deutliche Drucksteigerung.

Die allgemeinen Wirkungen einer Einspritzung dieses Extraktes sind folgende. Der Blutdruck nimmt sehr erheblich zu. Dies ist bedingt teils von einer auch am isolierten Herzen, bzw. Herzmuskel nachweisbaren verstärkten Herzaktion, teils von einer starken Kontraktion der kleinen Arterien, welche sogar bei durchschnittenem Halsmark oder nach Durchschneidung der entsprechenden Nerven, sowie am Frosch mit zerstörtem zentralen Nervensystem hervortritt und also zum großen Teil wenigstens von einer Einwirkung des Extraktes auf die Gefäßmuskulatur hervorgerufen wird. Nach den Erfahrungen von CYON werden indes auch das Gefäßnervenzentrum im Kopfmark sowie das Zentrum der beschleunigenden Herznerven erregt. Die von mehreren Autoren beobachtete Verlangsamung der Herzschläge, welche nach Durchschneidung der Vagi (nach den meisten Autoren) nicht mehr erscheint, soll nur eine indirekte Wirkung der Einspritzung darstellen und die Folge der plötzlichen Steigerung des intrakranialen Druckes sein.

Die MM. dilatator pupillae, retractor membr. nict. sowie die glatten Lidmuskeln kontrahieren sich unter dem Einfluß des Nebennierenextraktes und zwar durch direkte Einwirkung desselben auf die Muskeln selbst (LEWANDOWSKY). Dagegen sollen die Bewegungen des Magens, der Därme, der Gallenblase und der Harnblase durch das Extrakt gehemmt werden (BORUTTAU, LANGLEY).

Die Kontraktionen der Skelettmuskeln werden, ganz wie bei einem gewissen Stadium der Ermüdung, höher und ausgezogener; diese Wirkung dauert länger als die auf den Blutdruck.

Die Atmung zeigt eine leichte Verflachung, und es erscheinen expiratorische Pausen.

Die meisten der nach einer Einspritzung hervorgerufenen Wirkungen dauern nur wenige Minuten lang und gehen dann allmählich zurück, was zum Teil durch eine in der Blutbahn stattfindende Veränderung des Adrenalins, zum Teil wohl auch durch das Austreten desselben aus der Gefäßhöhle bedingt sein dürfte. Im Harn wird das Adrenalin nur in sehr geringer Menge ausgeschieden.

Wenn die Injektion (subkutan) an Tieren gemacht wird, denen die Nebennieren extirpiert wurden, so ruft sie während des prämortalen Temperaturabfalles Temperatursteigerung hervor und verbessert das Allgemeinbefinden der Tiere. Dieselben werden lebhafter, die Schwäche und Unsicherheit ihrer Bewegungen wird vermindert, und sie springen mit erheblich größerer Kraft. Nach wiederholten Injektionen versagt indes die Wirkung, und man kann daher das Leben der nebennierenlosen Tiere in dieser Weise nur um etwa 24 Stunden verlängern (HULTGREN und O. ANDERSSON).

Bei Zufuhr von Nebennierenextrakt in größerer Menge treten, besonders bei intravenöser Injektion, starke, zum Tode führende Giftwirkungen auf. Bald nach der Injektion, gewöhnlich nach ein paar Minuten, sitzen die Tiere mit einem eigentümlichen, starren Blick ganz still; die Atmung wird tief und dyspnoisch; nicht selten stellen sich ziemlich reichliche Diurese und schnell aufeinanderfolgende Darmentleerungen ein; der Zuckergehalt des Blutes nimmt zu und im Harn tritt Zucker auf (BLUM). Die Tiere nehmen eine schlaife Haltung an und liegen mit ausgestreckten Extremitäten auf dem Bauche. Diese Schläfheit kann von einem häufig sehr heftigen Agitationszustand unterbrochen werden, geht aber schließlich in völlige Prostration über, bis endlich unter Dyspnoë und Herzschwäche der Tod eintritt. Als unmittelbare Todesursache ergibt die Sektion oft ein akutes Lungenödem (BATTELLI); außerdem finden sich bedeutende anatomische Veränderungen besonders in der Leber und den Nieren vor (DRUMMOND).

Übrigens zeigen Nebennierenextrakte von verschiedenen Tierarten etwas verschiedene Wirkungen, auf welche indes hier nicht eingegangen werden kann.

Die in den Nebennieren gebildete Substanz scheint in den Zellen der Marksubstanz in Form von Körnchen abgelagert zu sein, und zwar kann ihre Zahl so groß werden, daß die Zelle von denselben ganz ausgefüllt wird. Wenn eine gewisse Menge der Körner gebildet worden ist, beginnt die Ausstoßung derselben in die Blutgefäße. Diese geschieht entweder durch das Wandern der Körnchen durch die Wandung der Gefäße, oder es wird das Endothel der Kapillaren an gewissen Stellen zersprengt, und die Zellen treten mit dem Gefäßlumen in offene Verbindung. Wenn die Ausstoßung des Sekretes vollendet ist, zeigen die Zellen ein helles Aussehen und fangen aufs neue an, denselben Prozeß durchzumachen. In den Gefäßen liegen die Körnchen zu Haufen oder Ketten angeordnet, oder sie schmelzen auch zu unregelmäßigen Bildungen zusammen.

Betreffend den Einfluß des Nervensystems auf die Bildung und Sekretion der wirksamen Substanz geben BIEDL und DREYER an, daß Reizung des Splanchnicus unterhalb des Zwerchfells, unabhängig von Veränderungen der Blutströmung, eine reichere Ausscheidung derselben in das venöse Blut hervorruft.

g. Der Hirnanhang.

Unsere Kenntnisse von der Bedeutung der Hypophyse sind nur sehr mangelhaft, und ein strikter Beweis dafür, daß auch sie dem Blute ein Sekret abgibt, steht noch aus. Als Folge einer Erkrankung der Hypophyse ist man vielfach geneigt, die Akromegalie aufzufassen, indes fehlt auch hier der entscheidende Beweis, und ich finde daher keine Veranlassung, diese Krankheit hier zu besprechen.

Über die Folgen der Exstirpation der Hypophyse lauten die Angaben der Autoren sehr verschieden. Während z. B. VASSALE und SACCHI nach diesem Eingriff eine Menge Störungen — Apathie, Somnolenz, schwankenden Gang, Dyspnoë, herabgesetzte Temperatur, Abmagerung, Krämpfe usw. — beobachteten, haben andere Autoren, wie HORSLEY und FRIEDMANN, in Fällen, wo Nebenläsionen und Wundinfektion vermieden waren, nur von negativen Resultaten zu berichten.

Auf Grund anatomischer und embryologischer Tatsachen nehmen die meisten Autoren eine nahe Beziehung zwischen der Hypophyse und der Schilddrüse an. Diese Annahme wird insofern durch die Erfahrung unterstützt, als man bei Tieren nach Exstirpation der Schilddrüse sowie bei Menschen, die an Myxödem litten, eine Hypertrophie der Hypophyse beobachtet hat. Eine befriedigende Erklärung dieses Verhaltens dürfte noch nicht gefunden sein.

In der letzten Zeit hat man viele Versuche über die Einwirkung des in die Blutbahn injizierten Hypophysis-Extraktes gemacht und dabei vor allem eine deutliche Einwirkung auf das Herz und die Gefäße erhalten. Nach SCHÄFER und VINCENT handelt es sich hier um zwei verschiedene Substanzen, welche sich in chemischer Hinsicht dadurch unterscheiden, daß die eine in Alkohol und Äther löslich, die andere aber nicht löslich ist.

Erstere bewirkt eine schnell vorübergehende Senkung des arteriellen Blutdruckes.

Die andere Substanz steigert dagegen den Blutdruck, verlangsamt und verstärkt die Herzschläge und ruft eine starke Diurese hervor. Die Wirkung ist ziemlich anhaltend, jedoch wird sie bei nacheinander gemachten Injektionen immer geringer. Aus Versuchen am isolierten Herzen, bezw. Herzmuskel scheint hervorzugehen, daß sich dieser Einfluß zum Teil wenigstens auf die peripheren Endapparate der Herznerven erstreckt. Andere Erfahrungen sprechen dafür, daß auch das extrakardiale Zentrum erregt wird (CYON). Dasselbe Verhalten zeigen auch die Gefäßnerven: einerseits kontrahieren sich die Gefäße nach Zerstörung des Kopfmarkes (OLIVER und SCHÄFER), andererseits erscheint aber die Gefäßkontraktion auch in dem Falle, wenn das Extrakt nur in die Hirngefäße eingespritzt wird (CYON). Nach CYON ist die Wirkung des Hypophysenextraktes auf das Herz und auf die Gefäße von zwei verschiedenen Substanzen bedingt.

Die Substanzen, welche diese Wirkung auf den Kreislauf entfalten, werden merkwürdigerweise, nach HOWELL, SCHÄFER und VINCENT, zum größten Teil wenigstens nicht vom vorderen, drüsigen, sondern vom hinteren, infundibularen Teil der Hypophyse erhalten. Indes enthält auch dieser Abschnitt des Hirnanhanges drüsenähnliche Epithelzellen, welche mit kolloider Substanz gefüllte Hohlräume auskleiden (BERKLEY).

Aus den bisher erwähnten Erfahrungen lassen sich keine sicheren Schlüsse betreffend die normalen Verrichtungen der Hypophyse ziehen. Man kann sich ja denken, daß die durch verschiedene Eingriffe aus der Drüse zu erhaltenden Substanzen in der Drüse normal gebildet und dem Blute abgegeben werden — es ist aber auch möglich, daß sie Zersetzungsprodukte darstellen, welche nur postmortal durch die bei der Exstirpation stattfindenden Eingriffe entstehen.

Eine bestimmte Wahl zwischen diesen beiden Möglichkeiten ist indes noch nicht möglich, da wir sogar nicht sicher wissen, ob irgend welche Störungen nach Ausfall der Hypophyse auftreten.

CYON hat nachzuweisen versucht, daß die Hypophyse außer ihrer supponierten inneren Sekretion auch in einer anderen Weise bei der Regulierung des Kreislaufes beteiligt wäre, indem sie nämlich für die normale Tätigkeit des Vaguszentrums eine durchgreifende Bedeutung hätte. Bei gesteigertem intrakranialen Druck würde nämlich in erster Linie die Hypophyse erregt und die Reizung der Vagi nur auf reflektorischem Wege davon erzeugt werden. Dem entsprechend fand CYON auch, daß eine, durch Kompression der Aorta hervorgerufene Drucksteigerung nach Ausschaltung der Hypophyse keine Retardation der Herzschläge wie sonst bewirkt.

Es ist hier nicht der Ort näher zu erörtern, wie CYON diese Anschauung in Einzelheiten weiter entwickelt, denn es scheint, daß die Befunde CYONS noch eine Bestätigung, eventuell Erweiterung nötig haben, bevor die weittragenden Konsequenzen, die er daraus zieht, als wissenschaftlich sicher begründet angesehen werden können. Aus derselben Ursache muß ich auch darauf verzichten, die Vorstellungen CYONS über die gegenseitigen Beziehungen zwischen Hypophyse und Thyreoidea hier darzustellen.

h. Die Nieren.

Einige Erfahrungen scheinen dafür zu sprechen, daß die Nieren nicht allein verschiedene Zersetzungsprodukte aus dem Körper entfernen, sondern auch eine oder einige für den Körper wichtige Substanzen an das Blut abgeben. Wenn die Nieren bei einem Tiere entfernt oder bei einem Menschen funktionsunfähig werden, so treten innerhalb weniger Tage die Symptome einer schweren Vergiftung, der sogen. Urämie auf. Es liegt natürlich am nächsten anzunehmen, daß diese Symptome durch die Retention der sonst in den Harn ausgeschiedenen Zersetzungsprodukte verursacht seien. Dagegen scheint aber die Tatsache zu sprechen, daß man Kranke beobachtet hat, welche wochenlang an Anurie gelitten haben, ohne die Erscheinungen der Urämie darzubieten. BROWN-SÉQUARD erklärt diese Krankheitsfälle dadurch, daß hier nur die Harnabsonderung, nicht aber die „innere Sekretion“ der Nieren aufgehoben sei. Als Stütze dieser Auffassung führt er Versuche an, bei welchen er an Tieren, deren Nieren exstirpiert wurden, und bei welchen die urämischen Symptome bereits erschienen, durch Einspritzung eines wässrigen Nierenextraktes eine auffallende Besserung erzielt habe. Ferner hat E. MEYER gezeigt, daß nephrektomierte Tiere, welche infolge der Urämie schon eine periodische Atmung zeigten, durch intraperitoneale Injektion eines Nierenextraktes oder intravenöse Einspritzung von Blut eines normalen Tieres wieder anfangen, normal zu atmen. Andere Autoren sind aber bei ähnlichen Versuchen zu vollständig negativen Resultaten gekommen. Die Ansicht von BROWN-SÉQUARD kann daher bei weitem nicht als tatsächlich begründet aufgefaßt werden.

Wenn wässriges Nierenextrakt einem Tiere intravenös eingespritzt wird, so steigt der Blutdruck erheblich, und zwar für eine verhältnismässig lange Zeit an. Dieselbe Wirkung tritt auch in dem Falle ein, wenn das Halsmark durchschnitten ist, ja sogar nach vollständiger Zerstörung des Rückenmarkes. Auf das isolierte Herz übt das Nierenextrakt eine verhältnismässig geringe Wirkung aus, und die Drucksteigerung ist also wesentlich von einer Gefäßkontraktion abhängig. Daß die peripheren Gefäßzentren hierbei eine bedeutende Rolle spielen, geht aus dem schon Erwähnten hervor, wenn auch nicht die Beteiligung der Gefäßnervenzentren im Rückenmark und Kopfmark dadurch ausgeschlossen ist. Ob die wirksame Substanz auch im Nierenvenenblute vorkommt, ist noch nicht bestimmt entschieden.

i. Die Milz.

Die Exstirpation der Milz wird gut vertragen, und die Milz stellt also kein lebenswichtiges Organ dar.

Nach SCHIFF und HERZEN würde die Milz für die Bildung des Trypsins aus dem im Pankreas abgelagerten Zymogen in irgend einer Weise bedeutungsvoll sein, was in

der letzten Zeit von GACHET und PACHON bestätigt worden ist (vgl. S. 303). Auch soll die Menge der in der Leber gebildeten Gallenfarbstoffe nach Milzexstirpation beträchtlich herabsinken (PUGLIESE). Im Zusammenhang damit steht die von mehreren Autoren und zuletzt von JAWEIN entwickelte Anschauung, daß die Milz die zugrunde gegangenen roten Blutkörperchen aus dem Blute wegnimmt und verändert.

Ein intravenös eingespritztes Milzextrakt erniedrigt zuerst den Blutdruck und erhöht ihn später ein wenig; auch scheint es beim herausgeschnittenen Herzen den Rhythmus regulieren zu können. — Ferner soll es ebenso wie der Infus vom roten Knochenmarke die Zahl der roten Blutkörperchen und den Gehalt des Blutes an Hämoglobin erhöhen (DANILEWSKY).

Da keine Angaben über die Wirkung des Milzvenenblutes vorliegen, ergeben diese Erfahrungen keine bestimmten Anhaltspunkte für die Deutung der physiologischen Aufgabe dieses noch so rätselhaften Organs.

ZWÖLFTES KAPITEL.

Der Abbau der Nahrungsstoffe im Körper.

Wie schon bemerkt, gehen die Nahrungsstoffe bei der im Körper stattfindenden Verbrennung nicht sogleich in ihre Endprodukte über, sondern werden allmählich in immer einfachere Substanzen gespalten, wobei wahrscheinlich Oxydations- und Reduktionsprozesse in rascher Aufeinanderfolge miteinander wechseln. Um diese Prozesse näher zu studieren, hat man die Umsetzungen untersucht, welche verschiedene in näherer oder entfernterer chemischer Beziehung zu den Nahrungsstoffen stehende organische Substanzen im Körper erleiden. So wichtig diese Untersuchungen und so bedeutungsvoll die Resultate auch sind, welche wir in der Zukunft auf diesem Gebiete zu erwarten haben, so müssen wir uns doch — wegen Mangel an Raum — darauf beschränken, nur die Umsetzungen der eigentlichen Nahrungsstoffe hier zu erörtern. Leider sind unsere hierher gehörigen Kenntnisse noch sehr mangelhaft, und die Ansichten der Autoren gehen daher in vielen der wichtigsten Punkte beträchtlich auseinander.

§ 1. Der Abbau des Eiweißes.

Bei seiner Verdauung im Darmrohre wird das Eiweiß zum großen Teil in verhältnismäßig einfache Produkte gespalten; in welchem Umfange es in Form von Albumosen und Peptonen resorbiert wird, darüber können wir dagegen nichts Bestimmtes sagen, auch ist uns über die Größe der aus den genannten Endprodukten im Körper eventuell stattfindenden Eiweißsynthese nichts bekannt. Wenn kein Eiweißansatz erfolgt, so werden jeden-

falls sowohl die näheren als die entfernteren Verdauungsprodukte des Eiweißes im Körper noch weiter zersetzt, bis die Elemente des Eiweißes zum allergrößten Teil als Kohlensäure und Harnstoff, bezw. Harnsäure zur Ausscheidung gelangen.

Man hat sich früher vorgestellt, daß das Eiweiß bei seinem Zerfall im Körper in erster Linie in einen N-haltigen und einen N-freien Komplex gespalten werden würde. Diese Auffassung ist indes nicht mehr haltbar, denn schon aus dem Auftreten der zahlreichen N-haltigen Verbindungen bei der hydrolytischen Spaltung des Eiweißes geht hervor, daß die definitive Trennung des Kohlenstoffes von dem Stickstoff erst in einem sehr späten Stadium des Eiweißzerfalls stattfindet.

Im Körper unterliegen das Eiweiß und seine Verdauungsprodukte nicht einer ununterbrochen fortschreitenden oxydativen Spaltung, sondern hier kommen unzweifelhaft auch eine Menge synthetische Vorgänge vor, durch welche die im Eiweißmolekül enthaltenen Gruppen vielfach verschiedenartige Umlagerungen erleiden. Das Problem vom Abbau des Eiweißes im Körper ist daher äußerst verwickelt und kann noch lange nicht als gelöst betrachtet werden.

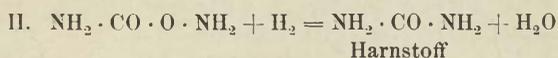
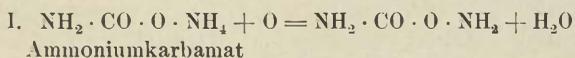
Bei der Zersetzung des Eiweißes durch chemische Agentien außerhalb des Körpers wird Harnstoff in einer gewissen Menge gebildet; dieser Harnstoff entstammt dem Arginin, und zwar entsteht er ohne jede Oxydation, indem sich das Arginin unter Wasseraufnahme in Harnstoff und Diaminowalerialsäure spaltet (DRECHSEL).

Nach einer Berechnung von DRECHSEL würden 100 Teile Eiweiß bei ihrer Spaltung im Körper in dieser Weise, ohne irgend welche Oxydation zu erleiden, 3.8 Teile Harnstoff liefern können, wenn nämlich das Arginin völlig in dieser Richtung zersetzt wird. Da ferner 100 Teile Eiweiß im ganzen 34.3 Teile Harnstoff liefern, so folgt, daß etwa $\frac{1}{9}$ der gesamten zur Ausscheidung gelangenden Harnstoffmenge durch einfache Spaltung aus dem Eiweiß hervorgehen kann. In der Tat finden wir bei allen Tieren, auch bei denjenigen, bei welchen der größte Teil des Harnstickstoffes als Harnsäure erscheint, immer eine gewisse Menge Harnstoff im Harn. (Über den Arginingehalt verschiedener Eiweißkörper vgl. S. 83 und 88.)

Der bei weitem größte Teil des ausgeschiedenen Harnstoffes entsteht aus dem Eiweiß durch Oxydationsprozesse.

Wenn man Aminosäuren (Glykokoll, Leucin, Asparaginsäure) mit zerriebenen frischen Organen digeriert, so wird Ammoniak aus ihnen abgespalten (LANG). Im Säugetierkörper werden diese Verbindungen gleich wie das Ammoniak in Harnstoff verwandelt und als solcher durch die Nieren abgegeben (NENCKI, SALKOWSKI u. a.). Es läßt sich daher denken, daß das Ammoniak bei der Harnstoffbildung eine Zwischenstufe darstellt. Da aber sowohl die erwähnten Aminosäuren als auch das Ammoniak im Moleküle nur je ein Atom Stickstoff enthalten, der Harnstoff aber zwei, kann letzterer nur auf synthetischem Wege entstehen. Dies könnte in der Weise stattfinden, daß sich das Ammoniak mit Kohlensäure zu Karbaminsäure bezw. karbaminsaurem Ammoniak verbinden und daraus dann Harnstoff entstehen würde. In der Tat gelang es DRECHSEL, Harnstoff darzustellen, indem er eine wässrige Lösung von karbaminsaurem Ammon der Elektrolyse unterwarf, während ein selbsttätiger Kommutator in den Stromkreis eingeschaltet war und das Salz in schneller Aufeinanderfolge einer Oxydation durch

nascierenden Sauerstoff und einer Reduktion durch nascierenden Wasserstoff ausgesetzt wurde. Die hierbei stattfindenden Prozesse werden durch das folgende Schema veranschaulicht:



Eine wichtige Stütze dieser Auffassung liegt in dem Nachweis der Karbaminsäure im Blut und im Harn.

Auch könnte die Harnstoffbildung in der Weise erfolgen, daß ein amidhaltiger Rest CONH_2 im Bildungsaugenblicke mit dem bei der Oxydation des Ammoniaks entstandenen Reste NH_2 zu Harnstoff zusammentreten würde (HOFMEISTER).

Eine bestimmte Entscheidung zwischen diesen beiden Erklärungsweisen läßt sich zur Zeit nicht treffen; auch ist es gar nicht sicher, daß die Bildung von Harnstoff nur auf eine einzige Art erfolgt.

Betreffend den Ort, wo der Harnstoff gebildet wird, könnte man von vornherein an zwei Möglichkeiten denken: entweder entsteht der Harnstoff in allen Körperteilen, je nach dem dort stattfindenden Eiweißzerfall, oder auch haben gewisse Organe die Aufgabe, die intermediären Produkte des Eiweißstoffwechsels in Harnstoff umzuwandeln. Nach Ausschaltung der Nieren sammelt sich Harnstoff im Körper in reichlicher Menge; diese Organe können daher bei der Harnstoffbildung keine überwiegende Rolle spielen. Andererseits fand MEISSNER in der Leber des Hundes größere Mengen von Harnstoff als im Blute und bezeichnete daher die Leber als das Organ, in welchem die Hauptmasse des Harnstoffes beim Säugetier entstände.

Eine wesentliche Stütze erhielt diese Ansicht durch Versuche von v. SCHRÖDER, bei welchen mittels künstlicher Durchblutung der isolierten Hundeleber eine Harnstoffbildung aus kohlen-saurem oder ameisen-saurem Ammon direkt nachgewiesen wurde, während die in derselben Weise an Nieren und Muskeln angestellten Versuche nur negative Resultate ergaben. Ebenso wird durch Digestion durch Glykokoll mit Leberbrei oder Leberextrakt Harnstoff oder richtiger eine diesem nahestehende Verbindung erhalten (RICHTER, LOEWI u. a.).

Indirekt ergibt sich die Bedeutung der Leber in dieser Hinsicht durch die Versuche von NENCKI und PAWLOW an Hunden mit der ECKSchen Fistel zwischen der unteren Hohlvene und der Pfortader (s. S. 334), bei welchen also die Leber ihre Blutzufuhr allein durch die A. hepatica bekommt. Bei diesen Tieren war die Ammoniakausscheidung im Harn vermehrt und das Vermögen, aus der in den Magen eingeführten Karbaminsäure Harnstoff zu bilden, verloren gegangen. Nach längerer oder kürzerer Zeit erschienen dann charakteristische Krankheitssymptome (Somnolenz, Ataxie, Excitation, Verlust des Gesichtssinnes, Epilepsie, Anästhesie, Tetanus), welche durch reichliche Zufuhr von stickstoffhaltigem Futter, Ammonsalzen oder Glykokoll willkürlich hervorgerufen werden konnten.

Bei den Vögeln und Reptilien verläßt der Stickstoff des zersetzten Eiweißes hauptsächlich als Harnsäure den Körper. Die Kenntnis von dem Orte der Harnsäurebildung bei den Vögeln hat daher für die Aufklärung der Harnstoffbildung bei den Säugetieren eine große Bedeutung, insbesondere weil die Leberexstirpation bei jenen wegen ihrer eigentümlichen Zirkulationsverhältnisse eine verhältnismäßig leichte ist. Nach dieser Operation bleiben die Tiere bis zu 20 Stunden am Leben;

ihr Harn ist aber jetzt sehr arm an Harnsäure, indem nur etwa 3 bis 4 Proz. des Gesamtstickstoffes in dieser Form ausgeschieden werden, während andererseits der Ammoniakgehalt (in Ammoniumlaktat) beträchtlich ansteigt. Per os eingeführte Aminosäuren, welche bei den Vögeln normal in Harnsäure verwandelt werden, werden bei entleberten Gänsen als milchsaures Ammon ausgeschieden; Harnstoff wird unverändert abgegeben (MINKOWSKI). Auch ist es durch andauernde elektrische Reizung der Leber gelungen, die Menge der ausgeschiedenen Harnsäure erheblich in die Höhe zu treiben (MILROY).

Die Leber muß daher als Organ der Harnsäurebildung bei den Vögeln aufgefaßt werden.

In der Leber wird also aus Ammoniak Harnstoff in großem Umfange gebildet, und die übrigen Organe des Körpers dürften in dieser Hinsicht jedenfalls nur einen geringen Anteil haben. Als Quelle dieses Ammoniaks hat sich vor allem der Verdauungstraktus herausgestellt, denn nach den Untersuchungen von NENCKI, SALASKIN und anderen ist der Ammoniakgehalt der Darm- und der Magenschleimhaut wesentlich größer als der der übrigen Organe, wie auch das Pfortaderblut beträchtlich mehr Ammoniak enthält als das Lebervenen- und das arterielle Blut. Außerdem kommt noch das in der Leber selbst aus den Aminosäuren gespaltene Ammoniak hier in Betracht.

Dadurch ist es aber nicht erwiesen, daß aller Harnstoff (mit Ausnahme derjenigen Menge, die durch direkte Abspaltung aus dem Eiweiß entsteht, vgl. S. 446) aus Ammoniak her stammt und in der Leber gebildet wird. Vielmehr ergibt die Erfahrung, daß beim Hunde auch nach vollständiger Ausschaltung der Leber große Mengen von Harnstoff ausgeschieden werden. Beim Menschen hat man dementsprechend gefunden, daß bei Leberkrankheiten, wo die ganze Leber, nach den Sektionsergebnissen zu urteilen, völlig leistungsunfähig gewesen ist, mehr als 60 Proz. des Gesamtstickstoffes im Harn als Harnstoff abgegeben worden sind. Wenn es nun richtig ist, daß bloß die Leber die Umwandlung von Ammoniak in Harnstoff ausführen kann, so folgt hieraus endlich, daß nur ein Teil des im zersetzten Eiweiß enthaltenen Stickstoffes in Ammoniak übergeht, während ein anderer Teil andere Stadien durchläuft, bis er als Harnstoff vom Körper abgegeben wird.

Im Harn kommt aber auch unter normalen Verhältnissen immer Ammoniak in einer gewissen Menge vor. Dieses Ammoniak ist notwendig, um zur Sättigung der im Harn ausgeschiedenen Säuren beizutragen, denn zu diesem Zwecke genügen die fixen Basen nicht allein. Ist die Säurebildung im Körper groß, oder werden freie Säuren dem Körper zugeführt, so ist die Menge des Ammoniaks größer, und dementsprechend nimmt die Menge des Harnstoffs ab. Bei vermehrter Zufuhr von fixen Alkalien wird dagegen die Ammoniakmenge herabgesetzt, und die Harnstoffmenge nimmt statt dessen zu. Je nach dem Bedürfnis wird also der Umfang der Harnstoffbildung aus Ammoniak geregelt, und eine größere oder geringere Menge von Ammoniak kommt als solches zur Verwendung. Daß diese regulatorische Funktion der Leber übertragen ist, scheint aus dem schon Bemerkten hervorzugehen.

Die Harnsäure, die von den Säugetieren ausgeschieden wird, stellt nicht ein Produkt der Eiweißzersetzung im allgemeinen

dar, sondern scheint hauptsächlich aus den Nukleïnen zu stammen (HORBACZEWSKI). Bei der Zersetzung im Körper würden nämlich die Nukleïne in Eiweiß, Phosphorsäure und Purinbasen (vgl. S. 90) gespalten werden. Letztere gehen durch Oxydation in Harnsäure über; indes finden sich im Harn neben der Harnsäure auch Nukleïnbasen obwohl in ziemlich geringer Menge vor.

Neuere Erfahrungen (BURIAN und SCHUR, SIVÉN) haben erwiesen, daß die Harnsäure zum Teil aus Purinbasen, welche dem Körper mit der Nahrung zugeführt werden, zum Teil aus den im Körper selbst befindlichen herrührt.

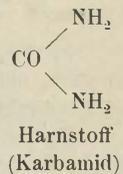
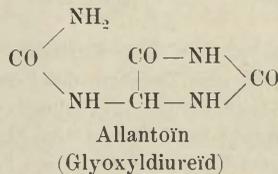
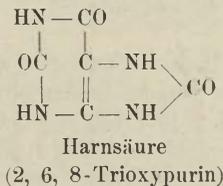
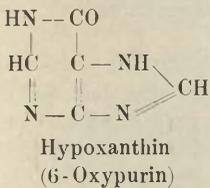
Die Menge der letzteren ist bei einem und demselben Individuum konstant und beträgt bei einem erwachsenen, gesunden Menschen etwa 0.3—0.6 g (= 0.1—0.2 g N) pro Tag. Sie kann direkt ermittelt werden, wenn man eine Kost verabreicht, welche keine Nukleïne (Purinbasen) enthält und also aus z. B. Milch, Käse, Eiern, Kartoffeln, Reis, Weißbrot usw. besteht; trotz außerordentlich großer Variationen der zugeführten Eiweißmenge zeigen sich bei den genannten Nahrungsmitteln keine entsprechenden Variationen der Harnsäure und der Purinbasen im Harn. Welchen Vorgängen diese konstante und von der Nahrung unabhängige Harnsäurebildung ihr Entstehen verdankt, darüber können wir zur Zeit nichts Bestimmtes sagen.

Besteht aber die Kost aus Nahrungsmitteln, welche Purinbasen enthalten (Fleisch, Leber, Thymus usw.), so steigt entsprechend der Menge der aufgenommenen Purine die Harnsäureabgabe an. Die Menge der zugeführten Purinbasen, welche als solche oder wesentlich als Harnsäure in den Harn übertreten, scheint von der chemischen Beschaffenheit derselben bedingt zu sein: so finden wir bei Hypoxanthin (Fleisch, Leber, Milz) die Hälfte, bei Adenin (Thymus) etwa das Viertel des zugeführten Purinstickstoffes in dieser Form im Harn wieder (BURIAN und SCHUR).

Nach WIENERS Untersuchungen wird Harnsäure wenigstens in der Leber, dem Thymus und der Milz gebildet, und es ist nicht unwahrscheinlich, daß alle Organe, je nach ihrem Nukleïngehalte, sich an dieser Harnsäurebildung beteiligen.

Jedenfalls sind, wie schon bemerkt, die im Harn abgegebenen Purinderivate bei den Säugetieren nur ein Bruchteil der von der Nahrung aufgenommenen, bzw. im Körper selber gebildeten. Ein beträchtlicher Teil derselben muß also im Körper weiter oxydiert und in Harnstoff verwandelt werden, was vielleicht am deutlichsten daraus hervorgeht, daß nach Nierenexstirpation keine Ansammlung von Harnsäure im Blute stattfindet. Die normale Abgabe von Harnsäure dürfte daher davon abhängig sein, daß die betreffende Umwandlung nicht streng quantitativ erfolgt, weshalb das Blut die Gelegenheit hat, sich während der Strömung durch die Nieren teilweise von derselben zu befreien.

Nach Harnsäureeingabe erscheint beim Hunde Allantoïn im Harn (SALKOWSKI), und auch beim Menschen hat man z. B. bei der Lebercirrhose eine Allantoïnausscheidung nachgewiesen. Diese Verbindung könnte also eine Zwischenstufe beim Abbau der Harnsäure darstellen. Die genetischen Beziehungen zwischen den hier in Betracht kommenden Substanzen geht aus folgenden Formeln hervor:



Beim Kaninchen und Rind scheint dagegen das Glykokoll als intermediäres Stadium beim Zerfall der Harnsäure aufzutreten und nach WIENER würde das Allantoin sogar beim Hunde nicht als Abbauprodukt derselben gelten können.

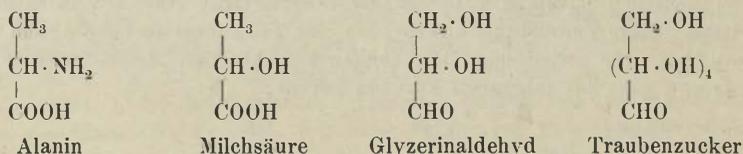
Daß die Leber den Ort der Harnsäurezersetzung darstellt, geht aus mehreren Beobachtungen hervor. Bei künstlicher Durchblutung der Leber oder bei Digerieren von Harnsäure mit Leberbrei verschwindet die Harnsäure. Dagegen tritt sie nach BURIAN und SCHUR im Blute von nierenlosen Hunden nach stattgefundener Ausschaltung der Leber sofort auf. Indes liegen Erfahrungen vor, laut welchen auch andere Organe zur Zerstörung der Harnsäure befähigt sind.

Die Harnsäure stellt also bei den Säugetieren ein intermediäres Produkt des Stoffwechsels dar. Bei den Vögeln ist sie dagegen das wesentlichste N-haltige Endprodukt des Eiweißes, und zwar wird sie, zum größten Teil, durch einen in der Leber sich vollziehenden synthetischen Vorgang gebildet, bei welchem wahrscheinlich ein Harnstoffrest und die Fleischmilchsäure als Ausgangsmaterial zu betrachten sind. Ein näheres Studium dieses Vorganges würde uns indes hier zu weit führen.

Der im Eiweiß enthaltene Schwefel wird zum größten Teil als Schwefelsäure und Ätherschwefelsäure („saurer Schwefel“), zum Teil aber auch als „neutraler Schwefel“ (Rhodanwasserstoff, Abkömmlinge des Taurins und Cystins, Oxyproteinsäure [s. S. 459] und andere organische Verbindungen) in den Harn ausgeschieden. Ein Teil des Schwefels wird außerdem in der Galle als Taurocholsäure abgegeben (vgl. S. 305). Dieser Schwefel dürfte wesentlich der Cystingruppe entstammen.

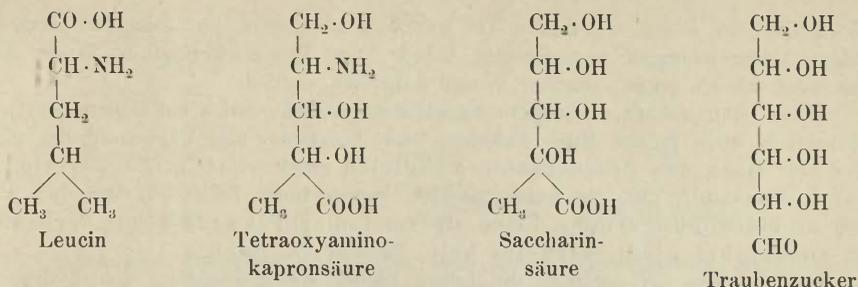
Wie oben (S. 150) erwähnt wurde, ist es sehr wahrscheinlich, daß unter Umständen wenigstens aus dem Eiweiß Kohlehydrate im Körper gebildet werden, und zwar ohne daß die in den meisten Eiweißkörpern enthaltene Kohlehydratgruppe dabei ausschließlich beteiligt wäre. Nach allem, was über die Spaltungsweise des Eiweißes uns bekannt ist, muß diese Kohlehydratbildung als ein synthetischer Vorgang aufgefaßt werden, indem der Zucker durch Abspaltung der Amidgruppen und durch Synthese und partielle Oxydation des zurückbleibenden N-freien Anteils gebildet wird (F. MÜLLER).

Nach einer Zusammenstellung von LANGSTEIN kommen hier vor allem folgende Möglichkeiten in Betracht. Vom Alanin kann man durch Einwirkung der salpetrigen Säure leicht zur Milchsäure gelangen. Diese ist ihrerseits die tautomere Form des Glycerinaldehyds, das sich leicht zu Traubenzucker kondensiert:



In der Tat hat man nach Fütterung mit Alanin teils eine Milchsäureausscheidung im Harn, teils auch eine Zunahme des Leberglykogens beobachtet. Ob hier eine direkte oder indirekte Glykogenbildung vorliegt (vgl. S. 150), läßt sich indes nicht unterscheiden.

Ferner könnte vom Leucin eine Zuckerbildung erfolgen; aus diesem würde zuerst die im Körper tatsächlich nachgewiesene Tetraoxyaminokapronsäure (vgl. S. 91) und dann der Traubenzucker entstehen:



Auch wäre es möglich, daß das Leucin durch Sprengung der Kohlenstoffkette in der Mitte über Alanin und Milchsäure zu Zucker würde. Für die Möglichkeit einer Zuckerbildung aus Leucin sprechen auch Beobachtungen an einem Diabetiker, bei welchem die Verabreichung von Leucin eine deutliche Vermehrung der Zuckerausscheidung bewirkte.

Endlich ist eine Zuckerbildung aus den Diaminosäuren über den Oxyminosäuren nicht auszuschließen.

§ 2. Der Abbau der Kohlehydrate.

Die aus dem Darne resorbierten Kohlehydrate gelangen zum größten Teil als Traubenzucker ins Blut. Wenn der Gehalt des Blutes an Zucker, wegen einer reichlichen Zuckermenge in der genossenen Kost, eine gewisse niedrige Grenze (etwa 0.2—0.3 Proz.) übersteigt, wird ein Teil des Zuckers durch die Nieren in den (sonst nur Spuren von Zucker enthaltenden) Harn ausgeschieden (alimentäre Glykosurie; vgl. S. 438). Hierbei ist der im Harn erscheinende Zucker immer gleicher Art wie der im Überschuß genossene. Die Stärke ruft keine alimentäre Glykosurie hervor, was wahrscheinlich von ihrer verhältnismäßig langsamen Verdauung bedingt ist, denn hierdurch wird die plötzliche Überschwemmung des Blutes mit Zucker vermieden.

Der Zucker, welcher nicht sogleich weiter oxydiert wird, wird entweder als Fett oder als Glykogen im Körper angesetzt und dann bei stattfindendem Bedarf wieder in Anspruch genommen. Die größte Menge von Glykogen ist in der Leber abgelagert, sie wird aber nicht daselbst verbrannt, sondern kommt in irgend einer Weise in den allgemeinen Saftstrom hinein und wird dann in den Organen des Körpers, vor allem in den Muskeln, oxydiert. Es ist möglich, daß dieser Transport teilweise unter Beihilfe von Leukocyten stattfindet. Zu einem anderen und aller Wahrscheinlichkeit nach viel bedeutenderen Teil geschieht dieser Transport dadurch, daß das Glykogen in Dextrose umgewandelt und also im Blutplasma gelöst wird.

Die physiologische Zuckerbildung in der Leber, die von CL. BERNARD (1853) entdeckt wurde, ist seitdem vielfach verneint worden, indem man angenommen hat, daß die tatsächlich sehr leicht nachzuweisende Zunahme des Zuckers in einer vom Körper ausgeschnittenen Leber von postmortalen Vorgängen bedingt sei. Daß diese Deutung

jedoch nicht das Richtige getroffen hat, geht, wie es scheint, aus mehreren hierher gehörigen Untersuchungen unzweideutig hervor, und die Zuckerbildung in der Leber muß daher als ein physiologischer Prozeß aufgefaßt werden.

Wenn man mit einer stumpfen Nadel einen medialen Stich am Boden der vierten Hirnkammer etwa in der Mitte zwischen dem Acusticus- und Vagusursprung macht, wird der Harn des Versuchstieres sogleich zuckerhaltig (Zuckerstich von CLAUDE BERNARD), und das Leberglykogen verschwindet rasch. Wenn der Stich aber an einem hungernden Tiere, dessen Leberglykogen schon verbraucht ist, ausgeführt wird, erscheint kein Zucker im Harn.

Nach einiger Zeit erlangt die Leber wieder die Fähigkeit, Kohlehydrate als Glykogen aufzuspeichern. Auf Grund dessen dürfte die Zuckerbildung als Folge eines Reizes und nicht als Resultat einer Zerstörung aufzufassen sein. Die betreffende Erregung wird durch die Splanchnici der Leber zugeführt, und nach Durchschneidung dieser Nerven bleibt der Stich erfolglos.

Auch durch Reizung zahlreicher zentripetaler Nerven sowie infolge der verschiedensten traumatischen und operativen Eingriffe (Gehirnerschütterung und -Blutung, Entzündung der Hirnhäute, Neuralgien usw.) kann eine Zuckerabgabe im Harn hervorgerufen werden. Hier liegen wohl wesentlich reflektorische Vorgänge vor, welche unter Mitwirkung des Kopfmakes zu einer vermehrten Zuckerbildung in der Leber führen.

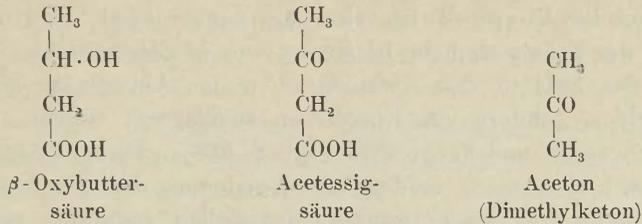
Durch diese Reflexe bekommen die arbeitenden Organe, insbesondere die Muskeln, aus der Leber die für ihre Leistungen nötigen Kohlehydrate; sie stellen daher, wie PFLÜGER ausgeführt hat, einen wichtigen regulatorischen Mechanismus des Stoffverbrauches im Körper dar.

Die Umwandlung des Glykogens in Zucker wird von einigen Autoren als ein Ausdruck der Lebenstätigkeit der Leberzellen aufgefaßt; andere deuten sie dagegen als die Wirkung eines besonderen Enzyms, welches in den Zellen gebildet wird. Eine nähere Erörterung dieser Frage muß indes hier unterlassen werden.

Durch Exstirpation des Pankreas (vgl. S. 437), bei der Zuckerharnruhr (Diabetes mellitus), nach Vergiftung mit dem Glukoside Phloridzin, wie auch unter anderen Umständen erleidet der Kohlehydratstoffwechsel eine chronische Veränderung, indem jetzt Zucker in abnorm großer Menge regelmäßig im Harn abgegeben wird. Bei der Phloridzinvergiftung ist dies wesentlich von einer vermehrten Durchlässigkeit der Nieren für Zucker bedingt, während die übrigen Formen der krankhaften Glykosurie dadurch entstehen, daß der Körper sein Vermögen, Zucker zu zersetzen, bezw. als Glykogen oder Fett aufzuspeichern, in größerem oder geringerem Umfange eingebüßt hat.

In der sogen. leichten Form des Diabetes wird Zucker nur in dem Falle durch die Nieren abgegeben, wenn die Kost Kohlehydrate enthält; wenn solche vermieden werden, hört die Zuckerausscheidung auf. Bei der schweren Form der Krankheit, zu welcher auch der Pankreasdiabetes gehört, erscheint Zucker im Harn, auch wenn keine Kohlehydrate in der Kost verabreicht werden. Der Körper oxydiert nur wenig oder überhaupt keinen Zucker, obgleich sein Oxydationsvermögen sonst gar nicht herabgesetzt ist. Da, wie oben bemerkt wurde (S. 152), aus dem Fette wahrscheinlich keine Zuckerbildung im Körper erfolgt, muß der Zucker in diesem Falle dem Eiweiß entstammen.

Bei der Zuckerkrankheit erscheinen im Harn nebst dem Zucker noch die sogen. Acetonkörper, β -Oxybuttersäure, Acetessigsäure und Aceton, deren gegenseitige Beziehungen aus folgenden Formeln ersichtlich sind:



Mit Ausnahme des Acetons, welches auch unter physiologischen Verhältnissen, aber nur in sehr geringer Menge im Harn abgegeben wird, kommen diese Verbindungen im normalen Harn, so viel bekannt, nie vor, woraus hervorgeht, daß die Zuckerkrankheit mit eingreifenden Veränderungen des Gesamtstoffwechsels verbunden sein muß.

Auch beim völlig gesunden Menschen tritt Acetonurie auf, wenn die Kost nicht die genügende Menge von Kohlehydraten enthält. Bei reiner Eiweißnahrung ist sie indes nur schwach und nimmt bei steigenden Mengen Eiweiß in der Kost sogar noch ab. Dagegen geht sie bei absolutem Hunger sowie bei ausschließlicher Fettnahrung sehr erheblich in die Höhe. Da dieselben Erscheinungen im großen und ganzen auch beim phloridzinvergifteten Hunde eintreten, ist es ziemlich wahrscheinlich, daß gerade der Ausfall der Kohlehydrate auch bei der schweren Form des Diabetes die Ursache der Acetonurie darstellt.

In welcher Weise und aus welchen Verbindungen das Aceton gebildet wird, darüber gehen die Ansichten wesentlich auseinander. Einige Autoren stellen sich vor, daß es durch Spaltung des Organeiweißes entstehen würde, während andere das Aceton als ein Abbauprodukt des Fettes auffassen.

Bei ihrem Abbau im Körper gehen die allermeisten Kohlehydrate durch die Stufe der Hexosen, bevor sie weiter zersetzt werden. Diese werden ebensowenig wie die übrigen Nahrungsstoffe glatt in ihre Endprodukte oxydiert, sondern die den Zucker zusammensetzenden Elemente vereinigen sich zu mehrfachen, größeren oder kleineren Gruppen, bevor sie als Kohlensäure und Wasser ausgeschieden werden. Zu diesen inter-

mediären Produkten gehören die Glukuronsäure $\begin{array}{c} \text{CHO} \\ | \\ (\text{CH} \cdot \text{OH})_4 \\ | \\ \text{COOH} \end{array}$, welche ihrer-

seits im Körper in Oxalsäure übergehen kann; ferner die Fleischmilchsäure (?) und der Äthylalkohol. Aus den vorliegenden Untersuchungen läßt es sich aber noch nicht entscheiden, ob der Zucker immer auf dieselbe Weise zerfällt, oder ob er unter verschiedenen Bedingungen und in verschiedenen Organen verschiedene Zersetzungsprozesse durchläuft.

§ 3. Der Abbau der Fette.

Das Fett, welches im Überschuß genossen wird, lagert sich, wie schon bemerkt, als solches in den Fettzellen direkt ab. Wie der Transport an Ort und Stelle und der Ansatz daselbst erfolgt, ist noch nicht völlig aufgeklärt. Bei seinen Untersuchungen über diese Frage konnte METZNER nirgends einen Anhalt dafür finden, daß das Fett aus der Umgebung der

Zelle in dieselbe korpuskulär eintrete, denn niemals fanden sich in der Umgebung der Zellen ähnliche Elemente, wie in dieser selbst. Und in den Zellen ist das Fett in den Anfangsstadien der Ablagerung nicht in Form von Kügelchen, sondern von Ringelchen abgelagert, welche sich von Tag zu Tag verbreitern und vergrößern (vgl. S. 368). Diese Tatsachen werden von METZNER und ALTMANN in der Weise gedeutet, daß das Fett nur in gelöster Spaltungsform (als Fettsäuren) den Zellen zugeführt und von denselben in Neutralfett wieder synthetisiert wird. Nicht unwahrscheinlich ist es, daß das Fett bei seiner Mobilisierung aus den Fettzellen wiederum gespalten und in löslicher Form zu den verschiedenen Organen gebracht wird.

Um Aufschlüsse über den oxydativen Abbau der Fettkörper im tierischen Organismus zu gewinnen, hat POHL untersucht, wie sich die nach der Theorie zu erwartenden intermediären Zersetzungsprodukte verhalten, wenn sie dem Tierkörper einverleibt werden. Entwirft man nämlich theoretisch diejenigen Körperreihen, die sich bei Oxydation von hoch zusammengesetzten Fettkörpern, z. B. Fettsäuren und Kohlehydraten bilden können, so sieht man, daß der endgültigen CO_2 -Bildung bei den verschiedenartigsten Körpern gleiche, relativ einfach zusammengesetzte Zwischenprodukte vorausgehen. Läßt es sich nun durch den Tierversuch nachweisen, daß einzelne von den zu erwartenden Vorstufen der Kohlensäure, direkt in den Tierkörper eingeführt, zerstörbar, andere aber nicht zerstörbar sind, so ist eine Vorstellung darüber möglich, ob sich auch bei der physiologischen Oxydation zusammengesetzter Fettkörper die betreffenden Zwischenprodukte bilden oder nicht. Die Untersuchung POHLS hat nun ergeben, daß die Oxalsäure im Tierkörper unzerstörbar ist; daß die bei der Oxydation der Äthanderivate mutmaßlich vorkommenden Säuren, Glykolsäure, $\text{CH}_2 \cdot \text{OH} \cdot \text{COOH}$, Glyoxylsäure, $\text{CH}(\text{HO})_2 \cdot \text{COOH}$, in relativ großen Mengen im Körper zerstörbar sind, ohne wie bei der Oxydation extra corpus Oxalsäure zu bilden. Die am höchsten oxydierte Säure dieser Reihe, die im Körper verbrennbar ist, die Glyoxylsäure ist als nächste Vorstufe der Kohlensäure zu betrachten. Glykol, $\text{CH}_2\text{OH} \cdot \text{CH}_2\text{OH}$, ist für den Körper nur teilweise ohne Oxalsäurebildung verbrennbar. Malonsäure, $\text{CH}_2(\text{COOH})_2$, Tartronsäure, $\text{CH} \cdot \text{OH}(\text{COOH})_2$, Mesoxalsäure, $(\text{HO})_2 \cdot \text{C} \cdot (\text{COOH})_2$, Glycerinsäure, $\text{CH}_2 \cdot (\text{OH}) \cdot \text{CH}(\text{OH}) \cdot \text{COOH}$, sind verbrennbar, und somit ist ihre intermediäre Bildung bei der tierischen Verbrennung möglich. Dagegen vermag der Körper Weinsäure, $\text{C}_4\text{H}_6\text{O}_6$, nur in geringem Umfang zu verbrennen.

DREIZEHNTES KAPITEL.

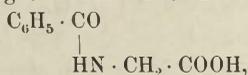
Die Ausscheidungen des Körpers.

Mehrere Organe, die Haut, der Darm und die Leber, die Lungen und die Nieren, haben neben ihren anderen Aufgaben auch diejenige, verschiedene Substanzen, welche dem Körper unnützlich oder sogar schädlich sind, aus ihm zu entfernen. Zu diesen Substanzen gehören in erster Linie die Produkte, welche bei der Zersetzung der Nahrungsstoffe

gebildet werden. Auch Substanzen, welche in der einen oder anderen Weise in die Körperflüssigkeiten hineinkommen und im Körper eine schädliche Wirkung entfalten können, werden entweder unverändert oder nach mehr oder weniger durchgreifenden Umwandlungen durch die Tätigkeit dieser Organe vom Körper abgegeben. Diese Umwandlungen bezwecken, in zahlreichen Fällen wenigstens, schädliche Substanzen, welche nicht augenblicklich eliminiert werden können, in verhältnismäßig unschuldige überzuführen. Ein Beispiel davon haben wir in der Harnstoffbildung aus Ammoniumsalsen schon kennen gelernt (vgl. S. 447). Hierher gehören ferner folgende Erscheinungen.

Bei der Fäulnis im Darm entstehen aus dem Eiweiß unter anderen Produkten die zur aromatischen Reihe gehörigen Indol, Skatol, Parakresol, Phenol, Phenylpropionsäure, Phenylessigsäure, Paraoxyphenylessigsäure, Paraoxyphenylpropionsäure usw., welche zum Teil in die Körperflüssigkeiten übergehen. Von diesen gehen die beiden letzten (die sogen. aromatischen Oxy Säuren), die aus dem Tyrosin durch Abspaltung von Ammoniak entstehende Paraoxyphenylpropionsäure, $C_6H_4(OH) \cdot C_3H_4 \cdot COOH$, und das Oxydationsprodukt dieser Säure, die Paraoxyphenylessigsäure, $C_6H_4(OH) \cdot CH_2 \cdot COOH$, zum allergrößten Teil unverändert in den Harn über. Die übrigen Substanzen verbrennen zwar nicht im Körper, erleiden aber, bevor sie in den Harn austreten, eine synthetische Umwandlung, durch welche sie unschädlich gemacht werden.

Das älteste Beispiel in dieser Richtung ist der von WÖHLER (1824) gebrachte Nachweis, daß dem Tierkörper einverleibte Benzoësäure in demselben in eine kohlenstoffreichere, stickstoffhaltige Säure übergeht, die Hippursäure, die durch die Nieren ausgeschieden wird. Die Hippursäure,



ist ein Paarling des Glykokolls (Aminoessigsäure, $NH_2 \cdot CH_2 \cdot COOH$) mit der Benzoësäure, einem im Körper entstandenen Oxydationsprodukt der bei der Darmfäulnis gebildeten Phenylpropionsäure, $C_6H_5 \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot COOH$.

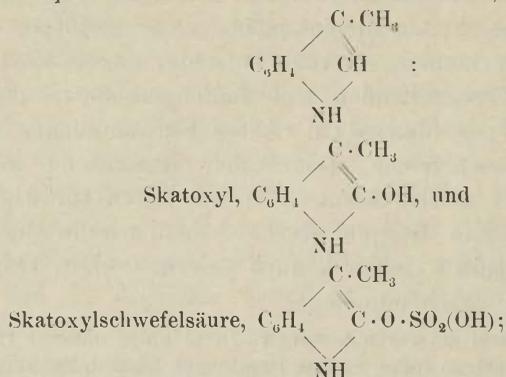
Die Synthese der Hippursäure findet beim Hunde ausschließlich in den Nieren (SCHMIEDBERG und BUNGE), beim Kaninchen aber auch in anderen Organen, in der Leber und in den Muskeln statt. Werden Säugetieren an Stelle von Benzoësäure Salicylsäure, Oxybenzoësäure, Paraoxybenzoësäure usw. eingegeben, so werden diese Säuren analog der Umwandlung der Benzoësäure in Hippursäure verändert, indem sie wie diese sich zum größeren oder kleineren Teile mit Glykokoll vereinigen. Man hat die so entstehenden Säuren als Salicylursäure, Oxybenzursäure, Paraoxybenzursäure usw. bezeichnet.

Die folgenden Synthesen scheinen in verschiedenen Organen des Körpers, vor allem in der Leber, stattzufinden. Das Indol, C_6H_7 $\begin{array}{c} \diagup CH \\ \diagdown NH \end{array}$, geht nach der Resorp-

tion in Indoxyl, C_6H_7 $\begin{array}{c} \diagup C \cdot OH \\ \diagdown NH \end{array}$ $\begin{array}{c} \diagup CH \\ \diagdown \end{array}$, über, und dieser Körper paart sich dann mit Schwefel-

säure zu Indoxylschwefelsäure, Harnindikan, C_6H_7 $\begin{array}{c} \diagup C \cdot O \cdot SO_2(COH) \\ \diagdown CH \\ \diagdown NH \end{array}$.

In ganz entsprechender Weise entstehen aus Skatol, Methylindol,



aus dem Phenol, $\text{C}_6\text{H}_5 \cdot \text{OH}$: Phenolschwefelsäure, $\text{C}_6\text{H}_5 \cdot \text{O} \cdot \text{SO}_2(\text{OH})$;

aus dem Parakresol, $\text{C}_6\text{H}_4 \begin{array}{l} \diagup \text{OH} \\ \diagdown \text{CH}_3 \end{array}$: Parakresolschwefelsäure, $\text{C}_6\text{H}_4 \begin{array}{l} \diagup \text{O} \cdot \text{SO}_2(\text{OH}) \\ \diagdown \text{CH}_3 \end{array}$

Wenn die zur Bindung der Phenole verfügbare Schwefelsäure nicht ausreicht, werden die betreffenden Substanzen mit Glukuronsäure (vgl. S. 453) gepaart. Diese Säure stellt ein intermediäres Stoffwechselprodukt dar und wird nur dann nicht weiter zersetzt, wenn sie durch Paarung mit anderen Stoffen vor der Verbrennung in Tierkörper geschützt wird.

Die im Darm, in der Leber und in den Lungen stattfindenden Ausscheidungen haben wir schon studiert. Es erübrigt also nur, die Ausscheidungen durch die Nieren und die Haut zu erörtern.

Erster Abschnitt.

Der Harn und die Harnausscheidung.

§ 1. Der Harn.

Der Harn wird durch die Tätigkeit der Nieren gebildet. Er enthält die Hauptmenge der stickstoff- und schwefelhaltigen Produkte des Stoffwechsels sowie eine große Anzahl anderer vom Körper abzugebender Substanzen.

a. Die allgemeinen Eigenschaften des Harns.

Wenn man mit verschiedenen Indikatoren die Reaktion eines und desselben Harns prüft, so findet man dieselbe sehr verschieden, und zwar mit Phenolphthalein sauer, mit Lackmus sauer, neutral oder alkalisch, mit Methylorange alkalisch. Diese Verschiedenheit ist von den Eigenschaften der verschiedenen Indikatoren bedingt und läßt sich unschwer von dem Standpunkte der von OSTWALD entwickelten Theorie aus erklären. Nach dieser stellen die Indikatoren schwache Säuren oder Basen dar, deren Radikale als Ionen eine andere Farbe als die elektrisch neutralen Moleküle besitzen.

So ist das Phenolphthalein in nicht dissoziiertem Zustande farblos; sobald aber die Lösung alkalisch wird, bildet sich ein weitgehend dissoziiertes Salz, und es kommt die intensiv rote Farbe seines negativen Ions zum Vorschein. Damit aber die Reaktion bereits bei einem sehr geringen Überschuß an Hydroxyl- oder Wasserstoff-Ionen eintrete, muß die als Indikator benutzte Säure oder Base schwach sein, und zwar kommt hier die Stärke der zu untersuchenden Säure oder Base in erster Linie in Betracht. Bei Gegenwart schwacher Säuren vermag man die Azidität nur mit Hilfe eines Indikators zu bestimmen, der selber eine noch schwächere Säure darstellt als die schwächste der vorhandenen Säuren; bei Gegenwart schwacher Basen läßt sich die Alkalicität nur mit Hilfe einer etwas stärkeren Säure als Indikator, wie z. B. Methylorange, feststellen.

Im Harn kommen sowohl schwache Säuren, wie CO_2 und H_3PO_4 , in erheblichen Mengen, als auch eine ziemlich schwache Base, das Ammoniak, wenn auch in sehr geringer Menge vor. Um die wahre Reaktion des Harns zu ermitteln, muß man daher eine sehr schwache Säure als Indikator benutzen. Mit Methylorange kann man die Phosphorsäure nur als eine einwertige Säure und die Kohlensäure überhaupt nicht titrieren, denn das Methylorange wird durch solche schwache Säuren nicht quantitativ aus seiner Alkaliverbindung verdrängt, und daher kann die MethylorangeLösung bei einer tatsächlich stattfindenden neutralen oder sogar sauren Reaktion durch ihre Farbe eine alkalische Reaktion vortäuschen. Lackmus ist allerdings eine schwächere Säure als das Methylorange; nichtsdestoweniger reagiert er nicht auf einen Überschuß von Kohlensäure und behält deswegen seine blaue Farbe selbst in reichlich sauren Flüssigkeiten. Dagegen ist das Phenolphthalein für die Kohlensäure empfindlich, und die Phosphorsäure verhält sich ihm gegenüber als eine zweibasische Säure. Nur das dritte Wasserstoffatom der letzteren ist in so geringem Grade dissoziiert, daß eine Titration desselben überhaupt nicht ausführbar ist.

Die unter Anwendung des Phenolphthalein als Indikator bestimmte Reaktion des Harns ist immer neutral oder schwach sauer; einer tatsächlich alkalischen Reaktion begegnen wir nur bei Harnen, welche unter Bakterienwirkung eine Zersetzung erlitten haben (AUERBACH und FRIEDENTHAL).

Durch Titrieren ermittelt man die rein chemische Azidität, welche an der Menge Lauge gemessen wird, die zugesetzt werden muß, damit das Metall den Säurewasserstoff vollständig verdrängt. Von physikalisch-chemischem Standpunkte aus ist dagegen die Azidität von der Konzentration der in der Flüssigkeit vorhandenen Wasserstoff-Ionen bedingt. Nach v. RHORER und HOEBER enthält 1 l Harn durchschnittlich etwa 0.003—0.005 (Minimum 0.0004, Maximum 0.01) mg ionisierten Wasserstoff, gegen etwa 0.0001 mg im destillierten Wasser. Diese Azidität entspricht der einer Säure, welche in $\frac{1}{30}$ Lösung zu $\frac{1}{100}$ Proz. dissoziiert ist, und ist etwa 10 000 mal geringer als die durch Titrieren bestimmte.

Angesichts des sehr komplizierten physikalisch-chemischen Verhaltens des Harns ist es kaum möglich, den Anteil der verschiedenen Harnsubstanzen in Bezug auf die Harnazidität zu bestimmen.

Der frisch gelassene Harn ist in der Regel ganz klar; beim Stehen trübt er sich zuweilen wegen Ausscheidung von harnsauren Salzen. Auch erscheint in ihm eine schwache flockige Trübung (Nubecula). Diese enthält nach K. A. H. MÖRNER eine besondere Mucinsubstanz (Harnmukoid), die wahrscheinlich von der Schleimhaut der Harnwege gebildet und in der Form einer Gallerte dem Harn zugemischt wird.

Die Farbe des Harns ist in einem gewissen Grade von seiner Konzentration abhängig und ändert sich bei steigender Konzentration von blaß strohgelb zu dunkel rotgelb und rotbraun.

Der Geschmack des Harns ist salzig, sein Geruch eigentümlich aromatisch.

Die Menge des Harns ist von vielen Umständen abhängig und variiert daher nicht unerheblich. Im Mittel kann sie bei einem erwachsenen Manne auf etwa 1500 ccm pro Tag geschätzt werden.

Das spezifische Gewicht des Harns zeigt nicht geringe Variationen, bewegt sich beim Menschen aber im allgemeinen zwischen 1.017 und 1.020, kann aber auf 1.002 herabsinken und auf 1.047 ansteigen.

Die molekulare Konzentration (Δ) des Harns, gemessen durch die Erniedrigung des Gefrierpunktes, steht in einer gewissen Beziehung zu dem spezifischen Gewicht (s) und kann daraus annäherungsweise nach der Formel: $\Delta = 75(s - 1)$ berechnet werden. Das Verhältnis zwischen der molekularen Konzentration der organischen (Ko) und anorganischen (Ka) Moleküle (Ko/Ka) ist im allgemeinen 0.75 (BUGARSZKY).

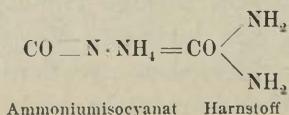
Wenn der Harn in genügender Menge einem Tiere intravenös eingespritzt wird, so wird dadurch eine zum Tode führende akute Vergiftung hervorgerufen. Die Giftigkeit verschiedener Harne scheint ziemlich verschieden zu sein, und BOUCHARD bezeichnet als toxische Einheit (Urotoxie) die Menge (in Kubikzentimetern) des Harns, welche zur Tötung eines Kilogramms Kaninchen genügt; diese Menge beträgt in der Regel etwa 30—60 ccm. Nach BECK ist die Giftigkeit des normalen Harns wesentlich von der Anwesenheit von Kaliumsalzen bedingt; indes finden sich im Harn alkaloidähnliche Substanzen, welche unter normalen Verhältnissen nur in geringer Menge vorkommen, bei krankhaften Zuständen aber in größeren Quantitäten ausgeschieden werden dürften und also die Toxicität des Harns mehr oder weniger steigern könnten. Näher darauf einzugehen, liegt außerhalb der Aufgabe dieses Lehrbuches.

b. Die Zusammensetzung des Harns.

1. Der Harnstoff, Karbamid (vgl. S. 446), stellt den wichtigsten und in größter Menge vorkommenden Bestandteil des Harns dar. Der täglich im Harn abgegebene Harnstoff ist, wie wir schon gesehen haben (vgl. S. 114), vor allem von der Größe der Eiweißzufuhr in der Kost abhängig. Bei VOITS Normalkostsatz für einen mittleren Arbeiter beträgt die Harnstoffmenge etwa 30 g pro Tag. Der Prozentgehalt des Harns an Harnstoff ist im allgemeinen etwa 2—3.

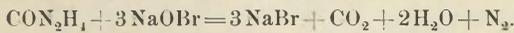
Von der Gesamtmenge des im Harn abgegebenen Stickstoffes beträgt der als Harnstoff erscheinende beim Menschen etwa 90 Proz.

Der Harnstoff wurde zuerst von ROUELLE aus dem Harn dargestellt (1773). Im Jahre 1828 gelang es WÖHLER, durch Erwärmung einer Lösung von Ammoniumisocyanat den Harnstoff synthetisch darzustellen:



Diese Synthese war die erste künstliche Darstellung einer im Tierkörper vorkommenden Substanz und leitete also die ganze organische Synthese ein. BERZELIUS schlug daher vor, das Radikal des Harnstoffes *Proïn* (Morgenröte) zu nennen.

Der Harnstoff kristallisiert in langen, bei 132° C. schmelzenden, rhombischen, in Wasser leicht löslichen Prismen oder Nadeln (Fig. 136) und verbindet sich mit Säuren zu kristallisierenden Verbindungen. Schon bei 100° wird er aber zum Teil zersetzt. Durch Baryt oder Ätzkalilauge wird er in Kohlensäure und Ammoniak zersetzt. Dieselbe Zersetzung erleidet er bei einer durch Mikroorganismen hervorgerufenen alkalischen Gärung. Durch Natriumhypobromit wird der Harnstoff in Stickstoff, Kohlensäure und Wasser zerlegt:



Über den Ursprung des Harnstoffes im Tierkörper ist schon im Kapitel XII berichtet worden. Hier seien nur folgende Angaben von SCHÖNDORFF über den Gehalt verschiedener Organe an Harnstoff mitgeteilt. Diese beziehen sich auf einen Hund von 32 kg Körpergewicht nach reichlicher Fleischfütterung. Die untersuchten Organe betragen zusammen 53 Proz. des ganzen Körpergewichtes.



Figur 136. Harnstoff, aus menschlichem Harn dargestellt, aus wässriger Lösung durch langsame Verdunstung ausgeschieden, nach FUNK.

Organ	Prozent Harnstoff	Absolute Menge Harnstoff; g
Blut	0.116	1.36
Muskel	0.080	12.15
Leber	0.112	0.94
Nieren	0.670	1.04
Herz	0.173	0.29
Milz	0.122	0.12
Pankreas	0.119	0.06
Gehirn	0.128	0.92
Summa: —		16.87

Der Harnstoffgehalt der einzelnen Organe ist also, mit Ausnahme der Muskeln, des Herzens und der Nieren ungefähr derselbe als der des Blutes und im Mittel 0.12 Proz. Der hohe Harnstoffgehalt der Nieren erklärt sich wohl daraus, daß sich in ihnen fertig gebildeter Harn vorfindet, und derselbe durch die Analyse mitbestimmt wird.

2. Die Oxyproteïnsäure, welche von BONDZYNSKI und GOTTLIEB (1897) entdeckt wurde; ihr Baryumsalz hat nach den Analysen verschiedener Autoren folgende prozentige Zusammensetzung: C 27.5—30.0, H 3.9—4.1, N 7.0—10.6, S 1.6—1.8, Ba 28.7—29.8, O 26.5—31.6.

Im 24stündigen Harn beträgt ihre Menge (als Ba-Salz berechnet) nicht weniger als 3—4 g und mehr.

Diese Säure ist amorph und bleibt bei den meisten, für den Harn gebräuchlichen Trennungsmethoden in den Mutterlaugen. Sie wird mit Mercurinitrat gefällt und mit Phosphorwolframsäure nicht gefällt. Der Kohlenstoffquotient, C/N, dieser Säure ist nach

den Analysen PREGLS etwa 3.6. Sie trägt daher wesentlich dazu bei, den Kohlenstoffquotienten des Harns zu dem hohen Wert von etwa 0.72 (vgl. S. 103) zu steigern (PREGL); der Kohlenstoffquotient des Harnstoffes ist nur 0.43.

3. Kreatinin, Methylglykocyamidin, $\text{NH}:\text{C} \begin{array}{l} \text{NH} \text{---} \text{CO} \\ \text{N}(\text{CH}_3) \cdot \text{CH} \end{array}$, findet sich

zu etwa 0.25 Proz. im Harn. Die täglich im Harn abgegebene Menge von Kreatinin beträgt 0.6—2.1 g und kann durchschnittlich auf etwa 1 g geschätzt werden.

Das Kreatinin krystallisiert in Prismen und ist in Wasser ziemlich leicht löslich (1:11.5 in kaltem Wasser). Es wirkt reduzierend und ist eine starke Base, welche Ammoniak aus Ammoniumsalzen ausscheidet und mit Säuren gut krystallisierende Salze bildet. Auch mit einigen Salzen geht es Verbindungen ein; unter denen ist die Verbindung mit Zinkchlorid, $(\text{C}_4\text{H}_7\text{N}_3\text{O})_2 \cdot \text{ZnCl}_2$, besonders charakteristisch. Durch Einwirkung von Basen geht es unter Wasseraufnahme leicht wieder in Kreatin, Methyl-

guanidinessigsäure, $\text{NH}:\text{C} \begin{array}{l} \text{NH}_2 \\ \text{N}(\text{CH}_3) \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{COOH} \end{array}$, über.

Im Harn kommt das Kreatin nur ausnahmsweise und immer nur in sehr geringer Menge vor.

4. Ammoniak, NH_3 . Die tägliche Menge beträgt etwa 0.5—0.9 g = etwa 2—4 Proz. des Harnstickstoffes. Das Verhältnis Ammoniak:Harnstoff ist etwa wie 1:40 (vgl. oben S. 448).

5. Die Harnsäure, 2, 6, 8-Trioxypurin (s. S. 90) kommt im Harn des Menschen und der Säugetiere nur in geringen Mengen (etwa 0.7 [0.2—1.4] g pro Tag) vor. Das Verhältnis Harnsäure:Harnstoff ist etwa wie 1:40—1:70; beim Neugeborenen kommt ein noch größerer Teil des Harnstickstoffes als Harnsäure vor, so daß das betreffende Verhältnis hier 1:17, ja sogar 1:6.4 sein kann. Übrigens bietet dieses Verhältnis, nach den neuesten Ermittlungen über die Herkunft der Harnsäure (S. 449), kein besonderes Interesse dar.

Die Harnsäure wurde von SCHEELE entdeckt (1776). In reinem Zustande stellt sie ein schneeweißes Pulver dar und krystallisiert in durchsichtigen, rhombischen Täfelchen oder Prismen. Wenn sie sich aus dem Harn abscheidet, so ist sie immer mit Farbstoff beladen und bildet daher mehr oder weniger braunrote Massen. Auch ist ihre Krystallform verändert und zeigt jetzt kurze, dicke, oft durchwachsene oder rosettenförmig angeordnete Wetzsteine oder sogen. Tonnen-, Kamm- und Hantelform (vgl. Fig. 137 und 138).

Die Harnsäure ist unlöslich in Alkohol und Äther, in reinem Wasser von 18° C. sehr schwer löslich (1:39480); in normaler Salzsäure und Schwefelsäure ist sie noch weniger löslich; durch Harnstoff wird ihre Löslichkeit nicht, wie man früher annahm, gesteigert (HIS und PAUL).

Die Harnsäure ist eine zweibasische Säure; von den Alkaliuraten sind die neutralen Kalium- und Lithiumsalze am leichtesten, das saure Ammoniumsalz am schwersten löslich; auch die Urate der alkalischen Erdmetalle sind sehr schwer löslich.

Im Harn kommt die Harnsäure wahrscheinlich als Mononatriumurat vor, welches zum größten Teil durch Dinatriumphosphat in Lösung erhalten wird.

6. Die Harnsäure geht aus den Purinbasen hervor (vgl. S. 449) und wird ihrerseits zu Allantoin oxydiert (vgl. S. 449). Auch im Harn kommen diese Substanzen vor. Im Mittel enthält er 0.08—0.13 g Purinbasen.

Von der gesamten organischen Substanz im Harn betragen Harnstoff, Kreatinin, Ammoniak, Harnsäure und Purinbasen zusammen durchschnittlich 75 Proz., enthalten aber etwa 93 Proz. des Harnstickstoffes (DONZÉ und LAMBLING).

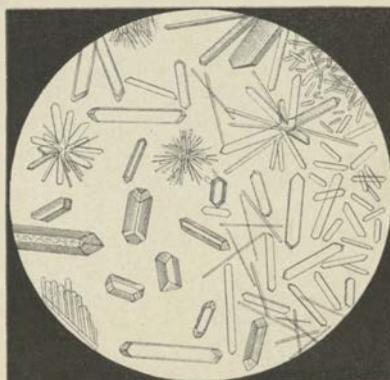


Figur 137. Harnsäure in verschiedenen Formen, teils durch Lösen und Wiederauscheiden chemisch reiner Harnsäure, teils durch Behandlung von Harnsedimenten aus harnsauren Salzen mit Säuren dargestellt, teils durch freiwillige Sedimentbildung aus Harn ausgeschieden, nach Funke.

Figur 138. Harnsäure in verschiedenen anderen Formen, besonders „wetzstein- und faßförmige“ Krystalle, welche sich, meist mit Harnfarbstoff tingiert, teils in spontanen Sedimenten finden, teils auch durch Behandlung des gewöhnlichen harnsauren Natronsediments mit Säuren erhalten werden, nach Funke.

7. Die Oxalsäure, $C_2H_2O_4$, deren Abstammung noch nicht genügend bekannt ist — nach einigen Autoren soll sie ein Oxydationsprodukt der Harnsäure sein, nach anderen den löslichen Oxalaten der Nahrung entstammen (vgl. auch S. 454) — kommt nur äußerst spärlich (etwa 0.02 g in 24 Stunden) im Harn vor.

8. Die Hippursäure, Benzoylglykokoll (vgl. S. 455), findet sich in beträchtlicher Menge im Harn der Pflanzenfresser, in geringerer Menge im Menschenharn. Ihre Menge im letzteren beträgt bei gewöhnlicher Kost etwa 0.7 g pro Tag; nach reichlichem Genuß von pflanzlichen Nahrungsmitteln kann sie aber mehr als 2 g betragen.



Figur 139. Hippursäure, aus normalem menschlichem Harn dargestellt, aus Wasser umkristallisiert, nach Funke.

Die Hippursäure kristallisiert in rhombischen Säulen (Fig. 139), löst sich in 600 Teilen kalten Wassers, leicht in heißem Wasser und in Alkohol. Durch langes Kochen mit Natronlauge, rascher durch Mineralsäuren, wird sie in Glykokoll und Benzoesäure zerlegt.

9. Die Ätherschwefelsäuren und die aromatischen Oxysäuren sind schon oben (S. 455) erwähnt. Die Menge der ersteren im Harn des Menschen beträgt pro Tag nur etwa 0.09—0.62 g; die Oxysäuren betragen pro Tag etwa 0.03 g.

10. Unter den Farbstoffen des Harns ist das von GARROD näher untersuchte, eisenfreie, N-haltige Urochrom der wichtigste. Außerdem findet sich im normalen Harn das rote Uroerythrin, Hämatoporphyrin in ganz kleiner Menge, sowie das von JAFFÉ zuerst beschriebene Urobilin. Letzteres hat eine rote oder rotgelbe Farbe und ist nach der Ansicht vieler Autoren mit dem Hydrobilirubin ($C_{32}H_{40}N_4O_7$) identisch, was von anderen unter Hinweis darauf, daß das Hydrobilirubin doppelt so viel Stickstoff als das Urobilin enthält, aus guten Gründen bestritten wird. Dagegen hat das Sterkobilin (vgl. S. 359) ganz dieselbe Zusammensetzung als das Urobilin. Jedenfalls dürften dieses sowie andere ihm ähnliche Farbstoffe in einer nahen Verwandtschaft sowohl zu den Gallenfarbstoffen, als zu dem Blutfarbstoff stehen.

11. Auch unter völlig normalen Verhältnissen enthält der Harn reduzierende Substanzen und Eiweißkörper, wenn auch in sehr geringen Mengen.

Die reduzierenden Substanzen sind, außer der Harnsäure und dem Kreatinin, Dextrose, Isomaltose (?), tierisches Gummi, sowie gepaarte Verbindungen mit der Glukuronsäure (vgl. S. 453). Die Reduktionsfähigkeit des normalen Harns entspricht etwa einer 0.15—0.60 prozentigen Dextroselösung.

Um Eiweiß im Harn nachzuweisen, benutzt man im allgemeinen die HELLERSche Probe (vgl. S. 81). Ein Harn, der bei dieser Probe keine Reaktion gibt, wird im allgemeinen als eiweißfrei bezeichnet. Jedoch findet sich auch in einem solchen Harn wirkliches Eiweiß, hauptsächlich Serümalbumin.

Aus dem dialysierten Harn kann dieses durch Zusatz von Essigsäure (0.1 bis 0.2 Proz.) ausgefällt werden (K. A. H. MÖRNER). Dieser Niederschlag ist von der Gegenwart eiweißfallender Substanzen abhängig, welche bei saurerer Reaktion mit dem Eiweiß eine schwerlösliche oder unlösliche Verbindung eingehen.

Unter den eiweißfallenden Substanzen in normalem Harn nimmt die Chondroitinschwefelsäure (vgl. S. 91) den ersten Rang ein; eine viel geringere Bedeutung haben hier die Nukleinsäuren (nur ein geringer Teil des Niederschlages besteht aus Nukleoproteiden) und die Taurocholsäure.

Die Eigenschaften der betreffenden Eiweißverbindungen können etwas wechseln. Wenn in einem Harne die Eiweißmenge gesteigert wird, werden zuerst Reaktionen, die an Mucin erinnern, erhalten. Bei einem noch größeren Gehalt an Eiweiß treten die Reaktionen des Eiweißes hervor und werden schließlich ganz vorherrschend. Dadurch wird der Umstand erklärt, daß eine Albuminurie durch ein Auftreten von sogen. aufgelöstem Mucin eingeleitet wird, und daß die Ausscheidung des Mucins nach dem Aufhören der Albuminurie einige Tage lang fort dauert.

12. Die anorganischen Bestandteile des Harns betragen bei normaler Kost etwa 25 g pro Tag. Zum größten Teil entstammen sie der aufgenommenen Nahrung und nehmen also beim Hunger ab.

Ihre Menge variiert in einem sehr hohen Grade, und die folgende Tabelle bezweckt daher, nur eine ganz allgemeine Vorstellung über ihr Vorkommen zu geben.

Chlornatrium, NaCl	15.0 g
Schwefelsäure, H_2SO_4	2.5 "
Phosphorsäure, P_2O_5	2.5 "
Kali, Ka_2O	3.3 "
Magnesia, MgO	0.5 "
Kalk, CaO	0.3 "
Übrige anorganische Stoffe	0.2 "

Außerdem enthält der Harn 4—5 Vol.-Proz. CO_2 , welche zum größten Teil physikalisch absorbiert ist, zum Teil aber auch in Form von sauren Karbonaten vorkommt.

13. Als zufällige Bestandteile, welche von Substanzen stammen, die aus der einen oder anderen Veranlassung dem Körper einverleibt worden sind, oder durch abnorme, im Körper stattfindende Prozesse entstehen, kann der Harn in Lösung oder aufgeschwemmt eine sehr große Anzahl der verschiedensten Körper enthalten. Ein näheres Studium dieser Substanzen und der Umstände, unter welchen sie erscheinen, gehört in den Bereich der pathologischen Chemie. Hier werde ich nur die wichtigsten unter diesen Substanzen aufzählen.

a. Blut, Blutfarbstoffe und deren Derivate: Blutkörperchen, Hämoglobin, Methämoglobin, Hämatin, Melanine usw.

b. Gallensäuren, Gallenfarbstoffe und Umwandlungen derselben.

c. Leucin, Tyrosin und die aus diesem wahrscheinlich durch abnorme Gärungsvorgänge im Darm entstehende Homogentisinsäure, Dioxyphenylessigsäure, $C_6H_3(OH)_2 \cdot CH_2 \cdot COOH$.

d. Eiweiß.

e. Zucker.

f. Acetessigsäure, β -Oxybuttersäure und Aceton (vgl. S. 453).

g. Verschiedene Arzneimittel und dergleichen entweder unverändert oder nach im Körper erfolgter Umwandlung.

§ 2. Die Harnausscheidung.

In keinem sezernierenden Organ sind die Eigentümlichkeiten des Baues für die Auffassung der Funktion so bedeutungsvoll als bei der Niere. Es ist daher notwendig, den mikroskopischen Bau der Niere hier etwas näher zu besprechen.

a. Der Bau der Niere.

Die größeren Zweige der Nierenarterie (Fig. 140) laufen an den Außenflächen der Pyramiden bis zur Basis derselben und bilden dort ein anastomosierendes Netzwerk, von welchem aus teils radiäre Zweige gegen die Nierenoberfläche gehen (AA. radiatae), teils Büschel von Gefäßen entsendet werden, welche zwischen den Bündeln der Harnkanälchen in den Pyramiden verlaufen (AA. rectae verae).

Die AA. radiatae entsenden kleine Zweige, Vasa afferentia, welche sich nach einem kurzen Verlauf in die sogleich zu beschreibenden Malpighischen Gefäßknäuel auflösen. Aus diesen geht je ein neues Gefäß, Vas efferens, hervor, und dieses löst sich seinerseits in ein neues Kapillarnetz auf, welches die Nierenkanälchen umspinnt. Diejenigen Vasa efferentia, welche den tieferen Schichten der Nierenrinde angehören, dringen in die Grenzschicht ein und verlaufen hier, ganz wie die schon erwähnten AA. rectae verae, zwischen den Harnkanälchen und lösen sich wie diese in Gefäßbüschel auf (AA. rectae spuriae), aus welchen wiederum umspinnende Kapillaren hervorgehen.

Aus den Kapillaren der Nierenrinde sammelt sich das Blut zu Venenstämmen, welche neben den AA. radiatae in radiärer Richtung bis zur Grenzschicht verlaufen, wie sie an der Basalfäche der Pyramiden ein anastomosierendes Netz bilden. In dieses Netz münden auch die venösen Abflüsse aus der Marksubstanz, welche gleich den Arterien in den Zwischenräumen der Harnkanälchenbündel verlaufen und büschelförmig zu den Venae rectae zusammenfließen.

Die zwischen das Vas afferens und das Vas efferens gestellten MALPIGHISCHEN Gefäßknäuel sind folgender Art gebaut. Das zuführende Arterienstämmchen zerfällt in mehrere Zweige, von denen ein jeder durch wiederholte Teilungen ein aus einer Anzahl kollateraler Gefäße zusammengesetztes Läppchen bildet. Diese Gefäße verlaufen

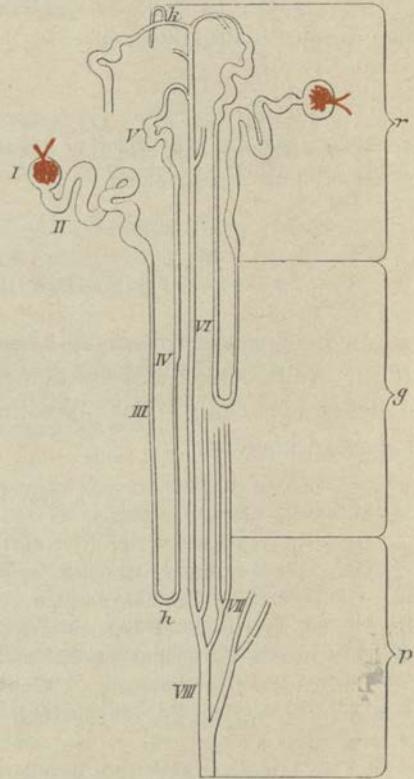
isoliert voneinander, ohne zu anastomosieren, und vereinigen sich schließlich zu einem einfachen Vas efferens, dessen Anfang in der Mitte des Knäuels liegt. Die Knäuelgefäße besitzen eine einfache Wandung und sind also Kapillaren gleichzustellen. In der Niere hat daher das Blut zwei Kapillarnetze zu passieren.



Figur 140. Die Gefäßverteilung in der Niere, Arterien rot; Venen blau; schematisch, nach Ludwig.

Die absondernden und ableitenden Elemente der Niere sind zahlreiche, vielfach gewundene Röhren, welche an dem Malpighischen Gefäßknäuel beginnen und an der freien Oberfläche der Papillen endigen. Der Malpighische Knäuel ist von der BOWMAN-MÜLLERSchen Kapsel umgeben (Fig. 141: I). Diese ist eine aus dünnen Epithelzellen zusammengesetzte

Blase von 0.13 bis 0.22 mm Durchmesser und besteht, ganz wie die serösen Säcke, aus zwei Blättern, einem visceralen, das den Knäuel überzieht, und einem parietalen, welches mit ersterem da zusammenhängt, wo die Gefäße des Knäuels eintreten. Dem Eintritt der Gefäße gegenüber setzt sich die Kapsel in das Harnkanälchen fort. Beim Übergang zu diesem findet sich zuerst ein kurzer, enger Hals; dann folgt ein 0.045 mm breites, vielfach gewundenes Kanalstück (Tubulus contortus, II), welches die Grenzschicht erreicht und in dieselbe eintritt. Hier verschmälert sich das Kanälchen plötzlich sehr beträchtlich (die Breite ist nur 0.014 mm) und geht noch weiter in die Marksubstanz hinein, kehrt dann schleifenförmig wieder zur Rinde zurück (die



Figur 141. Die absondernden und ableitenden Elemente der Niere; schematisch, nach Ludwig. I, Bowman-Müllersche Kapsel; II, Tubulus contortus; III, IV, Henlesche Schleife; V, Schweigger-Seidels Schaltstück; VI, Sammelröhre. r, Rinde; g, Grenzschicht des Markes; p, Papille.

HENLESche Schleife, III und IV) und zeigt dabei früher oder später eine neue Erweiterung von 0.026 mm. Dann geht das Kanälchen in der Rinde in ein neues gewundenes Stück über (SCHWEIGGER-SEIDELS Schaltstück, V) und senkt sich dann mittels eines engen Verbindungsstückes in die Sammelröhre (VI) ein.

Bis zu diesem Punkte ist jedes Harnkanälchen von den übrigen ganz unabhängig und geht mit diesen keine Anastomosen ein. Die Sammelröhre nimmt dagegen während ihres Verlaufes durch die Nierenrinde zahlreiche Kanälchen auf, und in der Marksubstanz vereinigen sich wiederum mehrere Sammelröhren miteinander, so daß schließlich die

Zahl der an der Oberfläche der Papille mündenden Röhren nur etwa 14—20 ist, gegenüber den an Zahl etwa 4000—6000 betragenden Sammelröhren.

Das Epithel der Harnkanälchen und der Ableitungsröhren ist in den verschiedenen Abteilungen verschieden gebaut. In der Bowman-Müllerschen Kapsel hat es beim menschlichen Fötus eine kubische Gestalt; bei Neugeborenen sind die Zellen schon flacher, und später werden sie ganz dünn. Die gewundenen Kanälchen, der dickere Teil der Henleschen Schleife, die Scheigger-Seidelschen Schaltstücke und die Ableitungstücke sind von ziemlich hohen Epithelzellen bekleidet, welche in den verschiedenen Abteilungen verschiedene Ungleichheiten darbieten. In dem schmalen Teil der Henleschen Schleife besteht das Epithel aus platten, hellen, spindelförmigen Zellen.

b. Der Mechanismus der Harnausscheidung.

Jeder Versuch, den Absonderungsprozeß der Niere theoretisch zu deuten, muß notwendig der bemerkenswerten Anordnung ihrer Blutgefäße und Harnkanälchen Rechnung tragen.

In den Gefäßknäueln wird das zuströmende Blut plötzlich in eine bedeutende Anzahl von kleinen Flüssigkeitsfädchen verteilt — was natürlich das Austreten von Blutbestandteilen in die Kapsel sehr begünstigen muß. Ferner hat das Vas efferens einen kleineren Durchmesser als das Vas afferens und löst sich binnen kurzem in ein neues wirkliches Kapillarnetz auf. Es muß also der Widerstand peripher vom Gefäßknäuel ein verhältnismäßig bedeutender sein, woraus folgt, daß das Blut unter einem verhältnismäßig hohen Druck durch den Gefäßknäuel strömen muß.

Wenn wir nun ferner in Betracht ziehen, daß die Harnkanälchen mit der den Gefäßknäuel umgebenden Bowman-Müllerschen Kapsel beginnen, so kann es, schon von anatomischem Gesichtspunkte aus, nicht gern in Abrede gestellt werden, daß der Gefäßknäuel und die Kapsel bei der Harnabsonderung eine außerordentlich bedeutende Rolle spielen müssen.

Eine Theorie der Nierenfunktion muß ferner auch die Aufgabe der gewundenen Harnkanälchen bis zu deren Eintritt in die Sammelröhren klarlegen. Dies ist mit der von LUDWIG aufgestellten und durch vielfache Versuche gestützten Anschauung in der Tat der Fall.

Nach dieser Theorie wird durch Filtration aus dem Gefäßknäuel in die Kapsel ein Filtrat ausgegossen, das einen sehr verdünnten Harn darstellt. Während seiner Strömung durch die Harnkanälchen wird dieser allmählich eingedichtet, indem er mit der die Außenfläche der Harnkanälchen umspülenden Gewebsflüssigkeit in Diffusionsaustausch tritt.

Bei der Prüfung dieser Anschauung haben wir uns in erster Linie eine Vorstellung von den physikalisch-chemischen Vorgängen bei der Filtration durch das Glomerulus-Epithel zu bilden. Wie TAMMANN zuerst nachwies, kann letzteres nicht als eine semipermeable Membran aufgefaßt werden, denn in diesem Falle wäre zur Abscheidung des Wassers ein Blutdruck erforderlich, der den osmotischen Druck des Plasmas überwinden sollte und also einige Atmosphären betragen würde. Daher denkt sich TAMMANN das Epithel für alle im Harn gelöste Krystalloide völlig durchgängig und nur für die Kolloide des Plasmas impermeabel. Um ein eiweißfreies Filtrat von der

Zusammensetzung der Plasmakristalloide abzusecheiden, braucht der Blutdruck dann nur den osmotischen Druck der Plasmakolloide zu übertreffen. Letzterer beträgt nach STARLING etwa 25 bis 30 mm Hg. Hierbei ist aber der Zucker im Blute, dessen osmotischer Druck mehr als 100 mm Hg beträgt, noch nicht in Betracht gezogen. Dies ist auch nicht notwendig, denn man kann sich denken, daß das Glomerulus-Epithel für ihn gleichwie für die anderen Krystalloide permeabel ist; auch ist es ja nicht ausgeschlossen, daß der Zucker nicht frei, sondern in chemischer Verbindung mit anderen Substanzen, wie Lecithin (vgl. S. 93) oder Eiweiß im Blute vorkommt. Im letzteren Falle wäre natürlich der vom Zucker bedingte osmotische Druck wesentlich niedriger, als wenn derselbe als solcher im Plasma gelöst wäre.

Der niedrigste Druck in den Gefäßknäueln, bei welchem noch eine Harnbildung erfolgen könnte, wäre also etwa 25 bis 30 mm Hg. Indessen haben GOTTLIEB und MAGNUS nachgewiesen, daß unter dem Einfluß von harntreibenden Substanzen eine Harnausscheidung selbst bei einem Carotidruck von 6 bis 9 mm Hg zu stande kommen kann.

Nebst dieser Schwierigkeit haben wir noch eine andere, welche ebensowenig von dem Standpunkte der Filtrationshypothese hat erklärt werden können. Wenn nämlich die Blutzufuhr zu der Niere durch vollständige Absperrung der Nierenarterien auch nur für eine sehr kurze Zeit, etwa $1\frac{1}{2}$ Minute lang, unterbrochen wird, so stockt die Harnausscheidung und kommt erst nach einer langen Zeit, etwa 45 Minuten, wieder zurück. Durch die schnell übergehende Anämie können doch schwerlich die Eigenschaften eines an sich inerten Filters in so hohem Grade verändert werden.

Auch der zweite Teil der LUDWIGSchen Auffassung begegnet mehreren Schwierigkeiten. Wenn das Glomerulusfiltrat, wie oben angenommen, dieselbe Zusammensetzung und also auch denselben osmotischen Druck hat als das Blutplasma (mit Ausnahme der Kolloide), so kann allein die durch die Kolloide bewirkte osmotische Spannung für die Eindickung des Filtrates in Betracht kommen; ob diese Triebkraft dazu genügt, ist aber noch lange nicht entschieden. Ferner ist die Verteilung der Krystalloide im Harn eine ganz andere als im Blute: es genügt also die Wasserresorption an sich nicht, um aus dem Filtrat eine Flüssigkeit von den Eigenschaften des Harns zu bereiten, sondern hier muß eine ungleichmäßige Aufnahme verschiedener Bestandteile stattfinden. Gegen die durch osmotische Vorgänge bewirkte Rückresorption spricht endlich die Tatsache, daß der osmotische Druck des Harns in der Regel größer als der des Blutplasmas ist.

Wegen dieser und anderer Erscheinungen sind selbst die Autoren, welche den Vorgang im Glomerulusepithel als eine Filtration auffassen, dazu geneigt, die von der betreffenden theoretischen Anschauung geforderte Rückresorption in den Harnkanälchen als einen unter aktiver Beteiligung des Nierenparenchyms stattfindenden Prozeß zu deuten. Damit ist aber die Grundlage der LUDWIGSchen Anschauung aufgegeben, denn dieselbe bezweckte, eine rein physikalisch-chemische Deutung der Harnausscheidung, ohne Bezugnahme auf vitale Prozesse, zu liefern.

Kann es aber überhaupt als bewiesen angesehen werden, daß eine Rückresorption der in den Bowman-Müllerschen Kapseln ausgetretenen Flüssigkeit wirklich in den Harnkanälchen stattfindet? Wäre es nicht möglich, daß diese gar nicht resorbierende, sondern vielmehr absondernde Werkzeuge darstellten?

Um diese Frage zu beantworten, führte HEIDENHAIN Versuche über die Abgabe des in mikroskopischen Präparaten leicht erkennbaren indigschwefelsauren Natrons aus und gelangte dabei zu dem Resultate, daß dieses Salz durch das Epithel der Harn-

kanälchen abgegeben wird. Ex analogia schloß er dann, daß dasselbe auch mit dem Harnstoff und den übrigen spezifischen Harnbestandteilen der Fall ist, und daß also die Harnkanälchen die Aufgabe hätten, die aus den Bowman-Müllerschen Kapseln stammende Flüssigkeit mit festen Bestandteilen anzureichern.

Wegen Mangels an mikrochemischen Reaktionen sind direkte Untersuchungen über die Abgabe von Harnstoff nicht ausführbar. Dagegen bietet es bei den Vögeln und Reptilien keine Schwierigkeit, die Harnsäure im mikroskopischen Bilde nachzuweisen. Bei den hierher gehörigen Untersuchungen ist es indes nicht gelungen, innerhalb der Epithelien Harnsäure einwurfsfrei zu demonstrieren; die Ausscheidungsweise des indigschwefelsauren Natrons kann daher nicht als für die Abgabe der normalen Harnbestandteile maßgebend erachtet werden.

Übrigens sind die mikroskopischen Befunde nach Injektion von Farbstoffen nicht eindeutig, denn die betreffenden Bilder sind von anderen Autoren, wie v. SOBIERANSKI, als Ausdruck einer aus den Harnkanälchen stattfindenden Resorption aufgefaßt worden.

Für das Vorhandensein einer Ausscheidung durch das Epithel der Harnkanälchen spricht folgende Erfahrung kräftiger. Die Froschniere bekommt ihre Gefäße teils durch die A. renalis, teils durch die Nierenpfortader (V. renalis advehens). Erstere versorgt die Gefäßknäuel, letztere die Harnkanälchen. Wie zuerst NUSSBAUM bemerkte und BEDDARD später bestätigte, kann man daher an diesem Objekt die Gefäßknäuel oder die Harnkanälchen durch Bindung des einen oder des anderen Gefäßes aus dem Kreislauf ausschalten. Nach Bindung der A. renalis versiegt der Harnfluß vollständig. — Wenn die in die Bowman-Müllersche Kapsel ausgetretene Flüssigkeit während ihrer Strömung durch die Nierenkanälchen durch Rückresorption eingedickt würde, so müßte die Bindung der Nierenpfortader eine Zunahme der Harnflut zur Folge haben. Dem ist indes, nach GUREWITSCH, nicht so, sondern die Menge des Harns nimmt nach dieser Operation ab.

Wenn diese Beobachtung einwurfsfrei richtig ist, so stellt sie ein wirkliches Experimentum crucis gegen die Lehre von der Rückresorption in den Nierenkanälen dar. Das Epithel der Nierenkanäle hätte demnach die Aufgabe, die spezifischen Harnbestandteile aus dem Blute aufzunehmen und nach den Harnkanälchen abzugeben.

Wir kommen also vorläufig zur folgenden zuerst von BOWMAN ausgesprochenen und dann von HEIDENHAIN weiter ausgebildeten Anschauung über die Nierentätigkeit. Durch einen sekretorischen Prozeß würden die den Glomerulus bekleidenden Zellen Wasser und Salze, die der gewundenen Kanälchen und des weiten Teils der Henleschen Schleife aber die spezifischen Harnbestandteile sowie auch Wasser abgeben.

Als eine indirekte Stütze dieser Hypothese kommt noch folgende von HEIDENHAIN hervorgehobene Konsequenz der Filtrationshypothese in Betracht. Wenn der Flüssigkeitsaustritt aus den Gefäßknäueln durch Filtration stattfindet, kann das Filtrat nicht reicher an Harnstoff als das Blut sein; es wird also etwa 0.05 Proz. Harnstoff enthalten. Da der gelassene Harn aber einen Harnstoffgehalt von 2 Proz. hat, müßte das Glomerulusfiltrat im Verhältnis $2/0.05 = 40$ mal eingedickt werden. Bei einer täglichen Harnabgabe von 1500 g mit 30 g Harnstoff würde die Menge des Glomerulusfiltrates 60000 g betragen, von welchen 58500 g in den Harnkanälchen zurückresorbiert werden müßten.

Für die Auffassung der Nierentätigkeit als eines sekretorischen Vorganges sprechen auch verschiedene andere Erscheinungen. So ist die Harnabgabe mit einer nicht geringen Temperatursteigerung verbunden (die Temperatur des Harns kann selbst 0.4° C. höher als die des Blutes sein; GRIJNS); das allgemeine Drüsengift Atropin setzt auch die Harnausscheidung zu einem gewissen Grade herab (THOMPSON); dagegen steht aber die Tatsache, daß das sekretionserregende Pilocarpin auf die Nierentätigkeit keinen

Einfluß ausübt (LOEWI). Bei konstantem Harnfluß und konstantem NaCl-Gehalt im Blute nimmt die NaCl-Abgabe im Harn wesentlich zu, wenn die Nierenzellen durch Zufuhr von Benzoesäure und Glykokoll zu der Hippursäuresynthese angeregt werden (ASHER).

Die Größe der Nierenleistungen ist wesentlich von zwei Momenten, nämlich 1. der Menge des durchströmenden Blutes und 2. dem Gehalt des Blutes an harntreibenden Substanzen, abhängig.

Der Einfluß der Blutzufuhr wurde vor allem von LUDWIG und seinen Schülern an der Hand zahlreicher Beobachtungen festgestellt. Alles was dieselbe erhöht, wie eine stärkere, aber nicht übermäßig große Füllung des Gefäßsystems, eine ausgiebige Gefäßkontraktion bei durchschnittlichen Nierennerven usw. treibt die Harnabsonderung in die Höhe. Auf der anderen Seite nimmt sie mit der durch die Nieren strömenden Blutmenge ab, gleichgültig ob dies dadurch stattfindet, daß der allgemeine Blutdruck infolge von Vagusreizung, Blutentziehung oder Rückenmarksdurchschneidung herabsinkt, oder dadurch, daß die Nierengefäße auf Grund einer Nervenreizung oder einer mechanischen Kompression lokal verengt werden.

Da jede Veränderung der arteriellen Blutzufuhr den Druck in den Kapillaren in ganz entsprechender Richtung verändert, so wurden die soeben erwähnten Tatsachen ihrer Zeit zu dem Blutdruck in direkte Beziehung gebracht, und sie stellten die wesentlichste Stütze der Filtrationshypothese dar, denn die Filtration durch die Gefäßknäuel mußte um so reichlicher stattfinden, je höher der daselbst waltende Druck war. Auch wenn die Harnabgabe durch einen Sekretionsprozeß erfolgt, sind die Variationen der Blutzufuhr von durchgreifender Bedeutung, denn hierdurch wird doch die Leistungsfähigkeit des Nierenparenchyms wesentlich beeinflußt werden können.

Die Einwirkung der harntreibenden Substanzen geht vielleicht am deutlichsten aus den Erfahrungen über die Harnsekretion bei erschwerter venöser Abfuhr hervor. Bekanntlich ist die Niere von einer ziemlich straffen Kapsel umgeben und ihre Masse inkompressibel. Hier wie im Gehirn (vgl. S. 288) muß daher jede venöse Stauung arterielle Anämie bewirken. Infolgedessen nimmt die Harnsekretion bei Verengerung der Nierenvene oder der V. cava inf. ab oder hört gänzlich auf. Wenn man aber dann eine Lösung von z. B. Natronsalpeter ins Blut transfundiert, so quillt, auch wenn der allgemeine Blutdruck herabsinkt, der Harn jetzt in einem mächtigen Strom hervor (PANETH). Es ist selbstverständlich, daß die gleiche Wirkung auch bei freiem Nierenkreislauf erzielt werden kann.

Zu den harntreibenden Substanzen gehören Harnstoff, Kochsalz, Natronsalpeter, Koffein, Traubenzucker, Pepton, Albumosen usw. Ihre diuretische Wirkung ist unzweifelhaft zum Teil von der gleichzeitig erscheinenden Erweiterung der Nierengefäße abhängig; zum Teil hängt sie auch damit zusammen, daß die betreffenden Substanzen den osmotischen Druck des Blutes erhöhen und also Wasser aus den Gewebsspalten in die Gefäßhöhle hineinziehen. Hierdurch wird das Blut verdünnt und die Gefäßhöhle stärker gefüllt, was seinerseits einen reichlicheren Blutstrom durch die Nieren verursacht. Hier haben wir ziemlich genau denselben Vorgang, wie wenn Wasser genügend langsam in eine Vene transfundiert wird: nachdem eine gewisse Menge davon injiziert worden ist, tritt eine vermehrte Harnabgabe auf, und von nun an verlaufen Transfusion und Harnausscheidung einander vollständig parallel.

Die Wirkungen der harntreibenden Substanzen können indes nicht ausschließlich aus diesen Gesichtspunkten erklärt werden. Vielmehr besitzen wir verschiedene Erfahrungen, welche zeigen, daß die einverleibte Substanz zum Teil unabhängig von den Veränderungen der Gefäßweite usw. die Nieren zur verstärkten Arbeit anregt, und daß also diese Substanzen spezifische Reizmittel für das Nierenparenchym darstellen. Eine nähere Erörterung dieser Frage würde indes zu viel Raum beanspruchen und muß daher unterlassen werden.

Endlich spielt der allgemeine Zustand des Körpers auch in Bezug auf die Harnsekretion eine nicht zu vernachlässigende Rolle. Bei kochsalzarmem Körper z. B. tritt, bei gewissen Diuretica wenigstens, keine Vermehrung der Kochsalzausscheidung ein; trotz der stattfindenden Diurese hält der Körper das Kochsalz energisch zurück und gibt es nur in so geringen Mengen als möglich von sich ab. In Fällen aber, wo der Körper reicher an Kochsalz ist, tritt dagegen bei jeder stärkeren Harnabgabe auch eine reichlichere Abgabe von Kochsalz zum Vorschein.

Zur Deutung dieser Erscheinung haben SOLLMANN und LOEWI folgende Auffassung entwickelt.

Im Blutplasma kommt das Kochsalz wie andere mineralische Substanzen teils in gelöster Form, teils in lockeren Verbindungen mit den Eiweißkörpern vor. Nur ersteres würde abgesondert werden, während das gebundene Kochsalz, solange es nicht dissoziiert ist, vom Nierenepithel unberührt gelassen werden würde. Das kochsalzarme Tier hat in seinem Plasma nur wenig freies Kochsalz, daher die geringe Ausscheidung von diesem selbst bei sehr starker Diurese. Das kochsalzreiche Tier beherbergt aber in seinem Plasma einen Überschuß an Kochsalz, welches bei vermehrter Harnsekretion leicht abgegeben wird. Ein direkter Beweis für diese Auffassung liegt indes nicht vor, und es wäre auch nicht unmöglich, daß das sezernierende Epithel bei Kochsalzarmut das Salz nicht absondert und also aktiv bei der Regulation der Salzmenge des Körpers beteiligt ist.

Schon lange weiß man, daß eine Niere an sich genügt, um alle Anforderungen des Stoffwechsels zu erfüllen. Man kann sogar bis zu $\frac{2}{3}$ der gesamten Nierensubstanz entfernen, ohne daß der Rest insuffizient wird. Hierbei begegnet man zudem der merkwürdigen Tatsache, daß die Nierensekretion beträchtlich und dauernd ansteigt. Zu gleicher Zeit wird auch die Harnstoffabgabe gesteigert, und die Tiere gehen, trotz ziemlich großer Eßlust, innerhalb 2—6 Wochen zugrunde (BRADFORD). Wie diese Erscheinung zu deuten ist, und welche theoretische Tragweite sie hat, darüber können wir zur Zeit nichts sagen.

Über den Einfluß des Nervensystems auf die Nierensekretion ist nichts bekannt, was auf das Vorhandensein von sekretorischen Nerven hindeuten würde. Man kann allerdings durch verschiedene Eingriffe auf das zentrale Nervensystem oder auf die peripheren Nerven Veränderungen der Nierensekretion beobachten: diese lassen sich aber sämtlich als reine vasomotorische Einwirkungen auffassen. Auch dauert die Harnsekretion nach Durchtrennung der längs den Nierengefäßen verlaufenden Nerven, wenn auch in etwas verminderter Menge, weiter fort.

Soviel wir bis jetzt wissen, kommt also die Harnsekretion wesentlich durch den Einfluß der im Blute befindlichen harntreibenden Substanzen zu stande und wird durch Variationen der Menge und der Art dieser Substanzen sowie durch Veränderungen der Blutzufuhr zu den Nieren reguliert.

§ 3. Die Entleerung des Harns.

Aus dem Nierenbecken fließt der Harn durch die Ureteren in die Blase, bleibt darin eine Zeit lang, um dann in längeren Intervallen herausgetrieben zu werden.

a. Die Ureteren.

Die Bewegungen der Ureteren beginnen immer an der höchst gelegenen Stelle und schreiten von da bis zur Blase fort, ohne auf die Muskulatur der letzteren überzugehen. Dieselben scheinen durch den Eintritt des Harns in den Harnleiter ausgelöst zu werden. Nach stattgefundener Kontraktion füllt dieser sich in seinem oberen Teil allmählich, bis wieder eine Kontraktion erfolgt. Nach reichlichem Genuß von Flüssigkeiten sollen die Kontraktionen in kürzeren Pausen erscheinen; demgegenüber wird aber auch angegeben, daß sie an durstenden Tieren kaum in längeren Perioden aufeinander folgen, als bei solchen Tieren, die reichlich getrunken haben.

An Menschen, bei welchen infolge irgendwelcher Krankheit die Ureteren einer direkten Untersuchung zugänglich gewesen sind, hat man beobachtet, daß sich in der Regel die Blasenöffnungen der beiden Ureteren nicht gleichzeitig kontrahieren, daß an einem und demselben Ureter die Kontraktionen nicht in gleichgroßen Intervallen erfolgen, sowie daß die Gesamtmenge des in der Zeiteinheit herausgetriebenen Harnes vielfach variiert. Als Maximum der durch eine einzige Kontraktion gelieferten Harnmenge werden 4 cem angegeben. — Dem gegenüber haben BARDIER und FRENKEL an Hunden gefunden, daß die Strömung des Harns aus den Ureteren sowohl bei einer und derselben Niere, als auch bei beiden Nieren in der Regel ganz gleichförmig verläuft.

Über den Einfluß des Nervensystems auf die Bewegungen der Ureteren gibt FAGGE an, daß Reizung des N. hypogastricus kleinere oder größere Gruppen von Kontraktionen hervorruft. Übrigens kontrahiert sich auch der ausgeschnittene Ureter rhythmisch. Ob diese Kontraktionen von den in der Ureterwand befindlichen Ganglienzellen, über deren Vorkommen übrigens die Angaben noch beträchtlich differieren, oder ob sie wesentlich von einer automatischen Tätigkeit der Uretermuskulatur (ENGELMANN) bedingt sind, ist noch unentschieden.

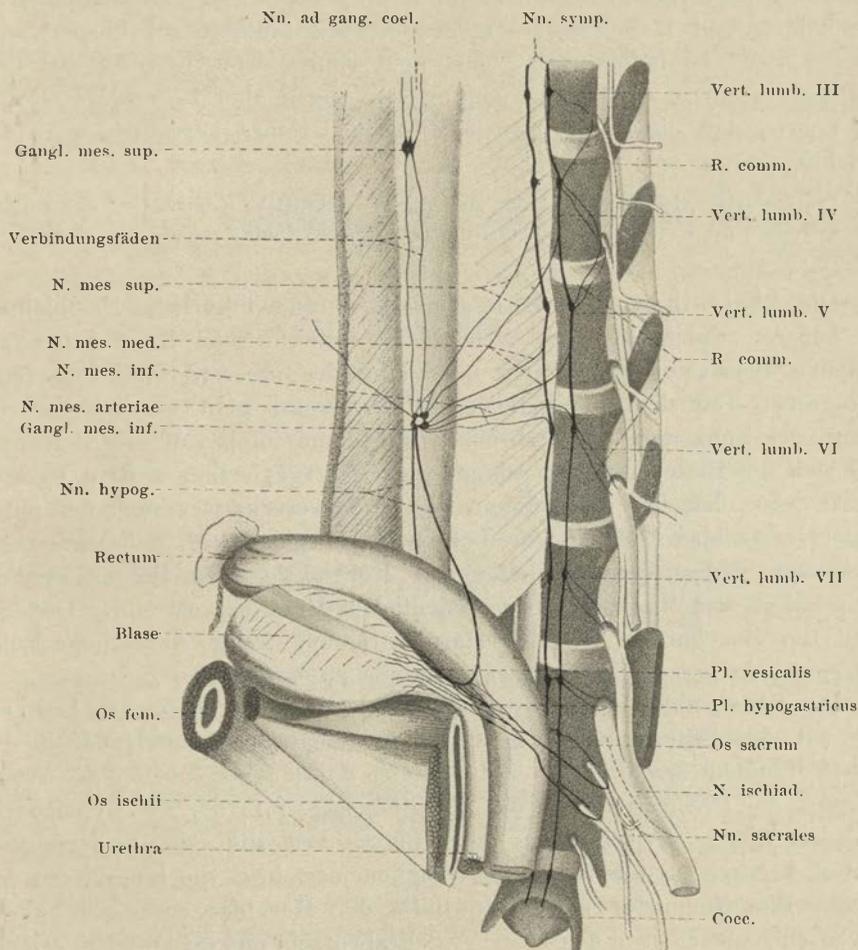
b. Die Harnblase.

Die Ureteren durchbohren in schiefer Richtung die Blasenwandung; je größer der intravesikale Druck ist, um so stärker wird natürlich auch der Verschuß der Uretermündungen, und daraus folgt, daß der Rückfluß des Harns aus der Blase nach den Ureteren gehindert werden muß. Indessen ist dieser Verschuß kein absoluter: bei passiver Dehnung der Blasenwand kann freilich kein Rückfluß stattfinden, wohl aber unter Mitwirkung einer Zusammenziehung der Blasenwand. Dabei darf die Blase nicht zu sehr ausgedehnt sein. Der Eintritt des Blaseninhalts in den Ureter erfolgt nur am Ende einer Ureterkontraktion, bei welcher also die Uretermündung offen ist. Beim Hunde ist die Blasenöffnung der Harnleiter von einem starken Muskelbündel umgürtet. Wird dieses Bündel durchschnitten, so gelingt es viel leichter, den Rückfluß zu bewirken. — Vom Ureter aus kann die Masse dann weiter in das Nierenbecken, die Lymphgefäße und die Harnkanälchen dringen und von diesen nach den Nierengefäßen in irgendeiner Weise übergehen. Solcher Art können sogar feste Stoffe von der Harnblase aus in den allgemeinen Kreislauf gelangen (L. LEWIN).

Der Harn sammelt sich in der Blase und wird nur in verhältnismäßig langen Intervallen daraus herausgetrieben. Der Verschuß der Blase

gegen die Harnröhre scheint zum großen Teil durch ihre anatomische Lage herbeigeführt zu sein, denn auch nach dem Tode fließt der Harn nicht aus.

KOHLRAUSCH erklärt dies dadurch, daß mit wachsender Anfüllung der Blase der vordere Teil ihrer Basis sich in den Raum zwischen Symphyse und Blasenausgang einsenkt, so daß auf die Pars prostatica urethrae ein nach hinten gerichteter Druck aus-



Figur 142. Die Nerven der Blase, nach Nawrocki und Skabitschewsky.

geübt wird, der das Abfließen des Harns verhindern kann. S. MAYER weist dagegen auf den Umstand hin, daß die glatte Muskulatur nach Absterben der nervösen Zentralorgane in Kontraktion gerät und daß diese Kontraktion im Tode persistiert, bis sie in die Totenstarre übergeht.

Es kommt aber hinzu, daß die Blase, ohne sich zu entleeren, im Leben einen stärkeren inneren Druck aushält als nach dem Tode. Dies ist die Wirkung des quergestreiften äußeren Sphincters sowie

des sogen. inneren Sphincter vesicae, d. h. der kräftig entwickelten zirkulären Muskelbündel, welche, am Blasenhalss beginnend, sich bis zu der Prostata erstrecken (REHFISCH).

Der Drang zur Harnausscheidung dürfte wesentlich durch die Anfüllung der Blase angeregt werden. Dabei wird zuerst stärkere Kontraktion und Spannung der Blasenwand und dann erst Empfindung und Harndrang hervorgerufen. Auch kalte und warme Flüssigkeiten verursachen Empfindung und Harndrang; dagegen werden indifferente, körperwarne Flüssigkeiten, besonders Harn, gar nicht empfunden. Reizung der Pars prostatica urethrae wird zwar empfunden, macht aber keinen Harndrang. Die Lehre, daß dieser vom Austritt in die Urethra herrühre, wäre also unrichtig (GUYON).

Trotz starken Harndranges kann man durch willkürliche Kontraktion des äußeren quergestreiften (und vielleicht auch des inneren glatten) Sphincters die Harnaustreibung unterdrücken.

Die Austreibung des Harns erfolgt durch willkürliche Erschlaffung des äußeren Sphincters, auf welche die reflektorische Kontraktion der gesamten Blasenmuskulatur, wie auch die des inneren Sphincters folgt. Ein großer Teil der longitudinalen Muskelfasern geht nämlich auf die Fasern des Sphincters ununterbrochen über, und infolge dieser Anordnung muß sich die Blasenmündung erweitern. (Dem gegenüber vertritt REHFISCH die Ansicht, daß bei der Öffnung des Blasenverschlusses auch der innere Sphincter erschlafft.) Die Austreibung wird durch den M. bulbocavernosus unterstützt, indem derselbe bei seiner Kontraktion den Bulbus urethrae komprimiert und also den dort befindlichen Harn her austreibt. Dagegen spielt die Bauchpresse bei der Harnaustreibung keine wesentliche Rolle, und sie allein vermag keine Harnentleerung zu bewirken.

Die Blase erhält ihre motorischen Nerven teils aus den Lumbal-, teils aus den Sakralnerven (Fig. 142). Erstere treten beim Hunde in den II.—IV. Lumbalwurzeln heraus und verlaufen durch den Lendentheil des Grenzstranges, die NN. mesenterici, das Ganglion mes. inf., die NN. hypogastrici und den Plexus hypogastricus zum Plexus vesicalis; die beiderseitigen Nerven kreuzen sich teilweise im Ganglion mes. inf. Sie innervieren den inneren Blasensphincter sowie die Basis der Harnblase. — Die Sakralnerven entstammen etwa den II.—IV. Sakralwurzeln und gehen im N. erigens durch den Plexus hypogastricus zum Blasenplexus. Durch diese Nerven werden sowohl die zirkulären als die longitudinalen Faserzüge der Blasenmuskulatur versorgt; die Wirkung erstreckt sich zum Teil auch auf die entgegengesetzte Seite, und die Blasenfunktion soll ungestört bleiben, wenn nur diese Nerven an einer Seite unversehrt sind.

Nach v. ZEISSL, REHFISCH u. a. wird der Blasensphincter durch die Reizung des N. erigens erschlafft; C. STEWART hat dabei auch eine Erschlaffung der kontrahierten Blase beobachtet. Von anderen Autoren wird indes eine derartige hemmende Wirkung entschieden in Abrede gestellt.

Die Zentren der Blasenerven liegen zum Teil wenigstens im Lumbalmark (GOLTZ), woselbst sich ein bilaterales Zentrum befindet; jede Hälfte desselben vermag die ganze Blase zu erregen.

Außerdem üben auch die höheren Teile des zentralen Nervensystems eine Wirkung auf die Blase aus. Bei Reizung im vorderen Abschnitt des Gyrus sigmoideus des Großhirns erhält man (bei der Katze) Blasenkontraktionen. Die Leitungsbahn soll durch den Thalamus, den Großhirnschenkel, die Varolsbrücke und das Kopfmak zum Rückenmark gehen. Im Rückenmark verlaufen die betreffenden Bahnen im hinteren Abschnitt der Seitenstränge, und zwar ungekreuzt, um dann im Lumbalmark (und im Gangl. mes. inf.) eine partielle Kreuzung zu erleiden (C. STEWART).

Die betreffenden Zentren werden durch reflektorische Einwirkungen vielfach erregt; so hat man bei zentraler Reizung aller möglichen zentripetalen Nerven, mit Ausnahme des Vagus, Blasenkontraktionen beobachtet. Von größerem Interesse sind die eigenen zentripetalen Blasenerven, welche hauptsächlich in der II. und III. hinteren Sakralwurzel verlaufen. Das Reflexzentrum liegt zwischen dem II. und V. Lendenwirbel, und als zentrifugale Nerven sind nur die sakralen Blasenerven tätig. Auch durch zentrale Reizung der NN. hypogastrici werden Blasenkontraktionen reflektorisch hervorgerufen. Hierbei übernimmt aber das Gangl. mes. inf. die Rolle eines Reflexzentrums (NAWROCKI und SKABITSCHESKY; vgl. Kap. XXI).

Die Blase hat aber nicht die Mitwirkung des zentralen Nervensystems nötig, um ihre Bewegungen auszuführen. Hunde, an welchen das Rückenmark vom Brustteil an exstirpiert wurde, zeigten allerdings in der ersten Zeit eine mehr oder weniger erhebliche Störung der Blasenfunktion, der Zustand besserte sich aber allmählich, der Harn wurde von selbst und in größerer Menge auf einmal ausgetrieben, und nach einigen Monaten vollzog sich die Harnentleerung in einer für den Fortbestand der Gesundheit vollkommen hinreichenden Weise (GOLTZ und EWALD).

Betreffend die Frage, ob die gesunde Blasenschleimhaut den in der Blase befindlichen Substanzen einen Durchgang gestattet, sind die Angaben im Laufe der Zeit sehr verschieden gewesen. Sobald das Epithel beschädigt ist, tritt, wie leicht zu verstehen, eine Resorption ein, und man muß daher jede Verletzung des Epithels peinlichst vermeiden. Unter solchen Umständen soll nun allerdings eine Resorption durch die Blasenschleimhaut stattfinden, und zwar würde sich dieselbe nur auf Körper mit kleinen Molekülen (Harnstoff, Dextrose, Ferrocyannatrium) erstrecken und dann auch nur nach langer Zeit und bei sehr konzentrierten Lösungen; Alkaloide werden, wahrscheinlich wegen ihrer großen Moleküle, nicht aufgenommen. — Diese Resorption würde sich wahrscheinlich durch einfache Diffusionsvorgänge, und zwar hauptsächlich (oder ausschließlich) durch die Interzellulärsubstanz vollziehen. Die Ursache des geringen Absorptionsvermögens der Blasenschleimhaut läge teils in der Beschaffenheit ihres mehrgeschichteten Epithels und dessen Kittsubstanz, teils darin, daß sie keine eigenen Lymphgefäße besitzt (GEROTA).

Aus diesem allen folgt, daß unter normalen Verhältnissen der Harn in der Blase durch Diffusions- und Absorptionsprozesse keine nachweisbaren Veränderungen erleiden kann. Auch bei Harnverhaltung ist die Diffusion zu schwach, um für irgendwelche der hierbei auftretenden Symptome verantwortlich gemacht werden zu können.

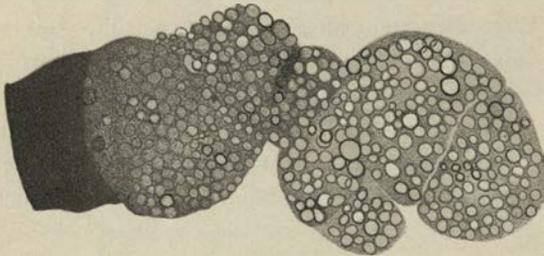
Zweiter Abschnitt.

Die Ausscheidungen durch die Haut.

Durch die Talg- und die Schweißdrüsen, sowie durch die sogen. *Per spiratio insensibilis* werden von der Haut verschiedene Substanzen vom Körper abgegeben. Diese Absonderung hat jedoch eine wesentlich andere Aufgabe als die Harn- und Kotabgabe, denn sie bezweckt, teils die Haut vor verschiedenen Schädlichkeiten zu schützen, teils spielt sie eine sehr bedeutende Rolle bei der Regulation der Körpertemperatur.

§ 1. Die Talgdrüsen.

Mit Ausnahme der Hohlhand und der Fußsohle enthält die Haut überall Talgdrüsen, welche den sogen. Hauttalg abgeben. Dieser ist,



Figur 143. Drüsenschlauch aus der Präputialdrüse der Maus nach Behandlung mit dem Osmiumgemisch, nach Altmann.

frisch abgesondert, eine ölige, halbflüssige Masse, welche auf der Hautoberfläche zu einem schmierigen Talg erstarrt und aus Eiweißstoffen, Fett und Cholesterin besteht. Durch diese Absonderung wird die Haut wie eingeeilt und bekommt dadurch ihre Geschmeidigkeit sowie die Eigenschaft,

durch Wasser nur schwierig aufzuquellen. Sogar nach einem warmen Bad zeigen nur diejenigen Partien der Haut, welche keine Talgdrüsen haben, deutlichere Spuren von der Einwirkung des Wassers. Pro Quadratcentimeter würde die Haut in einem Bade von 32.5° etwa 0.0006, und in einem Bade von 39.5° etwa 0.0048 g Wasser aufnehmen. Für die ganze Haut (2 qm) beträgt dies 12 bzw. 96 g (SPITTA). Auch die Haare verdanken dem Hauttalg ihre Geschmeidigkeit.

In Bezug auf die Bildung des Hauttalges verweise ich auf Figur 143, die nach ALTMANN einen Drüsenschlauch aus der Präputialdrüse der Maus darstellt. Das bläschenförmige Endstück des Schlauches ist mit kugeligen Körnern, deren Peripherie von einem mehr oder weniger starken Fettmantel gebildet wird, dicht gefüllt. Kerne und Zellgrenzen sind nicht sichtbar, da sie von den körnigen Gebilden verdeckt werden. Im mittleren Teil des Schlauches sehen wir die geordneten Ringkörner mehr und mehr sich verschmieren, um im Endstück selbst eine schwarze Masse, das Sekret, zu bilden. Dasselbe schwarzgefärbte Sekret finden wir dann in den großen und kleinen Sekretäumen der Drüse vor.

Einige Erfahrungen scheinen dafür zu sprechen, daß die Absonderung des Hauttalges unter dem Einfluß sympathischer Nerven steht (ARLOING). Jedoch können wir zur Zeit noch nichts Bestimmtes darüber sagen.

§ 2. Der Schweiß und die Schweißabsonderung.

a. Der Schweiß.

Der Schweiß wird in den Schweißdrüsen gebildet. Er ist der verdünnteste aller Körpersäfte und stellt, filtriert, eine klare, ungefärbte Flüssigkeit von 1.003—1.008 spezifischem Gewicht dar. Seine Reaktion auf Lackmus kann sauer, neutral oder alkalisch sein; sein Geschmack ist salzig, sein Geruch unangenehm, an verschiedenen Hautpartien aber verschieden; durch Erwärmen des Schweißes auf 110° wird der Geruch beseitigt.

In der folgenden Tabelle sind zwei Analysen des Schweißes zusammengestellt. Die eine von HARNACK bezieht sich auf den von einem Rheumatiker in einer Schwitzwanne während 1—2 Stunden abgesonderten Schweiß, die andere von CAMERER jun. auf die Schweißabgabe in einem elektrischen Lichtbad von 75—90 Minuten Dauer:

	Harnack		Camerer	
	99.09—99.16	Proz.	97.9	Proz.
Wasser	0.91—0.85	„	2.1	„
Fixa	0.24—0.20	„	1.06	„
Organische Substanz	0.67—0.65	„	1.04	„
Anorganische Substanz	0.52	„	0.66	„
NaCl	0.03	„		
Phosphorsaure Erdalkalien	0.05—0.06	„		
H ₂ SO ₄	0.05—0.04	„		
KHO	0.12	„	0.05	„
Harnstoff			0.19—0.15	„
Stickstoff				

Der menschliche Schweiß soll außerdem etwa 0.045 Proz. Eiweißstoffe und zwei Enzyme, ein zuckerbildendes und ein eiweißlösendes, sowie Ätherschwefelsäuren, aromatische Oxy Säuren, Skatol und Kreatinin in geringer Menge enthalten.

Nach ARLOING besitzt der Schweiß des gesunden Menschen toxische Eigenschaften; bei intravenöser Injektion in einer Dosis von etwa 10—15 cem pro Kilogramm Körpergewicht tötet er einen Hund innerhalb 15—84 Stunden. Der durch Arbeit hervorgerufene Schweiß ist giftiger als der unter Einwirkung von Dampfbädern abgegebene. Als die wichtigsten Symptome einer durch den Schweiß bewirkten Vergiftung werden Erbrechen und Kongestion des Verdauungsrohres erwähnt. Die Beteiligung von Bakterien an diesen Erscheinungen scheint ausgeschlossen zu sein, weil der Schweiß durch Sterilisierung im Autoklav nur wenig von seiner Toxizität verlieren soll.

Schon lange hat man gewußt, daß Tiere, deren Hautabsonderung durch Firnissen aufgehoben ist, binnen kurzem zugrunde gehen. Lange suchte man dieses Verhalten dadurch zu erklären, daß verschiedene im Schweiß normal abgegebene Produkte im Körper zurückgehalten würden. Dann kam man aber zu der Überzeugung, daß der Schweiß überhaupt keine toxischen Substanzen vom Körper wegführt, und suchte den Einfluß des Firnisses in der dabei auftretenden starken Wärmestrahlung von der Haut. Daß der vermehrte Wärmeverlust hierbei eine gewisse, vielleicht sogar eine sehr große Bedeutung hat, ist sehr wohl möglich. Wenn aber die soeben erwähnten Erfahrungen

sich bestätigen, müssen wir dem Zurückhalten der sonst im Schweiß abgegebenen Zeretzungsprodukte wieder die wesentlichste Rolle zuerkennen. Eine Stütze findet diese Auffassung übrigens auch darin, daß gefirnte Tiere, trotz des gesteigerten Wärmeverlustes und der davon bedingten gesteigerten Wärmebildung, nur wenig Nahrung zu sich nehmen, was LAULANIÉ veranlaßt hat, den Tod dieser Tiere als einen Tod durch Inanition zu bezeichnen.

Die Menge des täglich abgegebenen Schweißes ist eine sehr variable und vor allem von den Anforderungen der Wärmeregulation abhängig. Je stärker die Schweißsekretion ist, um so reichlicher wird auch die absolute Menge der im Schweiß enthaltenen festen Stoffe, unter welchen speziell der Harnstoff von Bedeutung ist. Während die Harnstoffabgabe im Schweiß gewöhnlich nur eine geringe und gänzlich zu vernachlässigende ist, kann sie, wie schon früher bemerkt (S. 103), unter Umständen eine beträchtliche Größe erreichen.

b. Die Schweißabsonderung.

Angesichts der Bedeutung des Schweißes für die Wärmeregulation des Körpers (vgl. S. 491) liegt es schon von vornherein nahe, anzunehmen, daß die Tätigkeit der Schweißdrüsen vom zentralen Nervensystem wesentlich abhängig sein muß. Dies wird auch durch die Erfahrung bestätigt.

Die Reizung eines durchschnittlichen N. ischiadicus oder Pl. brachialis bei einer Katze läßt in kurzem große Schweißtropfen auf der unbehaarten Haut der Pfote erscheinen (GOLTZ).

Diese Schweißabgabe ist eine wirkliche Sekretion und kein Filtrat aus dem Blute; sogar noch volle 20 Minuten nach Amputation eines Beines kann man durch Nervenreizung eine kräftige Sekretion erregen (KENDALL und LUCHSINGER); auch tritt die Schweißabsonderung zum Vorschein, wenn der Druck der umgebenden Luft höher als der gleichzeitig stattfindende Aortadruck ist (LEVY-DORN); selbst bei sehr kleinen Dosen von Atropin wird sie trotz der stärksten Nervenreizung aufgehoben; wenn die Pfote unter einen erniedrigten Luftdruck gestellt wird, tritt an und für sich, d. h. ohne Nervenreizung, keine Schweißabsonderung ein.

Betreffend den Verlauf der Schweißnerven haben die Versuche zur Zeit ergeben, daß sie für die Vorderpfote der Katze in den NN. medianus und ulnaris, für die Hinterpfote im N. ischiadicus enthalten sind. Wie es scheint, treten die meisten Schweißnerven aber nicht mit den Wurzeln dieser Nerven aus dem Rückenmark heraus, sondern verlaufen zuerst in sympathischen Bahnen (Bruststrang, bezw. Bauchsympathicus), bevor sie sich den Extremitätennerven zugesellen. Die Quellen der Schweißnerven des Bauchstranges sind die drei unteren Brust- und die vier oberen Lendenwurzeln; die Schweißnerven der Vorderpfote entspringen aus der vierten Brustwurzel.

Die Zentren der Schweißnerven liegen im Rückenmark, denn wenn man einer jungen Katze das Rückenmark in der Höhe des vierten Brustwirbels durchschneidet, so kann man sowohl durch Hitze als durch Dyspnoë Sekretion an den Hinterpfoten erzielen. Angesichts der Bedeutung der Schweißabsonderung bei der Wärmeregulation ist es sehr wahrscheinlich, daß sich im Kopfmark ein allgemeines Schweißzentrum vorfindet, obgleich wir zur Zeit nichts Bestimmtes darüber wissen.

Die Schweißabsonderung wird durch psychische Erregungen (Angst usw.), durch Hitze, Erstickung und reflektorische Einwirkungen, sowie durch verschiedene Gifte aus-

gelöst. Unter den letzteren ist besonders das Pilocarpin bemerkenswert, denn dieses vermag auch bei durchschnittlichen Schweißnerven eine Schweißabsonderung hervorzubringen, obgleich diese unter der Mitwirkung des zentralen Nervensystems stärker wird.

Die Wirksamkeit der Nervenreizung ist vor allem von der Temperatur der Drüsen abhängig; große Kälte läßt die Nervenreizung erfolglos. Jedoch kann man bei einer Körpertemperatur von 28—22° C. die Pfotenballen der Katze durch psychische Erregung, reflektorische Reizung oder Erstickung zum Schwitzen bringen. Auf der anderen Seite bringt Hitze auch in dem Falle Schweißabsonderung hervor, wenn das Rückenmark am IX. Brustwirbel abgetrennt und alle hinteren Wurzeln des abgetrennten Markes durchschnitten sind, d. h. die Hitze wirkt ebenso wie die Erstickung auf die Schweißnervenzentren direkt erregend ein (LUCHSINGER).

Verschiedene Erfahrungen scheinen dafür zu sprechen, daß die Schweißdrüsen auch unter dem Einfluß von hemmenden Nerven stehen, welche, ganz wie die absondernden, in sympathischen Bahnen verlaufen.

Viele Tiere schwitzen gar nicht, andere Tiere zeigen nur an einzelnen Stellen eine Schweißabsonderung, wie z. B. die Katze, die nur an der unbehaarten Sohlenfläche der vier Füße schwitzt. Beim Menschen ist das Schweißvermögen zu einer ganz vorzüglichen Ausbildung gelangt: es kommt, wenn auch in wechselnder Stärke, der ganzen Haut zu; als Prädilektionsstellen sind die Gesichtshaut (Stirn), die Vola manus und Planta pedis zu nennen.

§ 3. Die sogenannte insensible Perspiration durch die Haut.

Als insensible Perspiration durch die Haut bezeichnen wir die durch die Haut stattfindende Kohlensäureausscheidung, sowie diejenige Abgabe von Wasserdampf, welche unabhängig von der Tätigkeit der Schweißdrüsen erfolgt.

Die Kohlensäureabgabe durch die Haut ist beim Menschen im Verhältnis zu der Kohlensäureabgabe durch die Lungen sehr gering. Sie ist ebenso wie die Wasserdampfabgabe zu wiederholten Malen an begrenzten Teilen der Körperoberfläche studiert worden. Solche Untersuchungen können aber, auch wenn sie über den Einfluß verschiedener Variablen wertvolle Aufschlüsse bringen, doch keinen sicheren Anhaltspunkt für die Beurteilung der gesamten CO₂- und Wasserdampfabgabe der ganzen Körperoberfläche geben.

Um eine derartige Bestimmung auszuführen, schließt man das Versuchsindividuum mit Ausnahme des Kopfes in einen Kasten, welcher durch eine dazu geeignete Vorrichtung ventiliert wird. Dies ist bei Bestimmung der Wasserdampfabgabe unumgänglich notwendig, weil die Luft des Kastens sonst bald mit Wasserdampf gesättigt und also die weitere Abgabe verhindert wird.

Nach SCHIERBECK und v. WILLEBRAND ist die CO₂-Abgabe bei einer Temperatur von 20—33° C. ziemlich unverändert und beträgt etwa 0.30 bis 0.35 g pro Stunde, d. h. 7.2—8.4 g pro die. Steigt die umgebende Temperatur aber über 33° C., so nimmt die CO₂-Abgabe plötzlich stark zu, so daß sie bei 33.5—34° C. schon den verhältnismäßig hohen Wert von 0.87—1.35 g pro Stunde (= 20.9—32.4 g pro die) erreicht.

Gerade bei einer Temperatur von etwa dieser Größe tritt nun auch eine unverkennbare Schweißabsonderung ein, und es

ist daher nicht unmöglich, daß die betreffende Vermehrung der CO_2 -Abgabe gerade durch die dabei erscheinende vermehrte Arbeit der Schweißdrüsen hervorgerufen ist.

Auch unterhalb dieser kritischen Temperatur findet eine Wasserdampfabgabe von der Haut statt. Diese ist, unter sonst gleichen Verhältnissen, um so größer, je höher die äußere Temperatur ist, und zwar nimmt sie nach v. WILLEBRAND bei nacktem Körper von 12°C . bis etwa 31°C . in geradem Verhältnis zur äußeren Temperatur zu (z. B. bei $12^\circ:10.5$, bei $18.2^\circ:18.4$, bei $24.4^\circ:22.7$ und bei $28^\circ:27.3 \text{ g pro Stunde}$), um dann beim Erscheinen des sichtbaren Schweißes plötzlich stark in die Höhe zu gehen.

Betreffend den Ursprung der vor dem Eintritt der wirklichen Schweißabsonderung stattfindenden Wasserabgabe lassen sich zwei Möglichkeiten denken: entweder stellt sie ein Sekretionsprodukt der Schweißdrüsen dar, oder sie ist von einer rein physikalischen Verdampfung aus den Drüsenzellen und der Epidermis herzuleiten. Angesichts der mit der Temperatur proportionalen Zunahme der Wasserausscheidung bis zu dem Punkte, wo sichtbarer Schweiß auftritt, bin ich geneigt, der letzteren Möglichkeit den Vorzug zu geben, ohne dadurch verneinen zu wollen, daß auch die Schweißdrüsen hierbei eine gewisse Rolle spielen könnten.

§ 4. Die Resorption durch die Haut.

Im Laufe der Zeit sind sehr verschiedene Ansichten über das Vermögen der unversehrten Haut des Menschen, Wasserlösungen indifferenten Stoffe, zerstäubte Flüssigkeiten, Gase oder in Salbenform eingeriebene Substanzen aufzunehmen, vertreten worden. Während einige Autoren eine ziemlich große Absorptionsfähigkeit beobachteten, wollten andere nachgewiesen haben, daß dieselbe nur sehr gering war oder gänzlich fehlte. In vielen Fällen ist wohl die Absorption nur eine scheinbare gewesen, indem z. B. flüchtige Stoffe nicht ausschließlich wenigstens durch die Haut, sondern wesentlich durch die Respiration in den Körper gelangten. Es ist nicht möglich, diese Frage, die ja vor allem aus therapeutischem Gesichtspunkte als außerordentlich wichtig erachtet werden muß, in dem gebührenden Umfange hier zu erörtern, und ich traue es mir nicht zu, aus den vorliegenden, untereinander so widerspruchsvollen Resultaten ein ganz bestimmtes Gesetz zu abstrahieren. Jedenfalls kann das Resorptionsvermögen der Haut nicht besonders stark sein.

VIERZEHNTE KAPITEL.

Die Körpertemperatur und ihre Regulierung.

§ 1. Die Körpertemperatur des Menschen.

Die Vögel und Säugetiere unterscheiden sich von allen anderen lebendigen Geschöpfen dadurch, daß ihre Körpertemperatur konstant bleibt trotz aller Variationen der Temperatur des umgebenden Mediums; sie werden daher homoiotherme oder, da die Temperatur

des umgebenden Mediums in der Regel niedriger als ihre Körpertemperatur ist, warmblütige genannt.

Bei verschiedenen Arten der warmblütigen Tiere zeigt die Körpertemperatur bedeutende Differenzen. Im allgemeinen ist die Körpertemperatur der Vögel (39.4—43.9° C.) höher als die der Säugetiere (35.5—40.5° C.), und unter diesen besitzen zahlreiche Gattungen eine höhere Körpertemperatur als der Mensch (37.5° C.). Bei einer Körpertemperatur von derselben Höhe wie die normale der Vögel und mehrerer Säugetiere ist der Mensch schon sehr krank (vgl. S. 483).

Die Körpertemperatur wird bei Tieren in der Regel im Rectum, beim Menschen entweder dort oder in der Mund- oder Achselhöhle gemessen. Es ist selbstverständlich, daß das Thermometer immer eine gewisse Zeit braucht, um sich auf die betreffende Temperatur einzustellen, sowie daß an diesen verschiedenen Orten die Temperatur wegen des Wärmeverlustes von den oberflächlichen Teilen des Körpers nicht dieselbe sein kann, und zwar hat die Temperatur unter den genannten Orten im Rectum ihren höchsten und in der Achselhöhle ihren niedrigsten Wert. — Bei körperlicher Arbeit kann es vorkommen, daß die Temperatur in der Mundhöhle herabsinkt, obgleich die Temperatur im Rectum ansteigt. Dieser Umstand, welcher zeigt, daß die Temperaturmessung in der Mundhöhle nicht immer zuverlässige Resultate ergibt, ist wahrscheinlich von der Abkühlung der Gesichtshaut durch den Schweiß, von der verstärkten Atmung, wodurch die hintere Wand der Mundhöhle abgekühlt wird, u. s. w. bedingt (PEMBREY und NICOL).

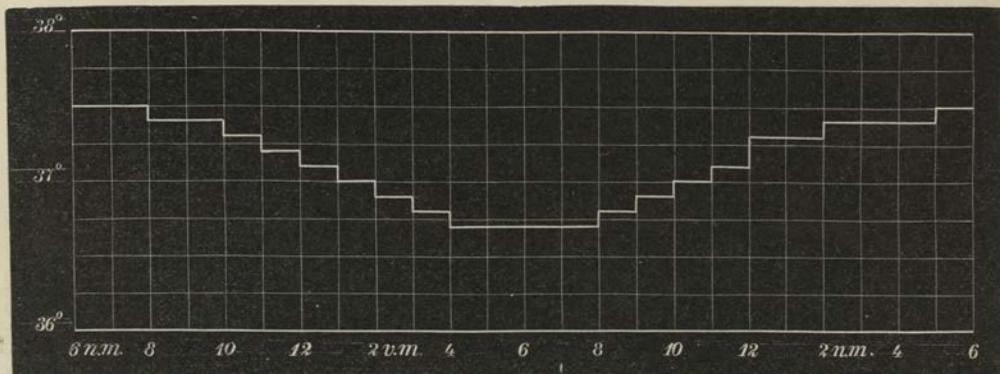
Bei der Temperaturmessung im Rectum muß das Thermometer genügend tief eingeschoben werden, um die wirkliche Temperatur im Körperinnern angeben zu können. Wenn die Mundhöhle zur Temperaturmessung benutzt wird, bringt man das Thermometer unter die Zunge und schließt den Mund. Die hintere Öffnung der Mundhöhle ist, wie schon erwähnt (S. 339), normal immer geschlossen. Die Achselhöhle bildet nie eine vollkommen geschlossene Höhle und wird nur behufs der Temperaturmessung durch Andrücken des Oberarmes gegen die Brustwand dazu umgebildet. Es dauert aber einige Zeit, bis die Temperatur in der solcherart gebildeten Höhle so hoch als möglich ansteigt, und daher muß das Thermometer in der Achselhöhle länger als in der Mundhöhle oder im Rectum liegen bleiben, um die richtige Temperatur anzugeben.

Die Temperatur der Hautoberfläche zeigt besonders an den unbedeckten Körperteilen sehr erhebliche Schwankungen, kann aber für die bedeckten im allgemeinen auf etwa 33—35° C. geschätzt werden. Die nackte Haut hat in einem Bad von 5° noch eine Temperatur von 17° und in einem Bad von 18° bzw. 25° eine von 22° bzw. 26.5°. Die Temperatur 2 mm innerhalb der Hautoberfläche, also im subkutanen Gewebe, betrug in diesen Fällen bzw. 24°, 24.8° und 27.5°. Unter denselben Verhältnissen wurden in den Muskeln 12 mm innerhalb der Hautoberfläche Temperaturen von bzw. 36.3°, 35.9°, 36.9° C. beobachtet (LEFÈVRE). — Noch wärmer aber als die Muskeln und das Rectum sind die Organe im oberen Teil der Bauchhöhle. Nach QUINCKE ist die Temperatur im Inneren des Magens (Mensch) 0.12° C. und nach ITO die des Duodenum (Kaninchen) 0.7° C. höher als die Rektaltemperatur. Vielleicht sind diese hohen Temperaturen, zum Teil wenigstens, von der Nachbarschaft der Leber bedingt, denn nach LEFÈVRE kann (beim Hund) die Lebertemperatur mehr als 1° C. höher als die Rektaltemperatur sein.

Die zahlreichen Bestimmungen der normalen Körpertemperatur des Menschen haben ergeben, daß dieselbe bei verschiedenen Individuen Schwankungen von einigen zehntel Grad darbietet. Als Mittel-

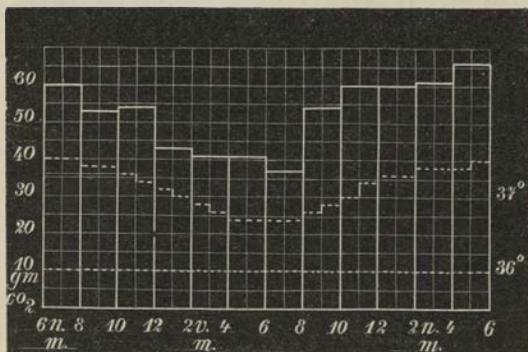
wert derselben geht für die Temperatur im Rectum 37.5° , in der Mundhöhle 37.2° und in der Achselhöhle 37.0° C. hervor.

Übrigens ist es nicht ganz richtig zu sagen, der Mensch habe eine konstante Körpertemperatur. Es zeigt sich nämlich — auch wenn wir von den krankhaften Temperatursteigerungen oder von den Temperatursenkungen



Figur 144. Die normalen Schwankungen der Körpertemperatur beim Menschen, nach Jürgensen.

infolge zu starker Abkühlung usw. absehen —, daß die Körpertemperatur des Menschen im Laufe des Tages gewisse normale Schwankungen darbietet; die Differenz zwischen Minimum und Maximum der Tagestemperatur kann bei einem ganz gesunden Menschen 1 bis 1.5° C. und noch mehr betragen.



Figur 145. Die zweistündige CO_2 -Abgabe beim Menschen. — Kohlendäure, Gramm pro 2 Stunden. - - - - - Die Körpertemperatur nach der Kurve von Jürgensen.

Die betreffenden Schwankungen haben übrigens einen sehr regelmäßigen Verlauf und zeigen nach JÜRGENSEN ein Minimum früh morgens, etwa 3—6 Uhr, von da an steigt die Körpertemperatur allmählich an, um nach einiger Schwankung nachmittags etwa 6—7 Uhr ihr Maximum zu erreichen (vgl. Fig. 144).

Die Ursache dieser Schwankungen ist vor allem von Schwankungen in der Intensität des Stoffwechsels bedingt. Wenn man die CO_2 -Abgabe, die gewissermaßen als ein relativer Ausdruck der Stoffwechselgröße angesehen werden darf, zu verschiedenen Tageszeiten bestimmt, so findet man zwischen dem Verlauf derselben und dem der Körpertemperatur eine überraschende Übereinstimmung (vgl. Fig. 145). Ich bemerke, daß die in die Figur eingezeichnete Temperaturkurve nicht von der Versuchsperson stammt, an welcher die CO_2 -Abgabe bestimmt worden ist. Die Abweichungen zwischen den beiden Kurven, die hier auftreten, sind derart, daß sie sich durch diesen Umstand befriedigend erklären lassen.

Wenn die CO_2 -Abgabe zu verschiedenen Stunden des Tages bei absichtlich beobachteter körperlicher Ruhe am nüchternen Körper bestimmt wird, so zeigt diese, wie MAGNUS-LEVY und besonders JOHANSSON gezeigt haben, nur äußerst geringe Schwankungen, und im Verlauf jeder Periode nimmt, wegen des verhältnismäßig geringen Stoffwechsels, die Körpertemperatur ab. Hieraus folgt, daß die betreffenden Schwankungen in der Intensität des Stoffwechsels vor allem durch die im Verlaufe des Tages aus verschiedenen Ursachen auftretenden Schwankungen in den Bewegungen und der Spannung der Muskeln hervorgerufen werden. Als mitwirkende, obgleich an sich der Muskelarbeit bei weitem nicht gleichkommende Ursache ist außerdem die infolge der Nahrungsaufnahme stattfindende Steigerung des Stoffwechsels (vgl. S. 123) herbeizuziehen.

Eine Konsequenz dieser Auffassung ist die, daß der Verlauf der Tagesschwankungen sich bei Umkehrung der täglichen Lebensweise auch umkehren müßte. Nach einigen Autoren würde dies tatsächlich stattfinden. Dem gegenüber konnten aber BENEDIKT und SNELL bei einem Menschen, der während zehn aufeinander folgenden Tage zur Nachtzeit gearbeitet und am Tage geschlafen und geruht hatte, keine wahrnehmbare Tendenz zu einer Umkehrung der Temperaturkurve beobachten, obgleich dieselbe doch von der normalen Temperaturkurve entschieden abwich.

Aus diesen Beobachtungen läßt sich, meines Erachtens, nicht schließen, daß außer den oben genannten Ursachen noch andere bei den Tagesschwankungen der Körpertemperatur wesentlich beteiligt sind. Bei diesem Versuch schlief die Versuchsperson, wie die Autoren bemerken, eine beträchtlich kürzere Zeit, als wie sie sonst gewöhnt war, und es ist wohl eine ziemlich geläufige Erfahrung, daß ein Mensch, der eine Zeit lang eine umgekehrte Lebensweise führt, sich nicht in dem Maße daran gewöhnt, daß er vollständig den Tag zur Nacht und die Nacht zum Tage macht. Deswegen wird auch die Muskeltätigkeit sich nicht genau nach der veränderten Lebensweise abpassen können. Übrigens besitzen wir Beobachtungen an Affen, nach welchen die umgekehrte Lebensweise eine vollständige Umkehrung der Temperaturschwankungen hervorruft; wenn die Tiere Tage lang entweder bei vollständigem Dunkel oder bei ununterbrochener Beleuchtung gehalten wurden, hörten die normal verlaufenden Tagesschwankungen auf, und nur ganz unregelmäßige Variationen traten auf (GALBRAITH und SIMPSON).

Bei absichtlicher Störung der Wärmebildung oder des Wärmeverlustes in der einen oder anderen Richtung werden Störungen in der Körpertemperatur hervorgerufen, welche jedoch ziemlich schnell wieder ausgeglichen werden. So nimmt die Körpertemperatur nach Trinken von kaltem Wasser, nach absolut ruhigem Stillsitzen usw. ab; sie steigt durch kräftige Muskelarbeit an usw.

Indessen sind diese Veränderungen der Körpertemperatur in der Regel ziemlich geringfügig, und es zeigt sich übrigens das sehr bemerkenswerte Verhalten, daß der aus genügend zahlreichen Messungen hergeleitete Mittelwert der Körpertemperatur pro 24 oder 48 Stunden trotz aller solchen Eingriffe dennoch demjenigen ganz gleich bleibt, welcher ohne alle derartige störende Eingriffe beobachtet wird. Dieses Konstantbleiben der mittleren Körpertemperatur hängt mit der bei frei gewählter Kost gefundenen Erscheinung, daß der Körper innerhalb Perioden von einigen Tagen seine Energiezufuhr mit einer nicht zu verkennenden Regelmäßigkeit abpaßt, unzweifelhaft nahe zusammen.

Die Variationen der Körpertemperatur bei verschiedenen Altersklassen sind nur wenig erheblich. Da der Fötus einen gewissen, wenn auch geringen Stoffwechsel hat, muß dessen Körpertemperatur etwas höher als die der Mutter sein, was auch durch direkte Beobachtungen erwiesen ist. Die Differenz beträgt aber nur etwa

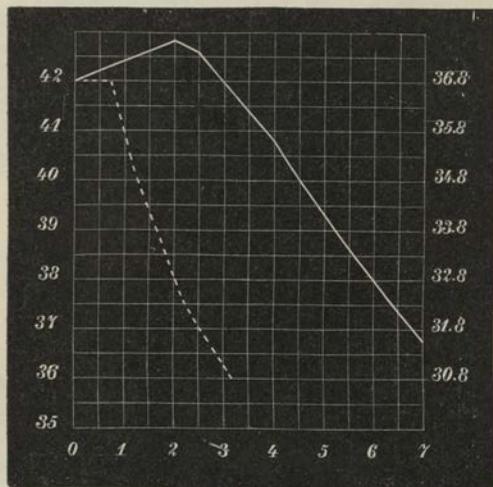
0.3° C. Nach der Geburt sinkt die Temperatur des Kindes um etwa 0.5—0.8° C. herab, was nur zum Teil von dem ersten Bad abhängig ist, steigt während der ersten Woche, wie es scheint, mit einigen Schwankungen wieder an und hält sich dann etwa auf dem oben angegebenen Wert bis in das Greisenalter, wo die Körpertemperatur wieder einige Zehntelgrade höher werden soll.

Wird der Körper einer exzessiven Wärmeentziehung ausgesetzt, so vermag er nicht mehr seine Körpertemperatur konstant zu behalten, sondern dieselbe nimmt allmählich ab. Je tiefer die Temperatur herabsinkt, um so größer sind die dadurch hervorgerufenen Störungen.

Beim Kaninchen hat WINTERNITZ folgendes beobachtet: 1) Abkühlung auf 34 bis 31° C. Zitterbewegungen treten selbst auf forzierte Abkühlung nicht mehr regelmäßig ein; die Atmungsfrequenz nimmt beträchtlich ab.

2) Abkühlung auf 31—29° C. Neigung zum Einschlafen. Die Reaktion nach einer schmerzhaften Hautreizung nur schwach oder ganz aufgehoben; ebenso die Pupillenreaktion bei starkem Licht.

3) Abkühlung auf 29—26° C. Wenn das Tier in eine abnorme Lage gebracht wird, so verharrt es lange darin. Störungen in der Koordination der Muskelbewegungen: das Tier hockt zwar zumeist, oder vermag normal springend sich fortzubewegen, aber beim Hocken treten pendelnde Schwankungen des ganzen Körpers auf, und wird das Tier gestoßen, so taumelt es und findet nicht immer gleich seine ursprüngliche Haltung; versucht man die vorderen Extremitäten in eine andere Stellung zu bringen, so führt es dieselben zurück,



Figur 146. Die Körpertemperatur nach dem Tode, nach Niederkorn. ——— Febris typhoides (die Temperatur ist im Diagramm links angegeben). - - - - - Lungen-schwindsucht (die Temperatur ist rechts angegeben). Die Abszisse bedeutet Stunden nach dem Tode.

dagegen beläßt es die hinteren Extremitäten, wenn man dieselben nach außen oder hinten abzieht, nicht selten in der ihnen beigebrachten Stellung.

4) Abkühlung auf 26—22° C. Die Störungen nehmen beträchtlich zu, und bei diesen sind die Gefäßnervenzentren deutlich mitbeteiligt. Das Tier liegt soporös auf der Seite, versucht zuweilen sich aufzurichten, wobei die eine oder andere Extremität nachgeschleppt wird. Schwache Hautreizung, ja starke Temperaturreizung ruft keine Reflexe hervor. Der Blutdruck sinkt herab.

5) Abkühlung auf 22—19° C. Das Tier liegt soporös, macht nur einzelne, unvermittelte Bewegungen, zeitweilig treten kurze, krampfartige Zuckungen im Kopf oder in den Extremitäten auf. Bei starken taktilen Reizen ausgebreitete, aber sehr schwache Reflexe. Auch diese wie der Kornealreflex hören endlich auf. Die Atmung sistiert, und das Tier stirbt.

Bei der Abkühlung leiden also zuerst die höchsten nervösen Zentren, und nur bei fortgeschrittener Abkühlung werden auch die für die Erhaltung des Lebens wichtigsten Zentren des Kopfmарkes gelähmt.

Theoretisch dürfte man annehmen können, daß beim Menschen trotz einer sehr beträchtlichen Herabsetzung der Körpertemperatur doch eine Wiederherstellung möglich ist, solange die Zentren des Kopfmарkes ihre Leistungsfähigkeit nicht eingebüßt haben. Man hat auch in der Tat Fälle beobachtet, wo die Körpertemperatur infolge starker Abkühlung auf 24° C. herabgesunken war und der Kranke dennoch wiederhergestellt worden ist. Ja es wird sogar ein Fall erwähnt, wo ein Mann, trotzdem seine Körpertemperatur nur 26.7° C. betrug, sein Bewußtsein noch hatte!

Ebenso wie eine Erniedrigung ruft eine Erhöhung der Körpertemperatur, wenn sie über eine gewisse, bei verschiedenen Individuen verschiedene Grenze steigt, zuerst Störungen des allgemeinen Befindens, dann des Bewußtseins hervor, während noch die Zentren des Kopfmарkes funktionsfähig sind. Im allgemeinen kann man sagen, daß der Körper leichter eine Abnahme als eine Zunahme seiner Temperatur verträgt. Schon eine Erhöhung der Temperatur um $2-3^{\circ}$ C. erzeugt sehr schwere Störungen, und eine Körpertemperatur von $41-42^{\circ}$ C. stellt, der Erfahrung nach, ein sehr drohendes Symptom dar. Jedoch kann der Mensch noch höhere Körpertemperaturen ertragen, ohne zu sterben, vorausgesetzt, daß sie nicht lange dauern. Die höchsten Körpertemperaturen, die mit Sicherheit an Menschen, die nachher genasen, beobachtet wurden, sind 43.6 (Sonnenstich), 44 (Scarlatina, Malaria), 46° (? Malaria).

Nach dem Tode kühlt sich der Körper natürlich ab, jedoch nicht immer sogleich. Es zeigt sich nämlich, daß die Temperatur des toten Körpers nach infektiösen Fiebern, nach Verletzungen am Gehirn oder Kopfmарk, eine Zeit lang noch ansteigt, was davon abhängig ist, daß der Stoffwechsel und also auch die Wärmebildung nicht überall im Körper in demselben Augenblicke aufhört, wo der Kranke seinen letzten Atemzug tut. Auch nach dem Tode an chronischen, langsam verlaufenden Krankheiten, wo man keine solche postmortale Steigerung der Temperatur beobachtet, bezeugt die Art, in welcher die Temperaturabnahme des Körpers vor sich geht, daß die Verbrennung in einzelnen Organen nicht im Moment des Todes aufhört. Wir finden hier, daß die Temperatur zuerst eine Zeit lang unverändert bleibt oder ganz schwach abnimmt, um danach schnell abzusinken. Das erste Stadium kann nicht anders gedeutet werden, als so, daß noch eine Wärmebildung im Körper stattfindet (vgl. Fig. 146).

§ 2. Die Quelle der tierischen Wärme.

Die Quelle der tierischen Wärme liegt in der im Körper stattfindenden Verbrennung (vgl. S. 32). Da diese in allen Körperteilen stattfindet, so sind alle die verschiedenen Organe an der Wärmebildung des Körpers beteiligt. Jedoch ist der Anteil der verschiedenen Organe an der genannten Wärmebildung sehr verschieden, indem nämlich der Stoffwechsel in gewissen Organen verhältnismäßig stärker als in anderen ist. Jenen muß also eine größere Bedeutung bei der Wärmebildung im Körper zugeschrieben werden.

Unter allen Körperteilen sind die quergestreiften Muskeln in dieser Beziehung die wichtigsten. Dieselben betragen etwa 40 Proz. und, wenn wir vom Skelett, wo die Wärmebildung ihrer absoluten Größe nach wahrscheinlich nicht sehr bedeutend ist, absehen, sogar 50 Proz. des gesamten Körpergewichts.

Selbst die ganz ruhenden Muskeln bilden Wärme. MEADE-SMITH bestimmte gleichzeitig die Temperatur des Aortablutes und die der Schenkelmuskeln, und zwar, indem er die Blutzufuhr zu den betreffenden Muskeln abgesperrt hatte. Es zeigte sich hierbei, daß die Temperatur der Muskeln zu Anfang der 5 Minuten dauernden Absperrung in der Regel und am Ende ohne Ausnahme höher war als die Temperatur des Aortablutes, sowie daß die Temperatur der Muskeln während der Absperrung immer zunahm. Diese Zunahme konnte bis auf 0.1° C. und die Differenz zwischen Muskel- und Bluttemperatur am Ende der Absperrung auf 0.6° C. steigen.

Bei jeder Muskelkontraktion wird gleichzeitig mit der geleisteten Arbeit auch Wärme erzeugt, und zwar ist die zur Arbeit verwendete Energie immer nur ein Bruchteil von derjenigen, die als Wärme hervortritt. Um Wiederholungen zu vermeiden, verweise ich in dieser Hinsicht auf das schon oben (S. 133) Ausgeführte.

Außer den Muskeln kommen als Wärmebildner die Drüsen, besonders die Leber, der Magen und die Därme usw. in Betracht. Dagegen kann den Knochen, mit Ausnahme des roten Knochenmarkes (?), der Haut und den Lungen keine größere Bedeutung bei der Wärmebildung im Körper zugeschrieben werden. In der grauen Substanz des zentralen Nervensystems findet allerdings ein sehr lebhafter Stoffwechsel statt. Da aber der Stoffwechsel in der weißen Substanz sehr gering ist (vgl. Kap. XV), und da das ganze zentrale Nervensystem nur etwa 1.9 Proz. des Körpergewichtes beträgt, ist es nicht anzunehmen, daß dasselbe bei der Wärmebildung im Körper irgend welche erhebliche Rolle spielt. Den Anteil der verschiedenen Organe bei der Wärmebildung etwas näher festzustellen, ist noch nicht möglich.

§ 3. Der Wärmeverlust des Körpers.

Die Größe der Wärmebildung im Körper ist schon im Kap. IV (S. 168) besprochen worden. Wie dort ersichtlich, basieren die meisten hierher gehörigen Erfahrungen auf Untersuchungen über den Stoffwechsel. Die im Körper verbrannten Nahrungsstoffe werden indes nicht allein zur Wärmebildung, sondern auch zur mechanischen Arbeitsleistung benutzt. Bei vielerlei Arbeitsleistungen wird die Arbeit dem Körper als Wärme zurückerstattet: diese Arbeit darf also bei der Berechnung der Wärmebildung nicht in Abzug gebracht werden. Wo der Körper aber eine äußere nützliche Arbeit ausgeführt hat, ist es dagegen nicht gestattet, den in Kalorien ausgedrückten Stoffwechsel der im Körper tatsächlich gebildeten Wärme gleich zu setzen, denn jener ist größer als diese. Wenn also z. B. der aus den Verbrennungsprodukten berechnete Stoffwechsel bei einem mittleren Arbeiter etwa 2800—2900 Kal. beträgt, so ist die Wärmebildung bei ihm ohne jeden Zweifel nicht unerheblich geringer.

Die im Körper gebildete Wärme wird von ihm teils zur Erwärmung der aufgenommenen Kost, inkl. des Wassers, und der

eingeatmeten Luft benutzt, teils durch Leitung und Strahlung von der Haut abgegeben, teils endlich beim Verdampfen des Wassers in den Luftwegen und an der Haut, sowie zum Freimachen der Kohlensäure in den Lungen verwendet. Die folgende, wesentlich an HELMHOLTZ und ROSENTHAL sich anschließende Berechnung bezweckt die Verteilung der Wärmeausgaben auf diese verschiedenen Quellen bei einem erwachsenen Mann approximativ anzugeben.

A. Erwärmung der genossenen Kost und der eingeatmeten Luft.

- 1) Getrunken 1500 g Wasser von 15° C., wird auf 37.5° C. erwärmt — also um 22.5° = 33.75 Kal.
- 2) Genossen 1500 g Essen von 25° C. im Durchschnitt, wird auf 37.5° C. erwärmt, also um 12.5°; spez. Wärme 0.8 = 15.00 „
- 3) Eingeatmet 15000 g (= 11500 l) Luft von 15° C., wird auf 37.5° C. erwärmt, also um 22.5°; spez. Wärme 0.237 = 79.95 „ 128.70 Kal.

B. Abgabe von Wasser und Kohlensäure bei der Atmung.

- 4) Es wird angenommen, daß die eingeatmete Luft von 15° C. zur Hälfte mit Wasserdampf gesättigt ist und daß die ausgeatmete Luft von 37.5° ganz gesättigt ist. Es werden also von den Respirationswegen etwa 450 g Wasser in Dampfform abgegeben; latente Wärme des Wasserdampfes 0.537 Kal. = 241.70 Kal.
 - 5) Die Wärmebindung beim Entweichen der CO₂ in den Lungen (800 g); pro 1 g 0.134 Kal. = 107.20 „ 348.90 Kal.
- 477.60 Kal.

Die Summe der sub 1—5 verzeichneten Wärmeabgaben beträgt 477.60 Kal. Da die ganze Wärmeabgabe eines erwachsenen Menschen auf etwa 2400 Kal. geschätzt werden kann, stellen also die jetzt erörterten Quellen des Wärmeverlustes nur etwa 20 Proz. des gesamten Wärmeverlustes dar. Die übrige Wärmeabgabe, welche rund 80 Proz. der ganzen beträgt, geschieht durch die Haut.

Etwa dasselbe Resultat ergeben die direkten kalorimetrischen Messungen von ATWATER. Im Mittel aus einer Versuchsreihe von 45 Tagen betrug beim ruhenden Manne der Wärmeverlust durch Leitung und Strahlung 1669 Kal., durch den Harn und Kot 31 Kal. und durch Wasserverdunstung 550 Kal., d. h. in Proz. bzw. 74.2, 1.4 und 24.4. Beim arbeitenden Manne wurden im Mittel von 20 Versuchstagen 2277 Kal. durch Leitung und Strahlung, 19 Kal. durch Harn und Kot, 1126 Kal. durch Wasserverdunstung abgegeben, oder in Proz. bzw. 66.5, 0.6, 32.9. Hierbei wurde die Verteilung des Wasserdampfes auf Haut und Lungen nicht bestimmt.

Die Haut gibt an die umgebende Luft oder an andere mit dem Körper in Berührung kommende kalte Substanzen Wärme durch Leitung, Strahlung und Wasserverdunstung ab.

Die relative Bedeutung dieser Momente zeigt unter verschiedenen Umständen große Verschiedenheiten. So ist die Menge des von der Haut abgegebenen Wasserdampfes

sowohl von der Temperatur und dem Feuchtigkeitsgrad der umgebenden Luft, als auch von der im Körper stattfindenden Wärmebildung, die je nach der Art und Menge der Nahrung und der Größe der Arbeit variiert, in hohem Grade abhängig. Es ist also nicht möglich, eine bestimmte Zahl für die Menge des von der Haut abgegebenen Wassers zu geben, und wir besitzen übrigens keine direkten Bestimmungen von dieser Quantität, denn bei allen aus 24stündigen Beobachtungen direkt oder durch Berechnung ermittelten Werten für die 24stündige Wasserdampfabgabe hat man nur die Gesamtmenge und nicht ihre Verteilung auf die Atmung und die Haut berücksichtigen können.

Unter Benutzung der oben angeführten Zahl für die Wasserdampfabgabe bei der Atmung (450 g) können wir uns aber eine gewisse, wenn auch nur sehr unsichere Vorstellung von der Größe der Wasserverdunstung seitens der Haut machen. Ich führe einige Beispiele an, bei welchen ich die betreffende Reduktion schon vorgenommen habe. Ein Hungerer gab am fünften Hungertage durch die Haut etwa 350 g Wasser ab; Wärmeverlust 188 Kal.; dasselbe Individuum schied bei reichlicher Kost 710 g Wasser durch die Haut ab; Wärmeverlust 381 Kal., also doppelt so viel als im ersten Falle. — Eine andere Versuchsperson schied bei mittlerer Kost und Ruhe 480 g Wasser = 258 Kal. durch die Haut aus, bei derselben Kost und starker Arbeit etwa 1280 g = 686 Kal. (vgl. auch S. 478).

Bei Körperbewegungen (Marschieren) beträgt nach ZUNTZ bei niedriger Außentemperatur die Wasserabgabe durch die Respiration etwa $\frac{1}{5}$, bei höherer Außentemperatur aber nur $\frac{1}{10}$ der gesamten Abgabe von Wasserdampf. In extremen Fällen kann der Wärmeverlust durch Wasserverdunstung den enormen Wert von 95 Proz. des totalen Wärmeverlustes erreichen.

Auch die Wärmeabgabe durch Leitung und Strahlung zeigt große Verschiedenheiten, welche von der Temperatur der umgebenden Luft und der im Körper stattfindenden Wärmebildung wie von der Bedeckung des Körpers abhängen. Die Wärmestrahlung, sowie die Wärmeleitung an der umgebenden Luft ist an entblößten Hautstellen beträchtlich größer als an bekleideten. Nach Versuchen an bekleideten Hautstellen hat man die gesamte Wärmeabgabe durch Strahlung bei einem erwachsenen Manne zu etwa 700 — 800 Kal. berechnet, während sie nach Beobachtungen an entblößten Hautstellen auf etwa 1700 — 1800 Kal. geschätzt wird. Ähnliche Differenzen werden auch in Bezug auf den Wärmeverlust durch Leitung beobachtet.

§ 4. Der Schutz gegen Wärmeverlust.

Bei den homoiothermen Tieren halten sich Wärmebildung und Wärmeverlust im Gleichgewicht trotz sehr bedeutender Variationen in der Temperatur der umgebenden Luft. Daß dies bei der relativ so geringen Größe der im Körper gebildeten Wärme möglich ist, beruht vor allem darauf, daß im Körper der warmblütigen Tiere Anordnungen getroffen sind, welche die Wärmeabgabe durch die Haut wesentlich beschränken.

Diese Anordnungen sind 1) das subkutane Fettgewebe und 2) die Haar- oder Federkleidung.

Wie wir schon gesehen haben, geschieht die Wärmebildung des Körpers vor allem in den Muskeln. Die dort entstandene Wärme kann aber nur sehr langsam von den Muskeln zu der sie bedeckenden Haut durch Leitung fortgepflanzt werden, weil das Fettgewebe einen sehr schlechten Wärmeleiter abgibt. Ein 2 mm dickes

Hautstück ließ während einer Minute 0.00248 kal. (kleine) bei einer Temperaturdifferenz von 18.2° C. hindurch. Dieselbe Haut plus einer 2 mm dicken Fettschicht ließ unter denselben Umständen nur 0.00123 kleine kal. passieren. Bei geringerer Temperaturdifferenz an den beiden Seiten der Haut war der schützende Einfluß des Fettes noch größer, so daß z. B. eine Fettschicht von 2 mm bei einer Temperaturdifferenz von 9° C. etwa 0.8 von der Wärmemenge, die von der Haut allein hindurchgelassen wäre, zurückhielt (KLUG). — Betreffend die Beschaffenheit des Fettes an verschiedenen Stellen des Körpers haben HENRIQUES und HANSEN die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, daß der Schmelzpunkt desselben um so niedriger ist, je näher es an der Körperoberfläche liegt. Dies hängt unzweifelhaft damit zusammen, daß die Temperatur vom Körperinneren gegen die Haut abnimmt; denn je niedriger die Temperatur ist, einen um so niedrigeren Schmelzpunkt muß das Fett haben, um flüssig bleiben zu können.

Das subkutane Fett setzt also die direkte Wärmeabgabe von den Muskeln an die Haut in einem gewissen Grade herab.

Je dicker die Fettschicht ist, in einem um so höheren Grade ist die Haut von den darunterliegenden Muskeln thermisch isoliert, eine desto geringere Bedeutung wird die direkte Wärmeleitung von den Muskeln auf die Temperatur der Haut haben können, und in einem um so höheren Grade wird diese von der Zufuhr von warmem Blut abhängig sein. — Daß die in den Muskeln gebildete Wärme bei nicht zu dickem Panniculus adiposus die Hauttemperatur direkt beeinflußt, geht daraus hervor, daß nach Entblößung eines Körperteils der Temperaturabfall der Haut um so beträchtlicher ist, je weniger mächtig die Muskellage ist, oder wo dieselbe, wie über der Patella und dem Schienbein, ganz fehlt.

Die große Bedeutung des subkutanen Fettes geht am schönsten aus der Tatsache hervor, daß die großen, im Eismeer unter den Eisblöcken lebenden warmblütigen Tiere ihre Körpertemperatur ($35 - 40^{\circ}$ C.) konstant erhalten können, trotzdem daß sie in einem Medium leben, welches die Wärme etwa 20mal besser als die Luft leitet. Ihre außerordentlich dicke Fettschicht isoliert die Muskeln und die inneren Organe, kurz den eigentlichen Körper, von der einer so starken Wärmeentziehung ausgesetzten Haut.

Bei diesen Tieren kann die etwaige Haar- bzw. Federkleidung in Bezug auf die Wärmeabgabe nur einen sehr geringen oder gar keinen Einfluß ausüben, wenn das kalte, gut leitende Wasser in dieselbe hineindringt.

Bei den von der Luft umgebenen warmblütigen Tieren wird die Wärmeabgabe von der Haut durch die Haare und die Federn sehr beträchtlich reduziert, und dieselbe Rolle spielt bei dem Menschen die Kleidung, welche unserem nackten Körper ganz dasselbe leistet wie die Haare und die Federn den anderen warmblütigen Tieren.

Die Luft ist an und für sich ein sehr schlechter Wärmeleiter, kann aber, wenn sie in Bewegung ist, große Wärmemengen fortleiten. Stellen wir uns nun einen nackten Menschen vor, der sich in einer Luft befindet, die kälter als die Haut ist. Die dem Körper zunächst befindliche Luftschicht wird von der warmen Haut erwärmt und also leichter. Sie steigt nach oben, und neue kalte Luft kommt hinzu, wird ihrerseits erwärmt, steigt nach oben, und so geht es unaufhörlich fort. Dank seiner Wärme ruft also der Körper eine ununterbrochene Luftströmung hervor, welche ihm große Wärmemengen entzieht.

Dieser starke Wechsel der umgebenden Luft wird durch die Kleidung, welcher Art sie auch sein mag, in einem sehr wesentlichen Grade beschränkt, indem sie nämlich

für die freie Strömung der Luft an der Hautoberfläche ein großes Hindernis bildet. Die in der Kleidung eingeschlossene Luft wird dadurch relativ stillstehend und bildet also, wegen ihres schlechten Wärmeleitungsvermögens, eine den ganzen bekleideten Körper umgebende wärme-isolierende Schicht. Hierbei kommt nicht allein die zwischen den Kleidern und der Haut, sowie die zwischen den verschiedenen Kleidungsstücken eingeschlossene Luft, sondern auch die Luft, welche in den Maschen der Kleidungsstoffe selbst enthalten ist, in Betracht. Denn an sich sind die Kleidungsstoffe wie die Haare und Federn viel bessere Wärmeleiter als die Luft. Die Größe der solcherart den Körper umgebenden Luftschicht wird bei einem erwachsenen Mann, und zwar bei vollständiger Kleidung (mit Ausnahme des Überziehers) auf etwa 20 — 30 l geschätzt (RUBNER).

So wichtig die den Körper umgebende Luftschicht auch ist, darf sie doch nicht absolut stillstehen, sondern muß sich in stetiger, wenn auch sehr langsamer Bewegung befinden, denn sonst wird sie sehr schnell mit dem von der Haut abgegebenen Wasserdampf gesättigt, und es kann dann keine weitere Wasserdampfabgabe stattfinden, was bedeutende Beschwerden und unter Umständen Störungen der Wärmeregulierung veranlaßt.

Auch die Wärmeabgabe durch Strahlung wird durch die Kleidung beträchtlich herabgesetzt. Da die Kleidungsstoffe nur aus Substanzen bestehen, welche die strahlende Wärme nicht durchlassen, so absorbieren sie die von der Haut strahlende Wärme und werden dadurch selber erwärmt. Die strahlende Wärme der Haut verweilt infolgedessen länger in der Nähe unseres Körpers und trägt also dazu bei, die den Körper unmittelbar umgebende Luft zu erwärmen. Wenn wir das Bedürfnis fühlen, die Wärme noch langsamer aus der unmittelbaren Nähe des Körpers zu entlassen, so decken wir über die Oberfläche unseres Kleides, von welcher die Wärme in die Luft ausstrahlt, abermals ein zweites Kleid, welches die von der Oberfläche der ersten ausstrahlende Wärme abermals auffängt und durch seine Masse hindurch nach der Oberfläche leitet. Auf diese Art wirkt ein Hemd, eine Weste, ein Rock usw.

Die Wärme bleibt aber nicht in den Kleidern, sie geht nur schneller oder langsamer hindurch und verweilt kürzer oder länger in der unsere Haut unmittelbar umgebenden und stets wechselnden Luftschicht. Wir verlieren die Wärme bei Winterkälte aus unseren richtig gewählten Kleidern ohne jede Empfindung von Frost, weil wir den Ort, wo sich die große Differenz zwischen unserer Körperwärme und der kalten Luft ausgleicht, von unserer Haut weg in ein lebloses Zeug verlegt haben: unsere Kleider werden kalt, sie frieren für uns (PETTENKOFER).

Die Wärmestrahlung von der Haut wird endlich auch durch den in ihrer Nähe befindlichen Wasserdampf, der die Diathermanität der Luft herabsetzt, noch vermindert.

Infolge dieser Umstände ist die Temperatur der den Körper unmittelbar umgebenden Luft in der Regel etwas höher als 30° C. Die Haut selbst besitzt an den bekleideten Stellen eine Temperatur von etwa 33 — 35° C., an den nackten Stellen ist ihre Temperatur niedriger (vgl. S. 479).

Wenn die warmblütigen Tiere auch bei einer sehr niedrigen äußeren Temperatur ihre Körpertemperatur konstant erhalten können, so verdanken sie dies vor allem ihrer Bekleidung. Dies geht zur vollen Evidenz daraus hervor, daß die Körpertemperatur eines Tieres mehr oder weniger herabsinkt, wenn es geschoren wird, sowie aus der Erfahrung, daß ein nackter ruhender Mensch nur dann seine Körpertemperatur auf der

normalen Höhe erhalten kann, wenn die umgebende Temperatur wenigstens 27° C. beträgt (SENATOR).

Durch kalorimetrische Versuche hat RUBNER die durch das Kleid bewirkte Ersparnis an Wärme in einigen Spezialfällen bestimmt. Ein Meerschweinchen verlor normal im Mittel 3.37 Kal. durch Leitung und Strahlung pro Stunde; nach Scherung betrug die stündliche Wärmeabgabe 4.19 Kal., d. h. 33.3 Proz. mehr. Am Menschen betrug der Wärmeverlust des nackten Armes durch Leitung und Strahlung bei gewöhnlicher Zimmertemperatur etwa 30 Proz. mehr als der des bekleideten.

Jedoch ist die durch die Kleider erzielte Ersparnis tatsächlich geringer, denn die Abgabe von Wasserdampf ist, wegen der höheren Temperatur der umgebenden Luft, bei dem bekleideten Körper größer als bei dem nackten. Bei Versuchen am nackten Unterarm und an der Hand hat man bei einer Lufttemperatur von $15-20^{\circ}$ C. und bei sehr trockener Luft gefunden, daß etwa 20 Proz. des gesamten Wärmeverlustes der Haut durch Wasserdampfabgabe stattfindet. Bei dem nackten Arm betrug die Wasserabgabe 3.59 g und beim bekleideten 4.39 g — die Differenz ist 22 Proz. Unter Anwendung dieser Werte berechnet sich die Wärmeersparnis durch die Kleider folgendermaßen:

Der gesamte Wärmeverlust der Haut	100
davon durch Leitung und Strahlung	80
und durch Wasserdampfabgabe	20
Durch die Kleider wird der Wärmeverlust mittels Leitung und Strahlung um 30 Proz. vermindert, also auf	56
während der Wärmeverlust durch Wasserdampfabgabe um 22 Proz. vermehrt wird, also auf	24
	Summa: 80

Die Ersparnis durch das Kleid beträgt demnach bei gewöhnlicher Zimmertemperatur etwa 20 Proz. und ist bei niedrigerer Temperatur natürlich noch viel größer.

Wie der Mensch während der kälteren Jahreszeit durch dickere Kleider den Wärmeverlust möglichst zu beschränken sucht, so suchen die Tiere durch dickere Haar- bzw. Federbekleidung dem Einfluß der stärkeren Kälte entgegenzuwirken. Was diese dicke Bekleidung in der Tat leistet, ergibt sich aus der Erfahrung, daß Polartiere sogar bei einer äußeren Temperatur von -40° C. ihre normale Körpertemperatur beibehalten (PARRY).

§ 5. Die Regulierung der Körpertemperatur.

Die bis jetzt besprochenen Umstände sind nur die notwendigen Bedingungen für das Konstantbleiben der Körpertemperatur, genügen aber an und für sich noch lange nicht, um dasselbe theoretisch zu erklären. Denn sowohl die Tiere als der Mensch werden unaufhörlich größeren oder kleineren Variationen in der Temperatur des umgebenden Mediums aus-

gesetzt, ohne daß die Dicke der Kleidung oder des subkutanen Fettgewebes diesen Variationen entsprechend verändert wird, und dessenungeachtet behält der Körper seine Temperatur unverändert bei.

Die Gesamtheit aller derjenigen Vorgänge, durch welche dieses Konstantbleiben der Körpertemperatur erzielt wird, faßt man als die Wärmeregulierung des Körpers zusammen. Diese Vorgänge können in zwei Gruppen geteilt werden, je nachdem sie sich auf die Wärmebildung oder auf den Wärmeverlust beziehen.

Wie sich die Wärmebildung unter dem Einfluß der Variationen der umgebenden Temperatur verändert, ist schon in Kap. IV (S. 134) dargestellt worden. Da die Wärmebildung auch durch die Nahrungsaufnahme an sich beeinflußt wird, bieten uns Veränderungen der letzteren noch ein Mittel dar, um den Stoffumsatz nach den Anforderungen der Wärmeregulierung abzugleichen.

Eine bemerkenswerte Illustration dieser Tatsache ist von K. E. RANKE mitgeteilt, welcher seine Kost bei frei gewählter Nahrung teils in Deutschland, teils während einer wissenschaftlichen Expedition nach Brasilien untersuchte. Seine Nahrungsaufnahme betrug bei Temperaturen zwischen 15–22° C. im Mittel etwa 3500–3300 Kal.; bei einem (trockenen) Klima von etwa 25° C. sank sie auf 2800 herab, um bei einer Lufttemperatur von 25–28° C. mit einer relativen Feuchtigkeit von etwa 83 Proz. den niedrigen Wert von etwa 1970 Kal. (netto = 26,9 Kal. pro Kilogramm Körpergewicht) zu erreichen. Dabei nahm aber das Körpergewicht etwas ab. Um dasselbe auf seiner ursprünglichen Höhe zu erhalten, mußte eine reichlichere Nahrung genossen werden; bei Versuchen in dieser Richtung stellten sich indes verschiedene Störungen des Allgemeinbefindens ein.

a. Die Regulierung des Wärmeverlustes.

Wie wir oben gesehen haben, ist die Temperatur der Haut von der Blutzufuhr wesentlich abhängig: je größer die Blutzufuhr, um so wärmer ist die Haut. Andererseits wird natürlich die Wärmeabgabe der Haut durch Leitung und Strahlung unter sonst gleichen Umständen um so größer, je wärmer sie ist. Der Wärmeverlust durch Leitung und Strahlung kann sich also verschieden gestalten, je nachdem die Blutzufuhr zur Haut größer oder geringer ist.

Nun stehen die Gefäße der Haut wie die übrigen Gefäße des Körpers unter dem Einfluß des vasomotorischen Nervensystems und werden nach den gerade stattfindenden Bedürfnissen der Wärmeregulierung verengt oder erweitert. Also werden sie bei niedriger Lufttemperatur und wenn nicht die Wärmebildung im Körper z. B. wegen starker Muskelarbeit beträchtlich erhöht ist, verengt und bei höherer Temperatur erweitert.

Diese Veränderungen in der Blutzufuhr nach der Haut dienen auch in einer anderen und vielleicht noch wichtigeren Weise zur Regulierung des Wärmeverlustes. Bei seiner Strömung durch die Hautgefäße gibt das Blut natürlich Wärme von sich ab und kehrt abgekühlt zu den inneren Körperorganen wieder zurück. Wenn die Hautgefäße erweitert sind, so strömt durch sie eine große Blutmenge, und das Blut wird also mehr Wärme ver-

lieren, - als wenn sie verengt sind und die durch sie strömende Blutmenge eine geringe ist. Im letzten Falle werden die Gefäße der Baueingeweide und, wie es nach den Untersuchungen von WERTHEIMER scheint, auch diejenigen der Muskeln, d. h. der wichtigsten wärmebildenden Organe, erweitert, während bei Erweiterung der Gefäße der Haut diejenigen der Baueingeweide sich verengen.

Nach LEFÈVRE sollen indes die Hautgefäße in einem kalten Bad (8° C.) nicht verengt, sondern vielmehr erweitert werden.

Die Erfahrung bestätigt, daß sich der Mensch ohne Steigerung seiner Temperatur in einer Atmosphäre aufhalten kann, deren Temperatur sehr viel höher als die des Körpers ist, was um so mehr bemerkenswert erscheint, wenn wir bedenken, daß der Stoffwechsel und die Wärmebildung im Körper nie aufhören, wie hoch auch die umgebende Lufttemperatur sein mag. Diese Tatsache erhält, wie dies zuerst BENJAMIN FRANKLIN bemerkt hat, ihre Deutung durch die Schweißabsonderung. Bei hoher Lufttemperatur werden die Schweißdrüsen erregt, und da nun der abgesonderte Schweiß von der Haut verdampft, bindet er eine große Wärmemenge, die ihm vom Körper abgegeben wird. Hierdurch wird der Körper abgekühlt und behält seine Temperatur unverändert bei.

Sowohl wenn die Lufttemperatur höher als die Körpertemperatur ist, als auch wenn sich die Temperatur der umgebenden Luft derjenigen des Körpers annähert, muß der Körper durch den Schweiß abgekühlt werden. Die Größe der Schweißabsonderung ist aber nicht allein von der Lufttemperatur, sondern auch von der zur Zeit im Körper gebildeten Wärme abhängig. Wenn die Wärmebildung infolge starker Muskelarbeit beträchtlich gesteigert ist, so schwitzt der Körper sogar bei einer Lufttemperatur unter 0° C. Nach einer reichlichen Mahlzeit tritt wegen der stärkeren Wärmebildung eine größere Schweißabsonderung hervor, als wenn der Stoffwechsel wegen Nahrungsmangel herabgesetzt ist usw.

Damit die Schweißabsonderung von irgend welcher Bedeutung sein mag, ist es notwendig, daß die den Körper unmittelbar umgebende Luft nicht mit Wasserdampf gesättigt ist, und daher dürfen die Kleider in keinem Falle für Luft undurchdringlich sein. — Bei Tieren, welche nur wenig schwitzen, benutzt der Körper andere Mechanismen, um sich, wenn nötig, abzukühlen. Bei großer Hitze wird also beim Hunde die Atmung äußerst beschleunigt, die Zunge hängt aus dem offenen Maul heraus, und die Schleimhaut der Zunge und des Respirationsapparates gibt reichlich Wasserdampf ab, der in ganz derselben Weise wie die Schweißverdampfung den Körper abkühlt (RICHER).

b. Die Zentren der Wärmeregulierung.

Da die Wärmeregulierung, gleichgültig ob sie durch Veränderung des Stoffwechsels oder durch Variationen der Wärmeabgabe stattfindet, wesentlich einen sehr verwickelten

reflektorischen Prozess darstellt, und da die in erster Linie dabei beteiligten speziellen Leistungen sonst vom Kopfmark beherrscht werden, ist es nicht unmöglich, daß das Zentrum, welches alle diese Vorgänge zusammenknüpft, im Kopfmark liegt. Näheres darüber wissen wir zur Zeit aber noch nicht. Nur so viel läßt sich sagen, daß erst nach Zerstörung der vorderen Hirnteile bis zu den Vierhügeln inkl. die Körpertemperatur zu sinken anfängt (Kaninchen, Tauben; DUBOIS).

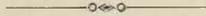
Allerdings hat man durch Verletzungen am Kopfmark wie an anderen Teilen des zentralen Nervensystems Veränderungen in Bezug auf den Wärmehaushalt des Körpers beobachtet — diese sind aber in der Regel nicht derart, daß sie mit Bestimmtheit etwas über die Lage der wärmeregulierenden Zentren sagen können. Denn angenommen, daß die Körpertemperatur durch irgend welche derartige Verletzung zunimmt und gleichzeitig krampfartige Muskelbewegungen auftreten, so genügen diese an und für sich, um die erhöhte Körpertemperatur zu erklären, ohne daß wir genötigt sind, in den betreffenden Teil des Nervensystems ein Wärmezentrum zu verlegen. Und umgekehrt, wenn die Verletzung einen Abfall der Körpertemperatur erzeugt und dabei entweder die Skelettmuskeln oder die Gefäßmuskeln gelähmt werden, so können wir dadurch die Erscheinung vollkommen erklären, und sie bezeugt nichts in Bezug auf ein etwaiges Wärmezentrum.

Unter den vielen, nach verschiedenen Stellen des zentralen Nervensystems verlegten sogen. Wärmezentren, die erwähnt worden sind, scheint nur ein einziges ziemlich sicher festgestellt zu sein. Wenn man eine feine Nadel in der Richtung von oben nach unten in das Gehirn einführt, und zwar so, daß der mediale Rand des Streifenhügels davon getroffen wird, so zeigt sich eine Zunahme der Temperatur in der Haut, in den Muskeln und im Rektum, eine Steigerung des Gesamtstoffwechsels sowie der kalorimetrisch bestimmten Wärmeabgabe (ARONSOHN und SACHS, RICHET). Die Temperatursteigerung beträgt über 2° C., die Zunahme des Stoffwechsels und der Wärmeabgabe etwa 20 Proz. Das Maximum der Wirkung tritt etwa 24—73 Stunden nach dem Einstich ein, wenn die Nadel nicht bis zur Basis cranii dringt, erscheint aber, wenn dies der Fall ist, schon nach 2—7 Stunden. Daß der Einstich durch Reizung und nicht durch Zerstörung der betreffenden Hirnteile wirkt, ergeben die Resultate der elektrischen Reizung derselben mit feinen bis auf die Spitzen isolierten Elektroden.

Welche Bedeutung diesen und anderen von verschiedenen Autoren aufgestellten „Wärmezentren“ zuzuschreiben ist, darüber können wir vorläufig keine bestimmte Ansicht aufstellen.

Auch die Frage nach der Art und Weise, wie die Zentren der Wärmeregulierung erregt werden, dürfte kaum noch endgültig beantwortet werden können. Es ist wohl ziemlich sicher, daß die Kälte- und Wärmenerven der Haut dabei eine große Rolle spielen, indem unter ihrer Mitwirkung, je nach den augenblicklichen Umständen, die Wärmebildung und der Wärmeverlust in der einen oder anderen Richtung reflektorisch beeinflußt werden. Es können aber auch Veränderungen der Bluttemperatur hierbei eine Rolle spielen, indem z. B. das bei niedriger Außentemperatur mehr als gewöhnlich abgekühlte Blut durch eine direkte Wirkung auf die Wärmezentren die Zunahme des Stoffwechsels und die Verengung der Hautgefäße bewirkte, oder andererseits das bei höherer Außentemperatur erwärmte Blut die Schweißzentren zu erhöhter Tätigkeit erregte. Daß dieser Mechanismus zum Teil wenigstens bei der Wärmeregulierung tatsächlich beteiligt ist, folgt unter anderem daraus, daß bei Muskelbewegungen der Schweiß erst dann hervorbricht, wenn die Körpertemperatur schon um etwa 0.3 bis 0.5 C. zugenommen hat (FREDERICQ). Auch die oben erwähnte, bei großer Hitze erscheinende verstärkte Atmung ist durch eine direkte Reizwirkung des Blutes bedingt, denn sie stellt sich in voller Deutlichkeit ein, wenn das durch die Karotiden strömende Blut durch passende Vorrichtungen lokal erwärmt wird, bleibt aber trotz eines sehr intensiven Wärmereizes aus, wenn man den Kopf abkühlt.

Das Vermögen, die Körpertemperatur konstant zu erhalten, ist bei gewissen Tierarten und darunter auch dem Menschen sogleich nach der Geburt noch nicht vollständig entwickelt. Bei solchen warmblütigen Tieren, deren zentrales Nervensystem, wie z. B. beim Meerschweinchen und Huhn, schon bei der Geburt gut entwickelt ist, sind die wärmeregulierenden Mechanismen auch zu dieser Zeit völlig leistungsfähig. Solche Warmblüter dagegen, welche, wie die Ratten, Tauben usw., nackt, blind und hilflos geboren werden, verhalten sich während der ersten Lebenstage ganz wie kaltblütige Tiere und erreichen erst im Laufe der zweiten Woche das Vermögen, ihre Körpertemperatur in genügender Weise zu regulieren (PEMBREY). Auch das neugeborene Kind hat noch nicht die volle Fähigkeit der Wärmeregulation erhalten (RAUDNITZ). Es ist wahrscheinlich, daß diese postembryonale Entwicklung des regulatorischen Vermögens mit der zu gleicher Zeit erfolgenden Entwicklung des neuromuskularen Apparates eng zusammenhängt.



Druck von Fischer & Wittig in Leipzig.

~~UNIwersYTET ŁÓDZKI~~
~~ZAKŁAD FIZJOLOGII~~
~~UKŁADU NERWOWEGO~~

Mr. ins. 8.

normytk. stemplowane
L. d.

25/10 06 24.12.28 -



Polska Akademia Nauk
Biblioteka Instytutu im. M. Nenckiego

Sygnatura **208555**

